

Bulletin de la Société Herpétologique de France

2^e trimestre 2014 / 2nd quarter 2014

N° 150



Bulletin de la Société Herpétologique de France N° 150

Directeur de la Publication/Editor : Claude Pierre GUILLAUME

Comité de rédaction/Managing Co-editors :

Max GOYFFON, Ivan INEICH, Jean LESCURE, Claude MIAUD,
Claude PIEAU, Jean Claude RAGE, Roland VERNET

Comité de lecture/Advisory Editorial Board :

Pim ARNTZEN (Leiden, Pays-Bas) ; Donald BRADSHAW (Crawley, Australie) ; Mathieu DENOËL (Liège, Belgique) ; Robert GUYETANT (Talent, France) ; Ulrich JOGER (Braunschweig, Allemagne) ; Pierre JOLY (Lyon, France) ; Bernard LE GARFF (Rennes, France) ; Gustavo LLORENTE (Barcelone, Espagne) ; Guy NAULLEAU (La Bernerie-en-Retz, France) ; Saïd NOUIRA (Tunis, Tunisie) ; Armand de RICQLÈS (Paris, France) ; Zbyněk ROČEK (Prague, Tchécoslovaquie) ; Tahar SLIMANI (Marrakech, Maroc) ; Sébastien STEYER (Paris, France) ; Jean-François TRAPE (Dakar, Sénégal) ; Sylvain URSENBACHER (Neuchâtel, Suisse).

Instructions aux auteurs / Instructions to authors :

Des instructions détaillées sont consultables sur le site internet de l'association : <http://lashf.fr>

Les points principaux peuvent être résumés ainsi : les manuscrits sont dactylographiés en double interligne, au recto seulement. La disposition du texte doit respecter la présentation de ce numéro. L'adresse de l'auteur se place après le nom de l'auteur (en première page), suivie des résumés et mots-clés en français et en anglais, ainsi que du titre de l'article en anglais. Les figures sont réalisées sur documents à part, ainsi que les légendes des planches, figures et tableaux ; toutes les légendes des figures et tableaux seront traduites (bilingues). Les références bibliographiques sont regroupées en fin d'article.

Exemple de présentation de référence bibliographique :

Bons J., Cheylan M. & Guillaume C.P. 1984 - Les Reptiles méditerranéens. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 29: 7-17.

Tirés à part / reprints : Les tirés à part ne sont pas disponibles mais les auteurs recevront une version pdf couleur de leur article.

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

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

ENVOI DES MANUSCRITS / MANUSCRIPT SENDING

Claude Pierre GUILLAUME, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (UMR 5175), École Pratique des Hautes Études, équipe Biogéographie et Écologie des Vertébrés, campus CNRS, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex 5. Envoi des manuscrits en trois exemplaires par courrier, ou, MIEUX, sous forme de fichier(s) texte attaché(s) à l'adresse e-mail : Claude-Pierre.Guillaume@cefe.cnrs.fr

Abonnements 2014 (hors cotisations) / Subscriptions to SHF Bulletin (except membership)

France, Europe, Afrique : 50 €
Amérique, Asie, Océanie : 70 US \$

To our members in America, Asia or Pacific area : The SHF Bulletin is a quarterly. Our rates include airmail postage in order to ensure a prompt delivery.

N° 150

Photo de couverture : Cistude d'Europe, *Emys orbicularis* (L., 1758) mâle. Camargue, piste de Consécanière. Photo : Philippe Geniez / EPHE-BEV, CEFE (28 mars 2014).

Front cover picture : European pond turtle, *Emys orbicularis* (L., 1758) male. Camargue, track of Consécanière. Picture: Philippe Geniez / EPHE-BEV, CEFE (March 28th 2014).

Photo de 4^e de couverture : Xénope lisse, *Xenopus laevis*

(Daudin, 1803) adulte issu d'une population française introduite, dans le nord des Deux-Sèvres. Photo : Claude Miaud / EPHE-BEV, CEFE.

Back cover picture : African clawed frog, *Xenopus laevis* (Daudin, 1803) adult from French introduced population in the North of "Deux-Sèvres" department. Picture: Claude Miaud / EPHE-BEV, CEFE.

Imprimerie F. Paillart, 86 chaussée Marcadé, BP 30324, 80103 Abbeville Cedex

Mise en page : Valérie GAUDANT (SFI)

Dépôt légal : 2^e trimestre 2014

Impression : juin 2014

Le régime alimentaire de *Xenopus laevis* (Daudin, 1802) (Anura : Pipidae) introduit en France

par

Julien COURANT⁽¹⁾, Jean-Marc THIRION⁽²⁾, Michael GUILLON⁽³⁾,
Pierre GRILLET⁽⁴⁾ & Olivier GROSSELET⁽⁵⁾

⁽¹⁾ 17, rue Marot 16250 Blanzac-Porcheresse
jcourant@hotmail.fr

⁽²⁾ Association Objectifs Biodiversités, 22 rue du Docteur Gilbert
17250 Pont l'Abbé d'Arnoult
association.obios@gmail.com

⁽³⁾ Centre d'Études Biologiques de Chizé 79360 Villiers-en-Bois,
guillon@cebc.cnrs.fr

⁽⁴⁾ Nature Environnement Conseil 28, Place du 25 Août, 79340 Vasles
p.grillet@wanadoo.fr

⁽⁵⁾ Association Philofauna Ancienne École, 65120 Chèze
philofauna@free.fr

Résumé – Les espèces exotiques envahissantes, comme le Xénope lisse, *Xenopus laevis* (Daudin, 1802), présentent généralement un régime alimentaire susceptible d'impacter les communautés aquatiques qu'elles côtoient. La composition du régime alimentaire du Xénope lisse a déjà été étudiée sur son aire de répartition d'origine et dans plusieurs zones envahies par l'espèce. En France, cet aspect de l'écologie de *Xenopus laevis* n'a pour le moment jamais fait l'objet d'une étude. Le présent article rapporte les résultats obtenus à partir de dissections réalisées sur des individus provenant de mares des Deux-Sèvres, à quelques kilomètres du point d'introduction de l'espèce sur le territoire français. Le régime alimentaire comporte une importante variété de proies, avec une préférence marquée pour les proies d'origine aquatique. Une analyse par calcul de fréquences d'occurrence a permis de mettre en évidence d'autres groupes, comme les adultes de Lépidoptères, qui ont représenté une part importante des proies identifiées.

Mots-clés : *Xenopus laevis*, régime alimentaire, espèce envahissante.

Summary – **The diet of *Xenopus laevis* (Daudin, 1802) (Anura: Pipidae) introduced in France.** Invasive species like the African clawed frog, *Xenopus laevis* (Daudin, 1803) usually have a diet able to impact local aquatic communities. The diet of *Xenopus laevis* has already been studied both in its original distribution area and in some areas where it has been introduced. In France, this part of the ecology of the species has not been studied yet. This article presents the results obtained from dissections realized on individuals coming from ponds in the Deux-Sèvres department, few kilometres away from the introduction locality of the species. The diet shows an important variety of preys, with an unmistakable predilection for aquatic preys. An analysis by occurrence frequency has highlighted other groups, like adult Lepidoptera, which represented an important ratio of identified preys.

Key-words: *Xenopus laevis*, diet, invasive species.

INTRODUCTION

L'augmentation du nombre et l'expansion des espèces exotiques envahissantes représentent une des causes du déclin des Amphibiens dans le monde (Alford & Richards 1999). Les mécanismes et l'intensité de ces phénomènes d'invasion varient selon les espèces et les écosystèmes dans lesquels elles sont introduites. Comprendre ces mécanismes représente un enjeu majeur pour les responsables des territoires et des espaces naturels sensibles afin de lutter efficacement contre l'expansion des espèces exotiques envahissantes. Les milieux aquatiques français souffrent de nombreuses introductions, d'espèces animales comme végétales, qui ont déjà causé d'importants dégâts dans les populations et les communautés d'espèces de ces milieux sensibles. Parmi les vertébrés exotiques envahissants, 21 espèces de Poissons, six espèces d'Amphibiens, deux espèces de Reptiles, trois espèces d'Oiseaux et cinq espèces de Mammifères ont été dénombrés dans les zones humides de France (Pascal *et al.* 2006).

En France, il existe plusieurs espèces exotiques qui sont naturalisées : la Grenouille verte des Balkans *Pelophylax kurtmulleri* (Gayda, 1940) dans le Sud-Est, le Triton crêté italien *Triturus carnifex* (Laurenti, 1768) autour du lac Léman, le Sonneur à ventre de feu *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) en Lorraine, le Discoglosse peint *Discoglossus pictus* Otth, 1837 dans le Languedoc-Roussillon, la Grenouille verte de Bedriaga *Pelophylax bedriagae* (Camerano, 1882) dans la vallée du Rhône, la Grenouille verte de Berger *Pelophylax bergeri* (Günther in Engelmann, Fritzsche, Günther & Obst, 1986) en Corse et deux espèces qui présentent un caractère envahissant : la Grenouille taureau, *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) dans trois régions et le Xénope lisse, *Xenopus laevis* dans le Centre-Ouest (Pascal *et al.* 2006, Vacher 2008, Thirion & Evrard 2012).

Ce dernier, originaire d'Afrique subsaharienne, est présent naturellement du Cameroun jusqu'en Afrique du Sud. Cette espèce comportait six sous-espèces (Kobel *et al.* 1996), dont quatre ont depuis été élevées au statut d'espèce (Frost 2014). Selon Evans *et al.* (2011), une profonde révision des statuts des différentes lignées africaines de *Xenopus laevis* est encore nécessaire.

Le Xénope colonise plusieurs régions du monde, comme la Californie (McCoid & Fritts 1980), le Chili (Lobos & Measey 2002), le Royaume-Uni (Tinsley & McCoid 1996, Measey 1998), la Sicile (Lillo *et al.* 2005, Faraone *et al.* 2008) et le Portugal (Rebello *et al.* 2010). Les populations établies de par le monde seraient originaires de la même région d'Afrique du Sud (Measey *et al.* 2012).

L'espèce a longtemps été utilisée pour les tests de grossesse, puis comme modèle d'étude en laboratoire de recherche (Tinsley *et al.* 1996), ce qui explique les importantes importations en provenance d'Afrique du Sud et des implantations locales suite à des lâchés volontaires ou accidentels. Pour se propager, l'espèce utilise principalement le réseau hydrographique ; elle se déplace dans une moindre mesure par des moyens terrestres (Fouquet & Measey 2006), notamment après les périodes de sécheresse pour migrer vers de nouveaux points d'eau (Tinsley *et al.* 1996).

A l'instar d'autres pays colonisés, la raison de son introduction en France est liée aux activités d'un laboratoire d'élevage de *Xenopus laevis* dans le nord des Deux-Sèvres, qui fournissait des spécimens aux instituts de recherche. Introduit en France dans un point d'eau unique du nord des Deux-Sèvres dans les années 80 (Thirion *et al.* 2009), le Xénope lisse serait actuellement répandue sur 207 km² (Measey *et al.* 2012). Il a colonisé une partie du

bassin versant de la Loire (Fouquet & Measey 2006, Grosselet *et al.* 2006, Measey *et al.* 2012).

Une étude réalisée sur les populations françaises entre 2003 et 2005 a permis de faire un premier bilan concernant l'ampleur et le processus de la colonisation (Fouquet & Measey 2006, Grosselet *et al.* 2006) dans le but d'informer les responsables locaux et de définir les méthodes de lutte possible contre *Xenopus laevis* (Thirion *et al.* 2009).

Le régime alimentaire du Xénope lisse a fait l'objet de plusieurs études dans le monde, y compris dans la zone de répartition d'origine de l'espèce (Schoonbee *et al.* 1992), mais aucune ne concerne la population française. Deux études ont été menées sur des populations introduites en Californie (McCoid & Fritts 1980) et au Pays de Galles (Measey 1998). Elles ont notamment permis de mettre en évidence la diversité des proies capturées par *Xenopus laevis*, une préférence pour les taxons benthiques et le zooplancton et une stabilité du comportement alimentaire au cours des saisons (*Ibid.*).

L'objectif de ce travail est de présenter le régime alimentaire du Xénope lisse dans une population introduite du nord des Deux-Sèvres, à partir de l'analyse de contenus stomacaux d'individus capturés en 2005. Ces résultats pourront contribuer à l'évaluation de l'impact potentiel de cette espèce exotique envahissante sur les écosystèmes colonisés en France.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Site d'étude

Le groupe de mares ($N_{\text{mares}} = 4$) qui a été échantillonné se situe autour de la commune de Bouillé-Saint-Paul (79), non loin du point d'introduction de l'espèce. Ceci laisse supposer que le Xénope a colonisé ces mares dans les premières années de son invasion, il y a plus de vingt ans. Ces mares, spécifiques des milieux bocagers, présentent des caractéristiques environnementales biotiques et abiotiques analogues (Thirion *et al.* 2009).

Animaux échantillonnés

Les individus ont été capturés au mois d'août 2005 dans des nasses plongées dans les quatre mares. Ces captures ont été réalisées durant deux journées consécutives (le 19 et 20 août). Tous les individus capturés ont été sexés, mesurés et pesés et un échantillon choisi aléatoirement parmi ces individus ($N_{\text{alim}} = 23$) a été sélectionné pour une analyse du contenu stomacal.

Les vingt-trois animaux capturés ont été euthanasiés (immersion dans un bain de chlorhydrate de benzocaïne dilué) et ont permis l'analyse des contenus stomacaux. La dissection et les analyses de contenus stomacaux ont eu lieu immédiatement après la mort des spécimens, pour éviter que la poursuite de la digestion n'altère l'identification des proies.

Analyse des proies

Chaque proie a été identifiée au niveau taxonomique de l'ordre sous une loupe binoculaire (Tab. I). Une distinction entre les stades adultes et larvaires est réalisée lorsque les modes de vie de ces deux stades sont différents.

Le régime alimentaire a été décrit par la fréquence d'occurrence, l'occurrence relative et l'abondance relative des proies.

- La fréquence d'occurrence, ou degré de présence (Lescure 1971) d'un type de proie correspond au rapport, exprimé en pourcentage, du nombre d'estomacs dans lesquels ce type de proie est présent par rapport à l'ensemble des estomacs analysés.

- L'occurrence relative correspond au nombre d'individus d'une proie donnée par rapport à l'ensemble des types de proies trouvés au cours de l'analyse.

- L'abondance relative traduit le pourcentage d'individus d'un type de proie par rapport au total des individus trouvés dans l'ensemble des estomacs analysés.

Le pourcentage de proies aquatiques a été comparé à celui des proies terrestres. Parmi les proies aquatiques, le pourcentage des espèces benthiques a été comparé à celui des espèces pélagiques.

L'ensemble des calculs de comparaison ont été effectués avec le logiciel "R" ver. 2.12.0 (R Core Team 2012) en utilisant des tests de Khi carré de conformité avec une correction de continuité de Yates.

RÉSULTATS

Sur les 23 *Xénopes* disséqués, cinq présentaient un estomac vide. L'analyse des résultats portera sur les contenus stomacaux des 18 individus restants (Tab. I). Les Siluriformes détectés appartiennent aux stades juvéniles d'*Ameiurus nebulosus* (Lesueur, 1819), le poisson-chat. Une partie des larves de Diptères aquatiques ont été trouvées dans l'estomac du même individu, ce qui explique sa faible fréquence d'occurrence malgré un nombre important de spécimens. Aucun fragment de larve d'amphibien n'a été identifié dans l'échantillon

Tableau I : Indices d'occurrence et d'abondance des différentes proies de *Xenopus laevis*.

Table I: Occurrence and abundance indexes of the different *Xenopus laevis* preys.

Taxons et stades	Nombre (N)	Fréquence d'occurrence (% sur 18 estomacs)	Occurrence relative (% sur 12 types de proies)	Abondance relative (N / 38) x 100
Coléoptère aquatique (adulte)	4	16,67	25,00	10,53
Coléoptère aquatique (larve)	2	11,11	8,33	5,26
Diptère aquatique (larve)	9	16,67	8,33	23,68
Hétéroptère aquatique (adulte)	4	16,67	25,00	10,53
Coléoptère terrestre (adulte)	2	11,11	16,67	5,26
Diptère (adulte)	2	5,56	8,33	5,26
Orthoptère	1	5,56	8,33	2,63
Hyménoptère	1	5,56	8,33	2,63
Odonate (larve)	3	16,67	25,00	7,89
Lépidoptère (adulte)	6	22,22	33,33	15,79
Lépidoptère (larve)	1	5,56	16,67	2,63
Siluriforme	3	16,67	25,00	7,89
Total	38			≈ 100,00

de contenus stomacaux. Seuls des adultes de *Pelophylax* sp. ont été observés dans les mares échantillonnées.

Les proies terrestres (Coléoptères, Lépidoptères, Orthoptères, Hyménoptères, Diptères adultes) et les proies aquatiques (Coléoptères aquatiques, larves de Diptères, larves d'Odonates, Hétéroptères et Siluriformes) ont été identifiées dans des quantités non statistiquement significativement différentes au seuil 5 % ($\chi^2 = 3,80$, ddl = 1, $p = 0,052$). Au sein des proies aquatiques, les proies benthiques (larves de Diptères et d'Odonates) et les proies pélagiques (Coléoptères aquatiques, Hétéroptères, Siluriformes) ne sont pas présentes en quantités statistiquement significativement différentes ($\chi^2 = 0,04$, ddl = 1, $p = 0,835$) dans l'échantillon.

DISCUSSION

Lors de précédentes études sur le comportement alimentaire de *Xenopus laevis* en Californie (McCoid & Fritts 1980) et au Pays de Galles (Measey 1998), il a été révélé que celui-ci se nourrit potentiellement d'une grande variété de proies. Ces études ont pris en compte la quantité de proies, mais aussi la masse que celles-ci représentaient.

Peu de travaux ont permis d'identifier des cas de prédatons significatives de poissons. D'après Lafferty et Page (1997), *Xenopus laevis* consomme de manière intensive *Eucyclogobius newberryi* (Girard, 1856), une espèce menacée aux États-Unis. Il s'agit à l'heure actuelle du seul cas avéré de menace sur une espèce indigène de poisson. Dans l'échantillon analysé sur la population française, seuls quelques poissons chat de petite taille, *Ameiurus nebulosus* ont été retrouvés.

Notre étude révèle que les proies dont le milieu de vie est aquatique sont majoritaires de manière non significative. Ce résultat peut s'expliquer par la faible taille de l'échantillon, entraînant un test statistique de puissance limitée. La prépondérance des proies aquatiques avait unanimement été constatée dans trois précédentes études menées au Pays de Galles (Measey 1998), en Californie (McCoid & Fritts 1980) et dans l'aire de répartition d'origine de l'espèce (Schoonbee *et al.* 1992). D'après Measey (1998), les invertébrés terrestres sont minoritaires en nombre toute l'année, mais représentent une large proportion en termes de poids durant le printemps et l'été.

Il a été suggéré que *Xenopus laevis* emploie une méthode de chasse à l'affût qui le rend inadapté à la capture de proies nectoniques et à forte mobilité (Avila & Frye 1978, McCoid & Fritts 1980). Or, dans l'échantillon analysé, la plupart des proies recensées ont un caractère mobile et montrent une égale proportion de benthiques et de pélagiques. Ces résultats concordent avec ceux de Measey (1998) et suggèrent que le Xénope lisse possède les capacités pour la capture de proies situées dans le fond comme à la surface de l'eau. Une étude approfondie en laboratoire permettrait de définir précisément ces capacités ainsi que les préférences de capture, en agissant sur la biodisponibilité de chacun des types de proies.

Les proies terrestres, qui représentent 34 % des proies identifiées, sont composées à presque 50 % de Lépidoptères adultes. Ces derniers présentent la plus forte fréquence d'occurrence de tout l'échantillon et la seconde abondance relative. Tous les Lépidoptères adultes, ainsi que la plupart des proies terrestres, sont issus de la même mare. Il est probable que ce site était moins riche en invertébrés aquatiques que les autres, ce qui justifierait un tel résultat.

Les précédentes études menées sur le comportement alimentaire de *Xenopus laevis* n'ont pas révélé une telle représentation des Lépidoptères parmi les proies terrestres. Ce résultat suggère que l'espèce possède un comportement alimentaire qui s'adapte aux ressources disponibles.

Les Chironomes, principaux représentants du groupe des Diptères dans l'échantillon, sont les proies retrouvées en plus grandes quantité parmi tous les groupes. Dans son analyse du régime alimentaire du Xénope lisse, Measey (1998) a démontré que l'espèce présente une préférence pour les larves et les pupes de Chironomes. Ces proies étant de faible masse, il est cependant difficile de connaître leur réelle contribution dans le régime alimentaire de *Xenopus laevis*.

Les échantillons ont été prélevés sur le terrain au cours du mois d'août. Les points d'eau comportaient donc potentiellement des pontes ou des larves de *Xenopus laevis*. Cependant, aucun constat de cannibalisme n'a été répertorié dans aucune des quatre mares prospectées. D'après Tinsley *et al.* (1996) et Measey (1998), les cas de cannibalisme sont surtout observés durant la période d'accouplement. Ce comportement peut s'expliquer par l'augmentation des besoins en ressources nutritives de l'espèce à cette période de fortes activités (Measey, 1998). Chez cette espèce, la reproduction est déclenchée suite à une période de sécheresse et ou une raréfaction des ressources alimentaires (Lodé, 2011).

Il est cependant probable que le comportement de cannibalisme soit sous-estimé dans l'échantillon analysé, comme cela a été suggéré lors de précédentes études (Measey 1998). D'après Crayon (2005), le cannibalisme sur les larves apparaît lors des périodes où les proies habituelles se raréfient, et permet alors aux individus de se maintenir dans des points d'eau dont les faibles ressources devraient les forcer à émigrer.

Les résultats de cette étude préliminaire apportent les premières données sur le régime alimentaire de *Xenopus laevis* en France. Ils ne permettent pas d'évaluer un impact sur la biodiversité, mais le caractère opportuniste de cet amphibien pourrait inclure des proies comme les larves et adultes d'amphibiens dans le régime alimentaire de l'espèce, notamment au printemps. Cet impact pourra être estimé par la comparaison des peuplements dans des sites colonisés et non colonisés, et par l'étude du régime alimentaire tout au long de l'année avec l'estimation des biomasses de proies potentielles dans les sites étudiés.

Remerciements – Nous aimerions remercier le Conseil Général des Deux Sèvres et la DREAL Poitou-Charentes pour leur soutien financier ainsi que les agriculteurs du bocage pour leur accueil et leur intérêt porté à cette étude.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alford R.A. & Richards S.J. 1999 – Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 30: 133-165.
- Avila V.L. & Frye P.G. 1978 – Feeding behaviour of the African clawed frog (*Xenopus laevis*, Daudin) (Amphibia, Anura, Pipidae); effect of prey type. *J. Herpetol.*, 12: 391-396.
- Crayon J.J. 2005 – Species account: *Xenopus laevis*. In Lannoo M.J. (éd.), Amphibians declines: Status and Conservation of U.S. Amphibians, Vol. 2. University of California Press, Berkeley: 522-525.
- Evans B.J., Greenbaum E., Kusamba C., Carter T.F., Tobias M.L., Mendel S.A. & Kelly D.B. 2011 – Description of a new octoploid frog species (Anura: Pipidae: *Xenopus*) from the Democratic Republic of the Congo, with a discussion of the biogeography of African clawed frogs in the Albertine Rift. *J. Zool., Lond.*, 283: 276-290.

- Faraone F.P., Lillo F., Giacalone G. & Lo Valvo M. 2008 – The large invasive population of *Xenopus laevis* in Sicily, Italy. *Amphibia-Reptilia*, 29: 405-412.
- Ficetola G. F., Thuiller W. & Miaud C. 2007 – Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species – the American Bullfrog. *Div. Distrib.*, 13: 476-485.
- Fouquet A. 2001 – Des clandestins aquatiques. *Zamenis*, 6: 10-11.
- Fouquet A. & Measey G.J. 2006 – Plotting the course of an African clawed frog invasion in Western France. *Anim. Biol.*, 56: 95-102.
- Frost D.R. 2014 – Amphibian species of the World: an online reference. Version 6.0 (2014-06-07). Electronic Database accessible at: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of natural history, New-York, USA.
- Grosselet O., Thirion J.-M., Grillet P. & Fouquet A. 2006 – Le Xénope lisse, une nouvelle espèce invasive en France. *Courr. Nat.*, 225: 22-27.
- Kobel H.R., Loumont C. & Tinsley R.C. 1996 – The extant species. In Tinsley R.C. & Kobel H.R. (eds), *The Biology of Xenopus*. Oxford University Press, Oxford: 9-34.
- Lafferty K. & Page C. 1997 – Predation on the endangered tidewater goby, *Eucyclogobius newberryi*, by the introduced African clawed frog, *Xenopus laevis*, with notes on the frog's parasites. *Copeia*, 1997: 589-592.
- Lescure J. 1971 – L'alimentation du crapaud *Bufo regularis* Reuss et de la grenouille *Discoglossus occipitalis* (Günther) au Sénégal. *Bull. IFAN*, 33A: 446-466.
- Lillo F., Marrone F., Sicilla A., Castelli G. & Zava B. 2005 – An invasive population of *Xenopus laevis* (Daudin, 1802) in Italy. *Herpetozoa*, 18: 63-64.
- Lobos G. & Measey G.J. 2002 – Invasive populations of *Xenopus laevis* (Daudin) in Chile. *Herpetol. J.*, 12: 163-168.
- Lodé T. 2011 – La Guerre des sexes chez les animaux. Odile Jacob, Paris. 331 p.
- McCoid M.J. & Fritts T.H. 1980 – Notes on the diet of a feral population of *Xenopus laevis* (Pipidae) in California. *Southwest. Nat.*, 25: 272-275.
- Measey G.J. 1998 – Diet of feral *Xenopus laevis* (Daudin) in South Wales, U.K. *J. Zool., Lond.*, 246: 287-298.
- Measey G.J., Rödder D., Green S.L., Kobayashi R., Lillo F., Lobos G., Rebelo R. & Thirion J.M. 2012 – Ongoing invasions of the African clawed frog, *Xenopus laevis*: a global review. *Biol. Invasions*, 14: 2255-2270.
- Pascal M., Lorvelec O. & Vigne J.-D. 2006 – Invasions biologiques et extinctions. Édition Quae, Belin, Paris. 350 p.
- R Core Team 2012 – R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rebelo R., Amaral P., Bernardes M., Oliveira J., Pinheiro P. & Leitão D. 2010 – *Xenopus laevis* (Daudin, 1802), a new exotic amphibian in Portugal. *Biol. Invasions*, 12: 3383-3387.
- Schoonbee H. J., Prinsloo J. F. & Nxiweni J. G. 1992 – Observations on the feeding habits of larvae, juvenile and adult stages of African clawed frog, *Xenopus laevis*, in impoundments in Transkei. *Wat. S. Afr.*, 18: 227-236.
- Tinsley R.C. & Mccoid M.J. 1996 – Feral populations of *Xenopus* outside Africa. In Tinsley R.C. & Kobel H.R. (eds), *The Biology of Xenopus*. Oxford University Press, Oxford: 81-94.
- Tinsley R.C., Loumont C. & Kobel H.R. 1996 – Geographical distribution and ecology. In Tinsley R.C. & Kobel H.R. (eds), *The Biology of Xenopus*. Oxford University Press, Oxford: 35-59.
- Thirion J.-M. & Evrard P. 2012 – Guide des Reptiles et Amphibiens de France. Belin, Paris. 224 p.
- Thirion J.-M., Doré F., Grillet P., Bitton G., Koch G. & Cotrel N. 2009 – Étude et propositions de modes de lutte contre le Xénope lisse, *Xenopus laevis*. Conseil général des Deux-Sèvres. 59 p.
- Vacher J.-P. 2008 – Le sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) Plan Régional d'Actions Alsace 2012-2016. DREAL Alsace, BUFO, Strasbourg. 35 p.



Exemple de mare bocagère colonisée par le Xénope lisse, *Xenopus laevis* (Daudin, 1802), dans la commune française de Mauzé-Thouarsais (Deux-Sèvres) Photo : Julien Courant.

Example of meadow pond colonized by the African clawed-frog, *Xenopus laevis* (Daudin, 1802), in the village of Mauzé-Thouarsais, (French department of "Deux-Sèvres") Picture: Julien Courant.

Variabilité et malformations de l'écaillage de la Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) (Reptilia Cheloniidae), sur les côtes françaises de Méditerranée

par

Guy OLIVER

Institut de Modélisation et d'Analyses en Géo-Environnement et Santé (IMAGES)

Université de Perpignan Via Domitia

et

Réseau Tortues marines de Méditerranée française (RTMMF)

guy.oliver@dbmail.com

Résumé – Les observations relevées sur les Tortues marines des côtes françaises de Méditerranée ont permis de retrouver un cas de malformation de la carapace, ainsi qu'une variabilité du nombre de plaques de la carapace et du nombre d'écailles préfrontales semblable à celle qui a été signalée en Méditerranée orientale. Une formule est proposée pour transcrire la disposition des écailles préfrontales.

Mots-clés : *Caretta caretta*, côtes françaises de Méditerranée, malformations de l'écaillage.

Summary – **Scalation variability and malformations in the Loggerhead, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) (Reptilia Cheloniidae), on the French Mediterranean coasts.** The observations made on sea Turtles of the French Mediterranean coasts have uncovered a case of carapacial malformation, as well as variability in the number of carapacial scutes and/or in the number of prefrontal scales similar to what has been reported in the Eastern Mediterranean. A formula is proposed to transcribe prefrontal scales disposition.

Key-words: *Caretta caretta*, French Mediterranean coasts, scalation malformations.

I. INTRODUCTION

Les anomalies répertoriées sur la carapace des Tortues marines concernent des malformations des plaques et/ou des écailles ainsi que la présence de plaques et/ou d'écailles surnuméraires. Ces phénomènes ont été signalés en différents sites dispersés dans le Monde entier chez plusieurs espèces (Mocquard 1894, Carr 1952 cité par Margaritoulis & Chiras 2011, Frazier 1983, Anonyme 2007). Plusieurs cas ont déjà été recensés en Méditerranée, chez la Tortue verte, *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758), (Bosca 1916, Demetropoulos & Hadjichristophorou 1995, Bertolero 2000), et la Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) (Capocaccia 1966) ; cette dernière espèce a fait l'objet de travaux récents plus approfondis (Türkozan *et al.* 2001, Margaritoulis & Chiras 2011).

La photo-identification des Tortues marines à partir des écailles céphaliques est en plein essor (Reisser *et al.* 2008, Schofield *et al.* 2008, Jean *et al.* 2010). L'amélioration de la connaissance de ces éléments morphologiques peut rendre service dans la poursuite et le

développement de cette technique d'étude, mais aussi dans l'amélioration de la connaissance générale des Tortues marines.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le présent document a été rédigé à partir des données recensées de 1996 à 2010 par le « Réseau Tortues marines de Méditerranée française » (RTMMF)¹.

Les informations reportées sur les fiches d'observation n'ayant pas toujours fourni la totalité des renseignements souhaitables concernant l'écaillure, les échantillons analysés varient en nombre d'individus selon les pièces prises en compte ; c'est le cas des plaques supracaudales qui n'ont pas été différenciées des plaques marginales sur les premières versions des fiches d'observations (Oliver 2010). Les photographies communiquées par les observateurs ont été très utiles pour confirmer les informations, voire pour déceler des anomalies qui n'avaient pas été repérées.

Les observations mentionnées ici se rapportent uniquement à la Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) et correspondent en grande majorité à des individus juvéniles ou subadultes, les adultes étant rares dans le secteur d'étude (Bertolero 2003, Oliver 2014).

À la suite de plusieurs auteurs (Márquez 1990, Margaritoulis & Chiras 2011), nous utilisons les termes « plaques » pour désigner les pièces cornées de la carapace et « écailles » pour désigner les pièces cornées recouvrant la tête et les nageoires.

Les interventions sur les Tortues marines, espèces protégées par la législation française en vigueur (Arrêté du 14 octobre 2005 fixant la liste des tortues marines protégées sur le territoire national et les modalités de leur protection, publié dans le Journal Officiel de la République française du 6 décembre 2005), ont été couvertes par les autorisations réglementaires : « cartes vertes » délivrées par la Direction de la Nature et des Paysages (DNP) au ministère chargé de l'environnement, puis autorisations départementales délivrées par les préfets après la déconcentration de l'administration, ensuite nouvelles « cartes vertes » délivrées par le Réseau national d'échouages (RNE) depuis 2006.

III. RÉSULTATS

Les anomalies répertoriées sur la carapace des Tortues marines, se rapportent quelques fois à des malformations des plaques et/ou des écailles ainsi qu'à la présence de plaques et/ou d'écailles surnuméraires comme cela a déjà été signalé en Méditerranée (Knoepffler 1962, Capocaccia 1966, Türkozan *et al.* 2001, Margaritoulis & Chiras 2011).

¹ Observateurs du « Réseau Tortues marines de Méditerranée française » (RTMMF) ayant collaboré au recensement des données sur les côtes françaises de Méditerranée : Alain Barcelo, Alexandra Béal, André Blasco, Armel Bonneron, Jacques Brunel, Audrey Campillo, Marc Carles, Jean-Philippe Catteau, Sidonie Catteau, Catherine Cesarini, Marc Cheylan, Marine Colombey, Michel Delaugerre, Frank Dhermain, Jean-Claude Dherment, Jean-Marie Dominici, Laurent Dupont, Gilles Esposito, Nicole Garcia, Yvelise Gauffreau, Pierre Gilles, Jean-Marc Groul, Thierry Houard, Stéphane Jamme, Patrick Lelong, Delphine Marobin-Louche, Isabelle Masinski, Jean-Pierre Nougarede, Céline Obadia, Guy Oliver, Francisco Otero Ferrer, Nadia Ounais-Thévenin, Sébastien Pacchiardi, Françoise Passelaigue, Jean-Marie Péricard, Alain Pigno, Nicolas Robert, Philippe Robert, Pascal Romans, Jean-Baptiste Sénégas, Didier Théron, Guillaume Vuilleumier.

A. Anomalies et malformations de la carapace

La carapace d'une Caouanne échouée à Canet-en-Roussillon (Pyrénées-Orientales) le 21 août 2001 (Fig. 1) était très déformée avec une forte gibbosité dorsale, mais il n'a pas été relevé de déformations sur les plaques vertébrales et costales si ce n'est une taille plus importante de ces plaques et la présence de deux écailles préfrontales surnuméraires ; malheureusement, il n'a pas été possible d'approfondir l'étude ce spécimen (Oliver obsr)².



Figure 1 : Malformation de la carapace chez une Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), échouée le 21 août 2001 sur la plage de Canet-en-Roussillon (Pyrénées-Orientales). Photo : Guy Oliver, UPVD.
Figure 1: Carapace malformation on a Loggerhead, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), stranded on August 21th, 2001 on the beach of Canet-en-Roussillon (Pyrénées-Orientales). Picture: Guy Oliver, UPVD.

B. Anomalies et malformations de l'écailleure

Les anomalies notées chez la Caouanne affectent le nombre de plaques de la dossière et le nombre d'écailles préfrontales.

1. Cervicale et supracaudales aberrantes

La présence de deux plaques cervicales, provenant vraisemblablement d'une division de la cervicale selon le plan de symétrie du corps (Fig. 2), a été relevée sur une Caouanne capturée vivante dans un filet maillant à Valras-Plage (Hérault) (Pigno obsr).

² Nous utilisons l'abréviation « obsr » pour « observateur » afin de la différencier de l'abréviation « obs. » pour « observation ».



Figure 2 : Écaille cervicale divisée chez une Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), capturée à Valras-Plage (Hérault) le 20 juin 2003. Photo : Alain Pigno, Aquarium d'Agde, Hérault.
 Figure 2: Precentral scute divided on a Loggerhead, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), caught at Valras-Plage (Hérault) on June 20th, 2003. Picture: Alain Pigno, Agde Aquarium, Hérault.

Les supracaudales n'ont pas été différenciées des plaques marginales sur les fiches d'observation distribuées aux observateurs. Toutefois, aucune anomalie n'a été signalée à propos de ces pièces et les photographies de 10 individus ont permis de noter chez eux la présence de deux plaques supracaudales normales [1g + 1d].

2. Plaques vertébrales et costales

Sur un échantillon de 164 Caouannes, le nombre de plaques vertébrales rencontré le plus souvent est de cinq (n = 154, soit 93,9 %) et parfois de six (n = 10, soit 6,1 %).

Sur un échantillon de 163 Caouannes, le nombre de plaques costales relevé est de quatre à sept. La combinaison « 5Cg + 5Cd » est la plus fréquente (n = 147, soit 90,2 %). Les autres combinaisons « symétriques », « 4Cg + 4Cd » (n = 5, soit 3,1 %) et surtout « 6Cg + 6Cd » (n = 1, soit 0,6 %) sont très peu représentées. Les combinaisons asymétriques, « 4Cg + 5Cd » ou « 5Cg + 4Cd », ainsi que « 5Cg + 6Cd » ou « 6Cg + 5Cd » et « 6Cg + 7Cd » sont les moins fréquentes (au total : n = 10, soit 6,1 %) (Tab. I).

Une observation curieuse (Fig. 3) concerne un spécimen observé qui présentait une disposition de « type *caretta* » (1^{ère} costale au contact de la cervicale) à droite et une disposition de « type *mydas* » (1^{ère} costale sans contact avec la cervicale) à gauche (Sénégas obsr). Les deux premières plaques costales gauches sont de plus grande taille que la normale et il semblerait y avoir une plaque marginale surnuméraire succédant à la première plaque marginale gauche. Toutefois, même en supprimant cette plaque marginale surnuméraire, la première

Tableau I : Combinaisons des plaques costales chez la Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), observées sur les côtes françaises de Méditerranée. Cg : costales gauches ; Cd : costales droites ; n : nombre ; % : pourcentage.

Table I: Combinations of costal scutes of the Loggerhead, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), observed on the French Mediterranean coasts. Cg: left costal scutes; Cd: right costal scutes; n: number; %: percentage.

Cg	Cd	n	%
4	4	5	3,1
4	5	2	1,2
5	4	3	1,8
5	5	147	90,2
5	6	1	0,6
6	5	3	1,8
6	6	1	0,6
6	7	1	0,6
Total		163	



Figure 3 : Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), avec une disposition atypique de la première paire de plaques costales par rapport à la plaque cervicale (type « caretta » à gauche et type « mydas » à droite). Photo : Jean-Baptiste Sénégas, Cestmed.

Figure 3: Loggerhead, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), with an atypical disposition of the costal scutes first pair compared with precentral scute (“caretta” type on the left and “mydas” type on the right). Picture: Jean-Baptiste Sénégas, Cestmed.

costale gauche n’entrerait pas en contact avec la cervicale car la première vertébrale est affectée d’un élargissement de sa partie gauche. Cette Caouanne a été libérée en juillet 2008 avec les bagues F2216 et F2217 sans avoir donné lieu au relevé de plus d’informations.

3. Plaques marginales

Sur un échantillon de 157 Caouannes, le décompte des marginales, présenté ci-après, inclue les plaques supracaudales qui n'ont pas été différenciées. On dénombre ainsi de 10 à 14 plaques marginales de chaque côté de la carapace.

Les combinaisons symétriques sont les plus fréquentes (n = 133, soit 84,7 %) par rapport aux combinaisons asymétriques (n = 24, soit 15,3 %) (Tab. II).

Tableau II : Combinaisons des plaques marginales chez la Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), observées sur les côtes françaises de Méditerranée. Mg : marginales gauches ; Md : marginales droites ; n : nombre ; % : pourcentage.

Table II: Combinations of marginal scutes of the Loggerhead, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), observed on the French Mediterranean coasts. Mg: left marginal scutes; Md: right marginal scutes; n: number; %: percentage.

Mg	Md	n	%
10	10	2	1,3
11	11	48	30,6
11	12	7	4,5
12	11	10	6,4
12	12	65	41,4
12	13	2	1,3
13	12	4	2,5
13	13	17	10,8
14	13	1	0,6
14	14	1	0,6
Total		157	

Cinq combinaisons symétriques ont été relevées : « 12Mg + 12Md », la plus fréquente (n = 65, soit 41,4 %), suivie par la combinaison « 11Mg + 11Md » (n = 48, soit 30,6 %) et ensuite la combinaison « 13Mg + 13Md » (n = 17, soit 10,8 %). Les combinaisons « 10Mg + 10Md » (n = 2, soit 1,3 %) et « 14Mg + 14Md » (n = 1, soit 0,6 %) sont rares. Pour les combinaisons asymétriques nous avons trouvé « 12Mg + 11Md » (n = 10, soit 6,4 %), « 11Mg + 12Md » (n = 7, soit 4,5 %), puis « 13Mg + 12Md » (n = 4, soit 2,5 %), ainsi que les combinaisons également rares : « 12Mg + 13Md » (n = 2, soit 1,3 %) et « 14Mg + 13Md » (n = 1, soit 0,6 %).

Sur le même échantillon de 157 Caouannes, en rassemblant les plaques vertébrales, les plaques costales et les plaques marginales, on obtient 21 combinaisons dont 10 symétriques regroupant 125 individus (79,6 %) et 14 combinaisons asymétriques regroupant 32 individus (20,4 %). Les combinaisons symétriques <12-5-5-5-12> (n = 55, soit 35 %) et <11-5-5-5-11> (n = 42, soit 26,8 %) sont les plus fréquentes (n = 97, soit 61,8 %) (Tab. III).

La combinaison la plus fréquente lors des examens effectués comprend cinq vertébrales, cinq costales et 12 marginales (n = 55, soit 35 %), la combinaison similaire avec 11 marginales (n = 42, soit 26,8 %) est un peu moins fréquente et celle avec 13 marginales (n = 16, soit 10,2 %) est nettement moins abondante. La combinaison avec six vertébrales, cinq costales

Tableau III : Combinaisons des plaques vertébrales, costales et marginales chez la Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), observées sur les côtes françaises de Méditerranée. Cg : costales gauches ; Cd : costales droites ; Mg : marginales gauches ; Md : marginales droites ; n : nombre ; V : vertébrales ; % : pourcentage.

Table III: Combinations of vertebral, costal and marginal scutes of the Loggerhead, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), observed on the French Mediterranean coasts. Cg: left costal scutes; Cd: right costal scutes; Mg: left marginal scutes; Md: right marginal scutes; n: number; %: percentage.

Mg	Cg	V	Cd	Md	n	%
10	5	5	5	10	2	1,3
11	4	5	4	11	2	1,3
11	5	5	4	11	1	0,6
11	5	5	5	11	42	26,8
11	5	5	5	12	6	3,8
12	4	5	4	12	2	1,3
12	4	5	5	12	2	1,3
12	5	5	4	12	2	1,3
12	5	5	5	11	9	5,8
12	5	5	5	12	55	35,0
12	5	5	5	13	2	1,3
12	6	5	6	12	1	0,6
13	5	5	5	12	4	2,6
13	5	5	5	13	16	10,2
14	5	5	5	13	1	0,6
14	5	5	5	14	1	0,6
11	5	6	5	11	3	1,9
11	5	6	6	12	1	0,6
12	5	6	5	12	1	0,6
12	6	6	5	12	3	1,9
13	6	6	7	13	1	0,6
Total					157	

et 11 marginales est représentée par trois individus (1,9 %) et celle avec cinq vertébrales, cinq costales et 14 marginales ne concerne qu'un seul individu (0,6 %).

Parmi les combinaisons dissymétriques, la combinaison avec cinq vertébrales, cinq costales, 12 marginales gauches et 11 marginales droites comprend neuf individus (5,8 %) mais toutes les autres sont rares (entre n = 6 et n = 1).

4. Plaques inframarginales

Sur un échantillon de 149 Caouannes, les plaques inframarginales, au nombre de trois à cinq, sont réparties en cinq combinaisons, trois symétriques : « 3iMg + 3iMd » (n = 105, soit 70,5 %), « 4iMg + 4iMd » (n = 23, soit 15,4 %) et « 5iMg + 5iMd » (n = 3, soit 2 %) et deux asymétriques : « 3iMg + 4iMd » (n = 7, soit 4,7 %) et « 4iMg + 3iMd » (n = 11, soit 7,4 %).

Les combinaisons symétriques sont les plus fréquentes (n = 131, soit 87,9 %) et la combinaison « 3iMg + 3iMd » (70,5 %) est la plus abondante. Les combinaisons asymétriques regroupent 18 individus (12,1 %) (Tab. IV).

Tableau IV : Combinaisons des plaques inframarginales chez la Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), observées sur les côtes françaises de Méditerranée. iMg : infra-marginales gauches ; iMd : infra-marginales droites ; n : nombre ; % : pourcentage.

Table IV: Combinations of inframarginal scutes of the Loggerhead, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), observed on the French Mediterranean coasts. iMg: left inframarginal scutes; iMd: right inframarginal scutes; n: number; %: percentage.

iMg	iMd	n	%
3	3	105	70,5
3	4	7	4,7
4	3	11	7,4
4	4	23	15,4
5	5	3	2,0
Total		149	

5. Écailles préfrontales

Chez la Caouanne on observe habituellement deux types d'individus d'après le nombre et la disposition des écailles préfrontales (« type 4pF » et « type 5pF ») qui ont déjà été reproduits par Brongersma (1972, p. 16). Mais ce nombre d'écailles préfrontales peut parfois varier chez certains individus comme cela a déjà été mentionné (Brongersma 1972, Oliver 2010, Margaritoulis & Chiras 2011) (Tab. V).

Chez cette espèce, dans un échantillon de 158 individus nous avons relevé :

- 4 pF chez 68 individus (43,1 %)
- 5 pF chez 53 individus (33,5 %)

Tableau V : Combinaisons des plaques préfrontales chez la Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), observées sur les côtes françaises de Méditerranée. pF : préfrontales ; n1 : nombre d'individus pour chaque combinaison de pré-frontales ; n2 : nombre d'individus par types (4 ou 5) ; % : pourcentage.

Table V: Combinations of prefrontal scutes of the Loggerhead, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), observed on the French Mediterranean coasts. pF: prefrontal scutes; n1: individuals number for each prefrontal combination; n2: individuals number by type (4 ou 5); %: percentage.

pF	n1	%1	n2	%2
4	68	43,1	70	53,8
5	53	33,5	60	46,2
6	24	15,2		
7	10	6,3		
8	2	1,3		
9	1	0,6		
Totaux	158		130	

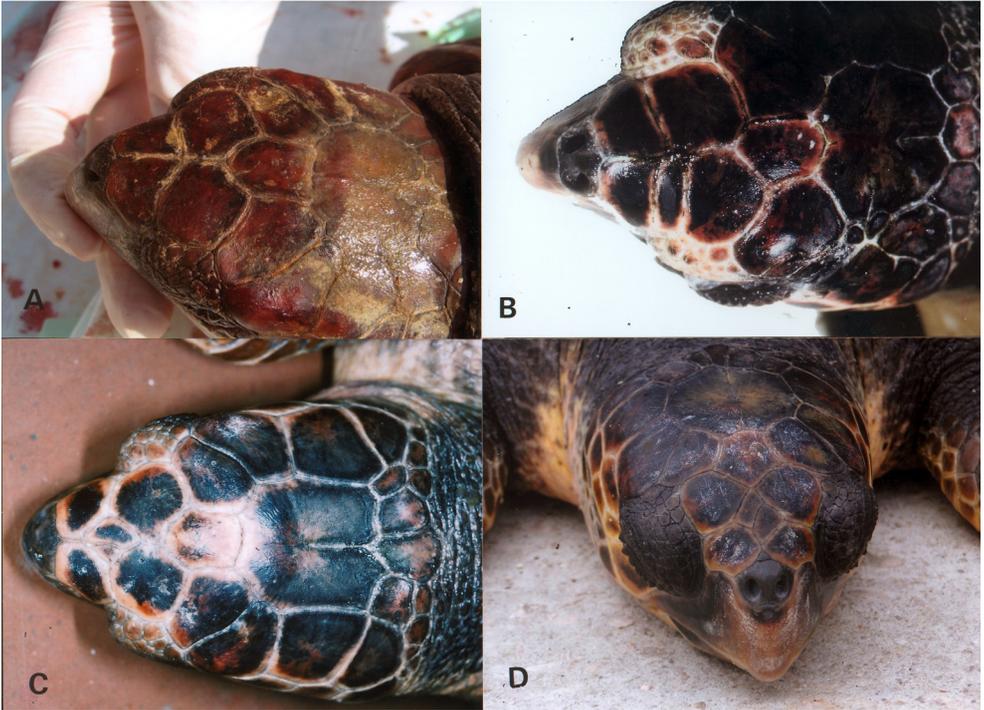


Figure 4 : Variations du nombre et de la disposition des écailles préfrontales chez la Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758). A : Individu avec 4 préfrontales typiques : 4pF = [2g/2d]. Photo : Catherine Cesarini, RTMMF. B : Individu avec 5 préfrontales atypiques : 5pF = [3g/2d]. Photo : Guy Oliver, UPVD. C : Individu avec 6 préfrontales atypiques : 6pF = [2g/2d + (2c)]. Photo : Guy Oliver, UPVD. D : Individu avec 7 préfrontales atypiques : 7pF = [2g/2d + (2c) + 1a]. Photo : Nicole Garcia, COM. (a : antérieure ; c : centrale ; d : droite ; g : gauche ; pF : préfrontale).

Figure 4: Variation the number and disposition of the prefrontal scales on a Loggerhead, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758). A: Individual with 4 typical prefrontal scales: 4pF = [2g/2d]. Picture: Catherine Cesarini, RTMMF. B: Individual with 5 atypical prefrontal scales: 5pF = [3g/2d]. Picture: Guy Oliver, UPVD. C: Individual with 6 atypical prefrontal scales: 6pF = [2g/2d + (2c)]. Picture: Guy Oliver, UPVD. D: Individual with 7 atypical prefrontal scales: 7pF = [2g/2d + (2c) + 1a]. Picture: Nicole Garcia, COM. (a: anterior; c: central; d: right; g: left; pF: prefrontal).

- 6/9 pF chez 37 individus (23,4 %)
 - 6 pF chez 24 individus (15,2 %)
 - 7 pF chez 10 individus (6,3 %)
 - 8 pF chez 2 individus (1,3 %)
 - 9 pF chez 1 individu (0,6 %)

- type « 4pF » avec quatre écailles préfrontales disposées en croix que l'on peut transcrire par la formule : <4pF = [2g/2d]> avec « g » pour « gauche » et « d » pour « droite » (Fig. 4A, Cesarini obsr).

- type « 5pF » dont quatre écailles préfrontales sont disposées en croix, comme dans le « type 4pF », et une cinquième écaille est située au centre. On peut transcrire cette disposition

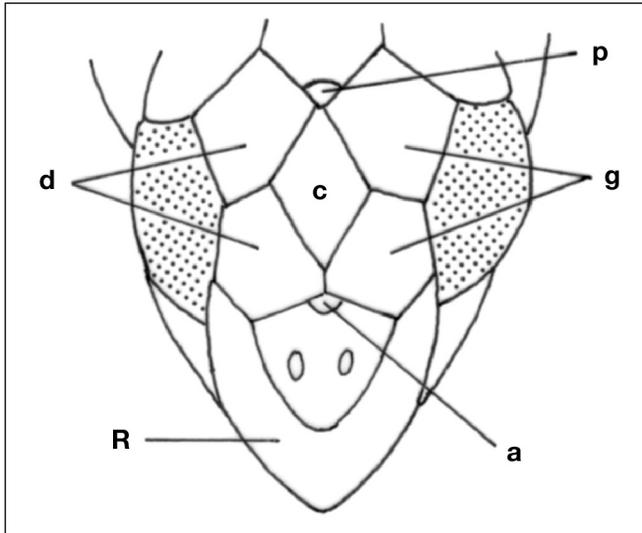


Figure 5 : Écailles préfrontales chez la Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758). a : antérieure ; c : centrale ; d : droite ; g : gauche ; p : postérieure ; R : bec ou ramphothèque.

Figure 5: Prefrontal scales of the Loggerhead, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758). a: anterior; c: central; d: right; g: left; p: posterior; R: beak or tomium.

par la formule : $\langle 5pF = [2g/2d + (1c)] \rangle$ avec « c » pour « centrale » et « 1c » entre parenthèses pour signaler la localisation de cette écaille supplémentaire au centre de la croix (Fig. 5).

Il arrive qu'il y ait des préfrontales supplémentaires provenant de la division d'une ou plusieurs écailles préfrontales ou de l'insertion d'une ou plusieurs écailles surnuméraires.

- On peut trouver $\langle 5pF \rangle$ provenant manifestement d'un « type 4pF » par insertion d'une écaille surnuméraire (à gauche ou à droite). Cette disposition peut être représentée par la formule : $\langle 5pF = [3g/2d] \rangle$ (Fig. 4B, Oliver obsr) pour un individu avec une écaille préfrontale gauche supplémentaire ou $\langle 5pF = [2g/3d + (1c)] \rangle$ pour un individu avec une écaille préfrontale droite supplémentaire comme cela a été constaté sur un autre individu (Oliver et Guilpain obsr). Dans le cas où l'écaille supplémentaire provient de la division d'une écaille, cette opération peut se produire longitudinalement et la transcription peut s'écrire par la formule : $\langle 5pF = [(2 + 1g)/2d] \rangle$, si c'est l'écaille préfrontale antérieure gauche qui a subi cette division, ou : $\langle 5pF = [(1 + 2g)/2d] \rangle$, si c'est l'écaille préfrontale postérieure gauche qui a subi la division. Dans le cas d'une division transversale, il ne sera pas toujours facile de déterminer s'il s'agit de la division d'une écaille ou de l'insertion d'une écaille surnuméraire et il sera sans doute préférable d'utiliser la formule simplifiée (correspondant à l'individu de la figure 4B).

On peut rencontrer des cas plus complexes à la suite de divers dédoublements et/ou intercalation d'écailles surnuméraires. Les cas étudiés ci-après dérivent vraisemblablement d'un « type 5pF ».

- Un type « 5pF » peut donner $\langle 6pF \rangle$ à la suite de la division de l'écaille préfrontale centrale, comme l'a dessiné Brongersma (1972, p. 16). La transcription de cette disposition par une formule serait : $\langle 6pF = [2g/2d + (2c)] \rangle$ (Fig. 4C, Pigno obsr).

- Par division de l'écaille centrale et de l'une des écailles gauches (ou insertion d'une écaille surnuméraire à ce niveau) on obtient <7pF> d'où la formule : <7pF = [3g/2d + (2c)]> (Pacchiardi obsr).

- Le dédoublement de l'écaille centrale et l'apparition d'une écaille supplémentaire antérieure donnent également <7pF> répondant à la formule : <7pF = [2g/2d + (2c) + 1a]> (Fig. 4D, Garcia obsr) avec « a » pour « antérieure ».

- La division des écailles préfrontales postérieures et de l'écaille centrale, donne <8pF>, d'où la transcription : <8pF = [3g/3d + (2c)]>.

Lorsque des malformations (division ou surnombre) affectent les écailles préfrontales, d'autres écailles céphaliques sont également frappées par des anomalies : écaille frontale remplacée par cinq petites écailles (Pigno obsr), division partielle ou totale des écailles frontale et frontopariétale (Colombey obsr).

D'après 130 individus dont il a été possible de déterminer le type de base, nous avons déterminé 70 cas (53,8 %) se rattachant « type 4pF » et 60 (46,2 %) se rattachant au « type 5pF » (Tab. V).

Une photographie (Fig. 4) ou un dessin (Fig. 5) sont toujours démonstratifs et facilitent l'exploitation des fiches de données.

III. DISCUSSION

Les malformations rapportées ici et celles qui ont été signalées par d'autres auteurs mettent en évidence une variabilité qui affecte, chez la Caouanne, *Caretta caretta*, l'écaillure de la dossière et de la tête.

A. Anomalies et malformations de la dossière

La déformation de la dossière de la Caouanne échouée à Canet-en-Roussillon (Pyrénées-Orientales) le 21 août 2001, ressemblait beaucoup (déformation des plaques en moins) à celle décrite à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) par Knoepffler (1962). Apparemment, cette aberration serait très rare.

Fretey (1987, p. 70) reproduit la dossière d'une Caouanne (n° FT3233 du Muséum de Marseille) dont la malformation asymétrique concerne les plaques costales : celles du côté droit ayant une largeur pratiquement double de celles du côté gauche ; toutefois, ces déformations semblent être moins accentuées que chez les deux individus précédents.

B. Variabilité des écailles préfrontales

Les écailles préfrontales de la Caouanne correspondraient à deux types de base : le « type 4pF » et le « type 5pF ». Les pourcentages de ces deux types paraissent équivalents comme l'indique déjà Capocaccia (1966). Laisseraient-ils envisager qu'ils représenteraient une situation biologique établie plutôt qu'un phénomène tératologique ?

Le « type 5pF » pourrait éventuellement dériver directement du premier par l'apparition d'une écaille préfrontale centrale. La division de certaines écailles ou l'intercalation d'écailles surnuméraires peuvent modifier ces nombres, mais il ne s'agirait pas de types particuliers et on pourrait les rapporter à l'un des deux types de base.

La formule que nous proposons : <pF = [ng/nd + (nc) + na + np]> (avec a : antérieure, c : centrale, d : droite, g : gauche, p : postérieure et n : nombre d'écailles) est susceptible de

codifier la disposition des écailles préfrontales, du moins tant que leur nombre n'est pas trop élevé.

Des cas de déformation de la carapace, semblables à celui décrit par Mocquard (1894) chez une Tortue Caret – *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus, 1766) – capturée en Atlantique au large de Bordeaux, ont été observés en Indonésie dans les eaux du parc des Mille Îles et, sur place, ces déformations ont été attribuées à la pollution des eaux par les effluents provenant de Jakarta (Anonyme 2007). La pollution, telle que nous la connaissons aujourd'hui, existait-elle à la fin du XIX^e siècle lorsque Mocquard (1894) a observé le même phénomène ? La cause de ces déformations singulières serait-elle d'origine biologique ?

C. Anomalies et malformations de l'écaillage

Sur les côtes françaises de Méditerranée, le pourcentage d'individus avec cinq vertébrales (n = 148, soit 94,3 %) est intermédiaire entre le pourcentage relevé en Grèce (97,7 %) et le pourcentage relevé en Turquie (89,9 %) ; ce pourcentage est le plus faible en Italie (87 %). Le nombre de vertébrales chez les Caouannes observées varie de quatre à neuf en Turquie (Türkozan *et al.* 2001), de quatre à sept en Grèce (Margaritoulis & Chiras 2011), de cinq à sept en Italie (Capocaccia 1966), mais il est de cinq ou quelques fois six sur les côtes françaises de Méditerranée.

Les anomalies observées chez la Caouanne sur les côtes françaises de Méditerranée ressemblent à celles qui ont été décrites en Méditerranée orientale chez la même espèce. Les différences statistiques que l'on constate pourraient provenir de la taille et de la nature des échantillons : 767 individus (femelles nidifiantes) en Grèce (Margaritoulis & Chiras 2011), 3 485 individus (dont 3 309 nouvelles-nées et 176 adultes) en Turquie (Türkozan *et al.* 2001) et seulement 391 individus (majoritairement juvéniles et subadultes) en France.

D. Variabilité des plaques de la dossière

Comme il ressort des études similaires menées en Turquie (Türkozan *et al.* 2001) et en Grèce (Margaritoulis & Chiras 2011), les anomalies portant sur la plaque cervicale et les plaques supra-caudales chez la Caouanne sont rarissimes : le réseau a recensé un seul spécimen avec deux plaques cervicales (Pigno obsr) provenant probablement d'une division transversale de la cervicale. Un seul individu avec une supra-caudale unique a été précédemment signalé dans le même secteur d'observation (Knoepffler 1962).

Demetropoulos et Hadjichristophorou (1995) publient des photographies de Tortues vertes, *Chelonia mydas*, avec une écaillage atypique : un individu avec six vertébrales et six costales gauches et un autre individu avec une dossière dont toutes les plaques sont fusionnées. Bertolero (2000) décrit une Tortue verte, *Chelonia mydas*, avec cinq paires de plaques costales (nombre habituel chez la Caouanne, *Caretta caretta*) et six plaques vertébrales.

La discordance avec le patron habituel pour la Tortue verte, *Chelonia mydas*, incite Bertolero (2000) à souligner « *es muy importante registrar el mayor número de caracteres cuando se determinan especies poco frecuentes en nuestras aguas.* » De leur côté, Margaritoulis et Chiras (2011) rappellent que, par le passé, la variabilité du nombre de plaques marginales a entraîné des confusions. L'identification précise des espèces est primordiale, il est donc indispensable de se référer à plusieurs critères d'identification afin d'éviter toute confusion entre espèces.

Fretey (1983) souligne la disposition relative de la première paire de plaques costales par rapport à la cervicale. Cette disposition permet de distinguer deux groupes phylogénétiquement séparés depuis longtemps : première paire de costales en contact avec la cervicale chez les Caretteni (*C. caretta*, *L. olivacea*, *L. kempii*) et première paire de costales sans contact avec la cervicale chez les Chelonini (*C. mydas*, *C. agassizii*, *E. imbricata*) (Fretey com. pers.). Le cas d'une Caouanne « mixte » avec la cervicale en contact avec la première costale droite et sans contact avec la première costale gauche, présente simultanément une disposition que l'on trouve normalement chez deux groupes distincts. Il semblerait que cette aberration n'aurait pas encore été signalée.

Les avis sont partagés sur l'origine de la variabilité du nombre de plaques sur la carapace des Tortues marines et l'origine de ces malformations n'est pas encore clairement établie :

- pour Gadow (1899 cité par Türkozan *et al.* 2001) les plaques subiraient une fusion pendant l'ontogénie telle que les adultes présentent le modèle normal ;
- Newman (1906 cité par Türkozan *et al.* 2001) suggère que les plaques surnuméraires seraient une réapparition atavique de plaques perdues pendant la phylogénie ;
- Zangerl & Johnson (1957 cités par Türkozan *et al.* 2001) estiment qu'il y aurait eu une forte stabilité de l'écaillure pendant l'évolution des Chéloniens ;
- Knoepffler (1962) et Bertolero (2000) considèrent que les déformations ou la variabilité du nombre des plaques pourraient être d'origine génétique ou embryogénétique ;
- pour Türkozan *et al.* (2001) l'absence d'adultes avec un nombre de plaques atypique pourrait être expliquée de deux manières : les tortues nouvelles-nées avec des décomptes anormaux disparaîtraient avant la maturité ou bien le nombre de plaques changerait pendant la croissance.
- dans un article général sur la tératologie des Reptiles, Matz (1997) signale que c'est « une température d'incubation inadéquate, trop basse ou surtout trop élevée, principalement durant les premiers stades de développement, qui est à l'origine de la plupart des cas observés », mais sans préciser (bien qu'on puisse le supposer) si les Tortues marines sont concernées.

IV. CONCLUSIONS

L'examen des particularités de l'écaillure des Tortues marines complète et améliore la connaissance des espèces qui sont l'objet de recherches dans lesquelles ces éléments sont pris en compte (en photo-identification par exemple). En outre, compte tenu que l'écaillure intervient dans l'identification des espèces, cette variabilité implique la nécessité de prendre en compte plusieurs critères pour identifier avec certitude les espèces, en particulier celles qui sont rares ou que l'on n'a pas l'habitude d'observer couramment. Le cas d'une Caouanne, *Caretta caretta*, « mixte » mérite d'être souligné et constituerait une première observation de ce type d'anomalie.

La formule que nous proposons est susceptible de faciliter la transcription de la disposition des écailles préfrontales, du moins tant que leur nombre reste raisonnable.

Remerciements – La Direction de l'Eau et de la Biodiversité du Ministère chargé de l'Environnement a apporté une aide et un soutien particulièrement utiles au « Réseau Tortues marines de Méditerranée française » (RTMMF) et la Société Herpétologique de France a eu la gentillesse de prendre en charge la

gestion administrative de ce réseau (Commission "RTMMF"). Qu'elles trouvent ici l'expression de notre reconnaissance.

Nous remercions très sincèrement le docteur Roger Bour (Muséum national d'Histoire naturelle de Paris), le docteur Dimitris Margaritoulis (Archelon, Athènes) et le docteur Oguz Türkozan (Université Adnan Menderes, Turquie) pour les informations et/ou les documents qu'ils nous ont très aimablement transmis.

Ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'efficace collaboration des observateurs du « Réseau Tortues marines de Méditerranée française » (RTMMF), des Administrations et des Services confrontés à ces Reptiles marins (Affaires maritimes, CROSSMed, Sapeurs-Pompiers, Gendarmerie maritime, Capitaineries...), des professionnels de la mer (en particulier les pêcheurs), et des informateurs occasionnels (plongeurs, plaisanciers, baigneurs...). Que tous soient remerciés pour leur implication.

Catherine Cesarini (CARI), Marine Colombey (Parc national de Port-Cros), Nicole Garcia (Centre océanologique de Marseille), Patrick Lelong (Institut Paul Ricard, île des Embiez), Alain Pigno (Aquarium du Cap d'Agde), les Archives du Musée Océanographique de Monaco (Principauté de Monaco), Jean-Baptiste Sénégas (Cestmed, Le Grau-du-Roi) ont très aimablement communiqué leurs clichés. Qu'ils trouvent ici l'expression de nos remerciements les plus chaleureux.

Nous remercions tout particulièrement les relecteurs pour leur révision minutieuse, leurs remarques pertinentes et leurs critiques judicieuses.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Anonyme 2007 – Au large de Jakarta, le combat perdu des tortues face à la pollution. *L'Indépendant (édition de Perpignan)*, 23 septembre 2007: 17.

Bertolero A. 2000 – Tortuga verde, *Chelonia mydas*, con placas supernumerarias en el caparazón. *Bol. Ass. Herpetol. Esp.*, 11(2): 73-74.

Bertolero A. 2003 – Varamientos y capturas de tortugas marinas en los alrededores del Delta del Ebro (NE España) entre los años 1984 y 2001. *Rev. Esp. Herpetol.*, 17: 39-53.

Bosca E. 1916 – Un individuo anómalo de la *Chelone mydas* (L.), en el Mediterráneo. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 16: 446-448.

Brongersma L.D. 1972 – European Atlantic Turtles. *Zool. Verhandling., Leiden*, 121: 1-318, 12 pl., 8 cartes.

Capocaccia L. 1966 – Variabilità della popolazione mediterranea di *Caretta caretta* (L.) (Testudines). *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova*, 76: 1-22.

Carr A.F. Jr 1952 – Handbook of Turtles. NY Cornell University Press, Ithaca, USA. 543 p.

Demetropoulos A. & Hadjichristophorou M. 1995 – Manual on Marine Turtle Conservation in the Mediterranean. UNEP (MAP) SPA/IUCN/CWS/Fisheries Department, Manre (Cyprus), Tunis. 64 p., 24 pl.

Frazier J. 1983 – Análisis estadístico de la tortuga golfina *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz) de Oaxaca, Mexico. *Cienc. Pesq. Inst. Nat. Pesca*, 4: 49-75.

Fretey J. 1983 – Les Tortues marines. In Beaufort F. de (Coord.), Espèces menacées et exploitées dans le monde. Guide pratique pour leur connaissance et leur identification, pp. 1-25. Muséum national d'Histoire naturelle, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Paris, n° 24.

Fretey J. 1987. – Les Tortues. In Beaufort F. de, Maurin H. & Lacaze J.-Cl. (éds), Livre rouge des espèces menacées en France. Tome 2. Espèces marines et littorales menacées, pp. 57-106. Muséum d'Histoire naturelle, Secrétariat Faune et Flore, Paris.

Gadow H. 1899 – Orthogenetic variation in shells of *Chelonia*. In Willey A. (éd.), Zoological Results based on Material from New Britain, New Guinea, Loyalty Islands and elsewhere, Collected during the years 1895, 1896 and 1897 (Part 3), pp. 207-222. University Press, Cambridge.

Jean C., Ciccione S., Talma E., Ballorain K. & Bourjea J. 2010 – Photo-identification method for green and hawksbill turtles. First results from Reunion. *Indian Ocean Turtles Newslett.*, 11: 8-13.

Knoepffler L.-Ph. 1962 – Une curieuse anomalie de la carapace chez *Caretta caretta caretta* (Linnaeus, 1758). *Vie Milieu*, 13(2): 327-331.

Margaritoulis D.N. & Chiras G. 2011 – Scallation patterns of Loggerhead Turtles nesting in Laganas Bay, Zakynthos Island. *Mar. Turtle Newslett.*, 131: 29-31

- Márquez R.M. 1990 – FAO Species Catalogue. Vol. 11. Sea Turtles of the World. Food and Agricultural Organization of the United States, FAO Fisheries Synopsis, Rome. 125(11): I-IV + 1-81.
- Matz G. 1997 – La tératologie des Reptiles. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 82-83: 5-14.
- Mocquard F. 1894 – Un cas de monstruosité chez la tortue caret. *La Nature*, 1099: 59-60.
- Newman H.H. 1906 – The signification of scutes and plate « abnormalities » in *Chelonia*. *Biol. Bull.* 10: 68-114.
- Oliver G. 2010 – Fiches de relevé de données pour les Tortues marines In Oliver G. (Coord.), Les Tortues marines. Comptes rendus des stages « Formation et Perfectionnement des Observateurs » pp. 41-52. Réseau Tortues marines de Méditerranée française (multigr.), Perpignan.
- Oliver G. 2014 – Données historiques et nouvelles observations concernant les tortues marines (Reptilia, Chelonii) sur les côtes françaises de Méditerranée (1996-2010). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 149: 25-58.
- Reisser J., Proietti M., Kinas P. & Sazima I. 2008 – Photographic identification of sea turtles: method description and validation, with an estimation of tag loss. *Endang. Species Res.*, 5: 73-82.
- Schofield G., Katselidis K.A., Dimopoulos P. & Pantis J.D. 2008 – Investigating the viability of photo-identification as an objective tool to study endangered sea turtle populations. *J. Expl. Mar. Biol. Ecol.*, 360: 103–108
- Türkozan O., Ilgaz Ç. & Sak S. 2001 – Carapacial scute variation in loggerhead turtles, *Caretta caretta*. *Zool. Middle East*, 24: 137-142.
- Zangerl R. & Johnson R.G. 1957 – The nature of shield abnormalities in the turtle shell. *Fieldiana – Geology*, 10(29): 341-362.

Manuscrit accepté le 25 février 2014



Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), échouée en Corse. Sur cet individu, ne figurant pas dans les recensements utilisés dans cet article, on observe une déformation semblable à celle du spécimen de la figure 1 (page 11) ; c'est le troisième cas observé sur les côtes françaises de Méditerranée. Photo : Cathy Cesarini, CARI.

Loggerhead, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), stranded in Corsica. On this specimen, which is not included in the data used in this article, we observe a deformation similar to that on the specimen of the figure 1 (page 11); this is the third case recorded on the French Mediterranean coasts. Picture: Cathy Cesarini, CARI.



Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), photographiée dans le golfe de Saint-Florent (Corse). Sur cet individu, ne figurant pas dans les recensements du RTMMF, on constate la division de la plaque cervicale comme sur l'individu de la figure 2 (page 12) ; c'est le second cas observé sur les côtes françaises de Méditerranée. Photo : Cathy Cesarini¹ CARI, 2006 environ.

Loggerhead, Caretta caretta (Linnaeus, 1758), photographed in the gulf of Saint-Florent (Corsica). On this specimen, which do not appear in RTMMF data, we state a cervical scute divided as on the specimen of the figure 1 (page 12); this is the second case recorded on the French Mediterranean coasts. Picture: Cathy Cesarini¹, CARI, circa 2006.

¹ Nous remercions bien sincèrement Cathy Cesarini (CARI – Cétacés Association Recherche Insulaire) qui nous a très aimablement transmis cette photographie et celle de la page 23.



Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), avec des anomalies d'écaillage sur la dossière (noter la présence de six plaques vertébrales et six plaques costales droites). Photo : Guy Oliver, UPVD.

Loggerhead, Caretta caretta (Linnaeus, 1758), with carapacial scalation abnormalities (note the presence of six vertebral and six right costal scutes). Picture: Guy Oliver, UPVD.

Phénologie d'activité d'une communauté de squamates au nord de la Loire-Atlantique

par

Gaëtan GUILLER⁽¹⁾, Jérôme LEGENTILHOMME⁽²⁾ & Olivier LOURDAIS^(3,4)

⁽¹⁾ *N°1 Le Grand Momesson, 44130 Bouvron, France
gaetan.guiller@free.fr*

⁽²⁾ *Le Planté, 44350 Saint-Gildas-des-Bois, France
jerome.legentilhomme@neuf.fr*

⁽³⁾ *Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS, 79360, Villiers-en-Bois, France*

⁽⁴⁾ *School of Life Sciences, Arizona State University, 85287-4501 Tempe, AZ, USA
lourdais@cebc.cnrs.fr*

Résumé – Un suivi de terrain sur une période de 16 années (1997 à 2012) a permis de cumuler des données d'observations d'émergence (au printemps) et d'entrée en hibernation (en automne) chez sept espèces de squamates (cinq de serpents et deux de lézards). Ces observations ont été réalisées dans une quinzaine de communes de la moitié nord du département de la Loire-Atlantique. Nous avons pu mettre en évidence des variations annuelles liées aux espèces, au sexe ou aux classes d'âge. Un décalage d'émergence en faveur des mâles (protandrie) est observé chez cinq espèces. Une relation négative existe entre les dates d'émergence et celles d'entrée en hibernation. Les affinités climatiques ne permettent pas d'expliquer les variations entre espèces. Les espèces à mode de vie caché (*i.e.* thermoconformes) semblent caractérisées par des durées d'activité plus courtes. La comparaison avec les données historiques pour les deux espèces de vipères souligne des sorties d'émergence désormais plus précoces. Ces observations peuvent contribuer à mieux évaluer les effets des bouleversements climatiques en cours sur ce groupe de vertébrés très sensibles aux fluctuations thermiques.

Mots-clés : Squamates, émergence, suivi à long terme, Loire-Atlantique, France.

Summary – **Activity phenology of a squamates community in the North of Loire-Atlantique department (France).** A field survey was carried over 16 years (1997 to 2012) and dates of first vernal and last autumnal observations were collected in seven squamate species (five snakes and two lizards). These observations were obtained in fifteen municipalities of the North of Loire-Atlantique Department. Important annual variations related to species, sexes and age classes were detected. A sex difference in emergence date (protandry) was observed in five species. A negative relationship was detected between emergence and last observation date: species that emerge early in the year are the one entering later in hibernation. Climatic affinities do not provide satisfying explanation for this pattern, but contrasts in exposure strategies is probably more relevant. That is, species with reclusive life styles seem to have shorter activity duration when compared with more exposed, thermophilic ones. Comparisons with historical data in the two viper species suggest earlier emergence dates. Overall, our observations will contribute to better understand the impact of current climate changes on squamates that are particularly sensitive to thermal fluctuations.

Key-words: Squamates, winter emergences, long term study, Loire-Atlantique Department, France.

I. INTRODUCTION

Les ectothermes ne produisent généralement que très peu de chaleur interne et leur activité est donc directement dépendante des conditions thermiques ambiantes (Angilletta *et al.* 2002). Ainsi, les conditions thermiques influencent l'ensemble des performances en incluant les fonctions locomotrices, physiologiques et reproductrices (Huey & Kingsolver 1989, Lourdais *et al.* 2004, Seebacher 2005). Malgré les variations thermiques de l'environnement, les ectothermes utilisent des moyens comportementaux (thermorégulation) pour atteindre et maintenir une température corporelle favorable permettant d'optimiser leurs performances (digestion, mue, reproduction) (Blouin-Demers & Weatherhead 2002, 2008, Lourdais *et al.* 2013). Dans les régions tempérées et froides, les reptiles sont généralement forcés à mener une vie ralentie pendant les mois d'hiver (Gregory 1982). Cette pause est généralement identifiée comme l'hibernation (ou hibernation) par distinction avec l'hibernation (*sensu stricto*) des mammifères. L'hivernage des reptiles impose des modifications physiologiques complexes (Abdelkader *et al.* 1995, Voituron *et al.* 2002) et ne doit donc pas être considérée comme évolutivement "inférieur" (Pough 1980). En effet, l'hibernation des mammifères (et plus généralement la torpeur) soulignent plutôt les limites énergétiques de l'endothermie. Lorsque les conditions sont trop froides, la baisse de température et l'arrêt de l'activité deviennent obligatoires pour permettre la survie mais les phases de réveil demeurent très coûteuses. Le phénomène est beaucoup plus flexible chez les ectothermes et très peu consommateur d'énergie.

La pause hivernale des reptiles a été largement étudiée (Saint Girons 1952, Viitanen 1967, Sexton & Marion 1981, Gregory 1982, Naulleau & Fleury 1988, Albadry *et al.* 1992, Naulleau 1992, Abdelkader *et al.* 1995, Hailey & Loveridge 1997). Les principaux facteurs déclencheurs de son entrée et de sa sortie sont la température et la durée de l'ensoleillement (Duguy 1963, Fleury & Naulleau 1987, Weatherhead 1989). Chez les squamates, d'importantes variations entre espèces semblent exister dans les périodes et durée annuelles d'activité. Par exemple, chez le Lézard des murailles, une activité hivernale est régulièrement constatée (Eble 2012) notamment chez les mâles. Plus généralement, il existe des différences marquées entre les sexes avec un décalage dans les dates d'émergences comme des sorties plus précoces chez les mâles (i.e. protandrie). Le comportement de thermorégulation plus précoce des mâles serait imposé par des contraintes de maturation des spermatozoïdes (Saint Girons & Joly 1974, Olsson *et al.* 1999). D'autres différences peuvent également exister notamment entre espèces. Ainsi, dans une zone tempérée, les espèces à affinités climatiques froides (nord-européennes) devraient sortir plus précocement que les espèces à affinités méridionales et en limite nord d'aire de répartition. En considérant à la fois les dates d'émergences (première observation vernale [POV] dans la suite du texte) et les dates de fins d'activité (dernière observation automnale [DOA]), l'étude de la phénologie de l'activité devient importante à appréhender dans un contexte global de réchauffement climatique (Pörtner & Farrel 2008, Sinervo *et al.* 2010, Le Galliard *et al.* 2012).

Nous avons étudié la phénologie d'activité de sept espèces de squamates (cinq serpents et deux lézards) avec des affinités climatiques contrastées, en situation de sympatrie dans le nord de la Loire-Atlantique (France). Nous avons examiné si un décalage d'émergence en faveur des mâles existait chez les espèces étudiées. Par ailleurs nous avons comparé les

durées d'activité entre espèces pour tester des différences selon les affinités climatiques. Ces données ont été collectées sur une période de 16 ans (1997-2012).

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Situation géographique

La zone géographique où se concentrent nos observations est située au nord de la Loire dans la moitié supérieure du département de la Loire-Atlantique au sein du vaste système bocager du nord-ouest de la France. Les observations proviennent principalement des communes de Bouvron, Blain, Campbon et Drefféac et, secondairement de Pontchâteau, Le Gâvre, Missillac, Saint-Gildas-des-Bois, Vigneux-de-Bretagne, Fay-de-Bretagne, Le-Temple-de-Bretagne, Prinquiau, Malville, Le Grand-Auverné, et La Chapelle-Launay (communes grises claires). Des observations phénologiques ont été collectées par Hubert Saint Girons (1975) sur la commune de Nozay (hachures horizontales noires sur fond gris clair).

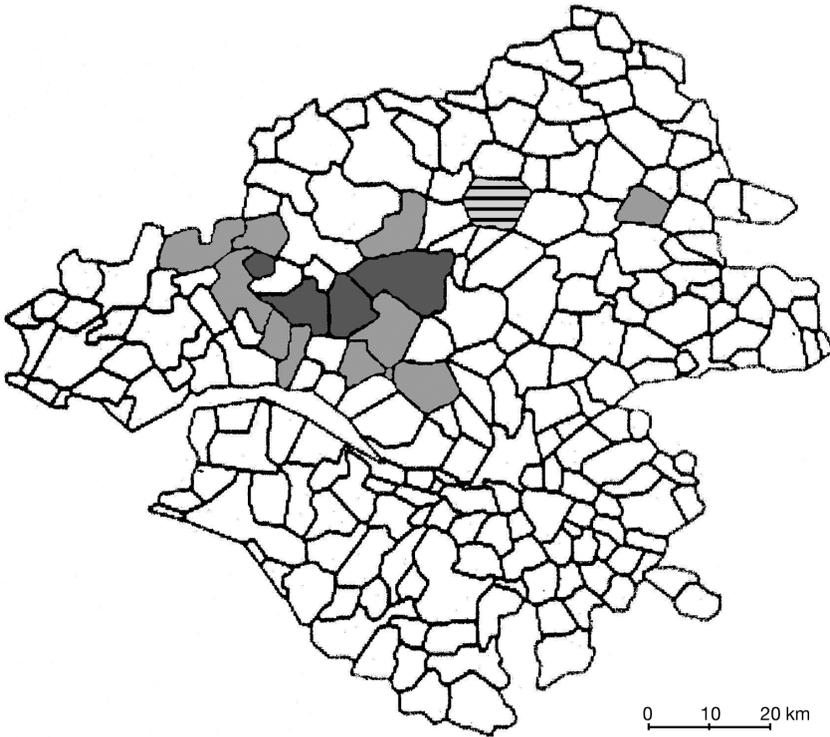


Figure 1 : Carte du département de Loire-Atlantique et de ses limites communales. Les données ont été principalement collectées sur les communes de Bouvron, Blain, Campbon et Drefféac (communes grises foncées) et secondairement de Pontchâteau, Le Gâvre, Missillac, Saint-Gildas-des-Bois, Vigneux-de-Bretagne, Fay-de-Bretagne, Le-Temple-de-Bretagne, Prinquiau, Malville, Le Grand-Auverné, et La Chapelle-Launay (communes grises claires). Des observations phénologiques ont été collectées par Hubert Saint Girons (1975) sur la commune de Nozay (hachures horizontales noires sur fond gris clair).

Figure 1: Map of the Loire-Atlantique department and location of the study sites. Data were mainly collected in the districts of Bouvron, Blain, Campbon, Drefféac (dark grey) and, to a less extent, in Pontchâteau, Le Gâvre, Missillac, Saint-Gildas-des-Bois, Vigneux-de-Bretagne, Fay-de-Bretagne, Le-Temple-de-Bretagne, Prinquiau, Malville, Le Grand-Auverné, et La Chapelle-Launay (light grey). Previous observations were collected by Hubert Saint Girons (1975) in Nozay district (horizontal hatch and grey background).

teau, Le Gâvre, Missillac, Saint-Gildas-des-Bois, Vigneux-de-Bretagne, Fay-de-Bretagne, Le-Temple-de-Bretagne, Prinquiau, Malville, Le-Grand-Auverné, et La-Chapelle-Launay. (Fig. 1).

B. Espèces concernées

Les observations ont été effectuées chez sept espèces de squamates (cinq serpents et deux lézards) en sympatrie dans la zone d'étude. Les espèces concernées sont brièvement présentées ci-dessous.

1. Serpents

• *Vipera berus* (Linnaeus, 1758)

La Vipère péliade est une espèce à affinité climatique froide qui arrive en limite sud de distribution dans la zone d'étude (Naulleau 1986, 2003). Le mode de reproduction est vivipare et les mâles doivent réaliser une mue pré-nuptiale en sortie d'hibernation.

• *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758)

La Vipère aspic est une espèce sud européenne qui trouve sa limite nord de distribution dans la zone d'étude (Naulleau 1986, 2003). Le mode de reproduction est vivipare et les mâles ne sont pas contraints par une mue pré-nuptiale en sortie d'hibernation.

• *Coronella austriaca* Laurenti, 1768

La Coronelle lisse est un petit serpent à reproduction vivipare à affinités climatiques septentrionales. En France, l'espèce est assez largement distribuée dans une bonne partie du pays mais fait défaut dans la zone méditerranéenne (Saint Girons 1989). Elle exploite les milieux bien exposés comme les landes, les affleurements rocheux mais aussi les infrastructures humaines (vieux murs, carrières, bords de voies de chemin de fer).

• *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)

La Couleuvre à collier est un serpent semi-aquatique de taille moyenne, largement distribué en Europe. Il est ovipare et utilise régulièrement les débris végétaux comme sites de ponte (Lowenborg *et al.* 2012).

• *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768)

La Couleuvre d'Esculape est une grande couleuvre ovipare à répartition sud européenne. En France, elle occupe la moitié méridionale du pays et sa limite nord de répartition est assez proche de notre zone d'étude (Le Garff 1988). Elle a un mode de vie discret qui rend difficile sa détection à vue.

2. Lézards

• *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758

L'Orvet fragile est un lézard sans patte, largement distribué en Europe occidentale, dont le mode de reproduction est vivipare (Vacher & Geniez 2010). Il s'agit d'une espèce discrète, difficilement détectable à vue.

• *Lacerta bilineata* Daudin, 1802

Le Lézard vert occidental est espèce thermophile et ovipare présentant des affinités méridionales assez nettes (Vacher & Geniez 2010). C'est un lézard qui est facilement détectable à vue et très dépendant des talus dans la zone de bocage considérée.

C. Méthodes d'observations

Les observations de reptiles provenant des quatre principales communes sont le résultat de plusieurs années de suivi d'un certain nombre de zones d'études où les animaux sont individualisés et étudiés par CMR (Capture-Marquage-Recapture) et dont la détection repose sur deux méthodes de prospection. La première consiste à cheminer le long de talus ensoleillés, de chemins, de routes, de parcelles agricoles, de voies ferrées désaffectées..., tous lieux où les animaux sont découverts en exposition directe au rayonnement solaire (héliothermie). La seconde méthode consiste à soulever des matériaux au sol ayant accumulé suffisamment de chaleur *via* l'ensoleillement (p. ex. : tôle en acier galvanisée ou fibrociment, bâches opaques utilisées pour recouvrir les tas d'ensilage souvent stockées en bordure de haie après leur utilisation). Les reptiles sont alors découverts sous ces matériaux où ils thermorégulent en thigmothermie (Graitson & Naulleau 2005, Vacher 2010).

Ces deux méthodes sont utilisées en complémentarité sur le terrain tant que les conditions météorologiques, durée d'ensoleillement et température, restent favorables pour la sortie des reptiles. Les prospections sur le terrain sont stoppées du milieu de l'automne (début novembre) au milieu de l'hiver (fin janvier/début février). Pendant cette période de pause, quelques rares prospections sont cependant effectuées lors de journées douces et ensoleillées.

Nous avons déterminé la durée d'activité en faisant la soustraction, pour une année donnée, entre la DOA et la POV. Il s'agit d'une approximation de la période d'activité basée sur les animaux "visibles" sur le terrain. Cela permet également une comparaison avec la plupart des travaux publiés sur le sujet, qui ont aussi choisi ce critère de détermination de la durée de l'activité annuelle.

D. Traitement des données

Les observations présentées dans cet article couvrent la période 1997 à 2012. Peu d'observations ont été réalisées au début du suivi (années 1997 et 1998) et elles ont été omises dans certaines analyses. Pour effectuer les analyses, les dates d'observations (calendrier julien) ont été transformées en dates ordinales afin de calculer des moyennes (i.e. jour de l'année compris entre 1 et 365). Nous avons pris en considération et ajusté les années bissextiles dans nos moyennes. Les observations d'adultes sont majoritaires (Tab. I) (POV = 92 % et DOA = 78 %, pourcentages globaux, toutes espèces confondues), et nous avons exclu les subadultes et les nouveau-nés de toutes les analyses, hormis celles sur les classes d'âge, et conservé donc uniquement les adultes.

Les variations de POV, DOA, et durée d'activité ont fait l'objet d'analyses de variances (ANOVA) en testant les effets espèce et sexe (facteurs fixes). Les comparaisons entre groupes ont été réalisées à l'aide de test *post-hoc* HSD de Tukey. Enfin, les corrélations entre variable (POV et DOA) ont été examinées à l'aide de corrélations linéaires simples de Pearson. Le seuil de significativité considéré est de 0,05. Les valeurs sont données \pm erreur standard.

III. RÉSULTATS

Tableau I : Proportion d'adultes dans les données des Premières Observations Vernales (POV) et des Dernières Observations Automnales (DOA) au nord du département de la Loire-Atlantique. La valeur entre parenthèses désigne le nombre d'années d'observations disponibles dans la période 1997-2012.

Table I: Proportion of adults for the first spring observations (POV) and the last autumn observations (DOA) in the North of the Loire-Atlantique Department. The value between brackets is the number of years of observations for the period 1997-2012.

Espèce	POV	DOA
<i>Vipera berus</i>	88 % (16)	86 % (14)
<i>Vipera aspis</i>	100 % (12)	100 % (13)
<i>Coronella austriaca</i>	93 % (14)	85 % (13)
<i>Natrix natrix</i>	100 % (16)	100 % (15)
<i>Zamenis longissimus</i>	69 % (16)	50 % (16)
<i>Anguis fragilis</i>	100 % (16)	50 % (12)
<i>Lacerta bilineata</i>	100 % (15)	75 % (8)
Moyennes	92 %	78 %

A. Premières Observations Vernales (POV)

1. Classe d'âge

La majorité des observations vernales ont été réalisées sur des adultes (Tab. I). Pour trois espèces (*Vipera berus*, *Coronella austriaca*, *Zamenis longissimus*) les juvéniles sont parfois observés les premiers.

2. Variation entre espèces

Pour l'ensemble des sept espèces, les POV moyennes varient entre le 23 février (*L. bilineata*) et le 20 avril (*Z. longissimus*) (Tab. II). D'importantes variations existent entre espèces (Fig. 2a & Fig. 3, $F_{(6, 185)} = 57,159$, $p < 0,0001$). Notamment *C. austriaca* et *Z. longissimus* se distinguent par les dates de sorties plus tardives (Tab. II, Figs 2a, 3). Les deux espèces de vipères (*V. aspis* et *V. berus*) et *L. bilineata* ont les dates de sortie les plus précoces. *Natrix natrix* et *Anguis fragilis* sont en position intermédiaire.

3. Influence du sexe

On détecte un effet global significatif du sexe sur les dates d'émergences ($F_{1, 197} = 15,12$, $p = 0,0001$) avec des sorties plus précoces chez les mâles (jour moyen : 70.6 ± 23.4 pour les mâles *versus* $82.2 \pm 18,3$ pour les femelles). L'examen espèce par espèce montre des variations importantes (Tab. II, Fig. 2a) avec une interaction très significative entre espèce et sexe : ($F_{6, 185} = 3,25$, $p = 0,004$). Chez *Z. longissimus* et *C. austriaca* on observe des dates de sorties comparables entre les deux sexes (test *post-hoc* de Tukey, $p = 0,99$ dans les deux cas). Chez les cinq autres espèces, les mâles émergent en moyenne une quinzaine de jours avant les femelles (13, 15, 15, 16 & 20 jours respectivement pour *A. fragilis*, *V. berus*, *N. natrix*, *V. aspis* et *L. bilineata*).

Tableau II : Gamme de variation des premières observations vernales (POV) et dernières observations automnales (DOA) d'adultes chez sept espèces de squamates du nord du département de la Loire-Atlantique. Les données correspondent à des moyennes réalisées sur seize ans, entre 1997 et 2012 (M = mâle, F = femelle).

Table II: Phenology of the first spring (POV) and last autumn (DOA) observations of adults of seven species of reptiles of the North of the Loire-Atlantique Department. Data represent means for 16 years, from 1997 to 2012 (M = male; F = female).

Espèce	Sexe	Amplitude des POV	Amplitude des DOA	Durée d'activité moyenne
<i>Vipera berus</i>	M	10-fév au 14-mars	06-oct au 08-nov	244,8 ± 12,5
	F	09-fév au 27-mars	18-sept au 05-nov	227,3 ± 14,2
<i>Vipera aspis</i>	M	10-fév au 15-mars	08-oct au 06-nov	236,7 ± 11,8
	F	10-fév au 28-mars	16-oct au 06-nov	226,6 ± 14,1
<i>Coronella austriaca</i>	M	13-mars au 13-mai	17-sept au 04-nov	194,0 ± 40,0
	F	05-mars au 11-mai	12-sept au 26-oct	191,2 ± 28,7
<i>Natrix natrix</i>	M	02-fév au 05-avr	24-sept au 06-nov	233,8 ± 21,8
	F	28-fév au 07-avr	16-sept au 03-nov	211,9 ± 16,7
<i>Zamenis longissimus</i>	M	03-avr au 10-mai	08-sept au 03-nov	171,0 ± 19,2
	F	02-avr au 04-mai	15-sept au 14-oct	165,4 ± 11,3
<i>Anguis fragilis</i>	M	22-fév au 17-mars	14-sept au 29-oct	218,5 ± 19,2
	F	28-fév au 02-avr	05-sept au 30-oct	227,5 ± 49,6
<i>Lacerta bilineata</i>	M	03-fév au 26-mars	07-oct au 06-nov	240,9 ± 21,9
	F	26-fév au 28-mars	04-oct au 03-nov	219,0 ± 22,1

B. Dernières Observations Automnales (DOA)

1. Classe d'âge

Contrairement aux POV la proportion de juvéniles observée en fin d'année est plus élevée (Tab. I) et concerne cinq des sept espèces considérées. Les dernières observations ont été réalisées sur des juvéniles dans des proportions variables selon les espèces sur la durée de suivi.

2. Variation entre espèces

De façon similaire aux POV, d'importantes variations existent entre espèces dans les DOA ($F_{6,144} = 11,14$, $p < 0,0001$) mais ces dernières sont cependant moins marquées (Tab. II, Fig. 2b). Les dates de fin d'activité sont plus précoces chez *Z. longissimus*, *A. fragilis* et *C. austriaca*. *V. berus* est l'espèce dont l'entrée en hibernation est la plus tardive.

3. Influence du sexe

Pour chaque espèce, les mâles et les femelles entrent en hibernation au même moment car on n'observe pas d'effet du sexe sur les DOA ($F_{1,144} = 0,20$, $p = 0,65$) ni d'interaction entre espèce et sexe ($F_{6,144} = 0,64$, $p = 0,70$).

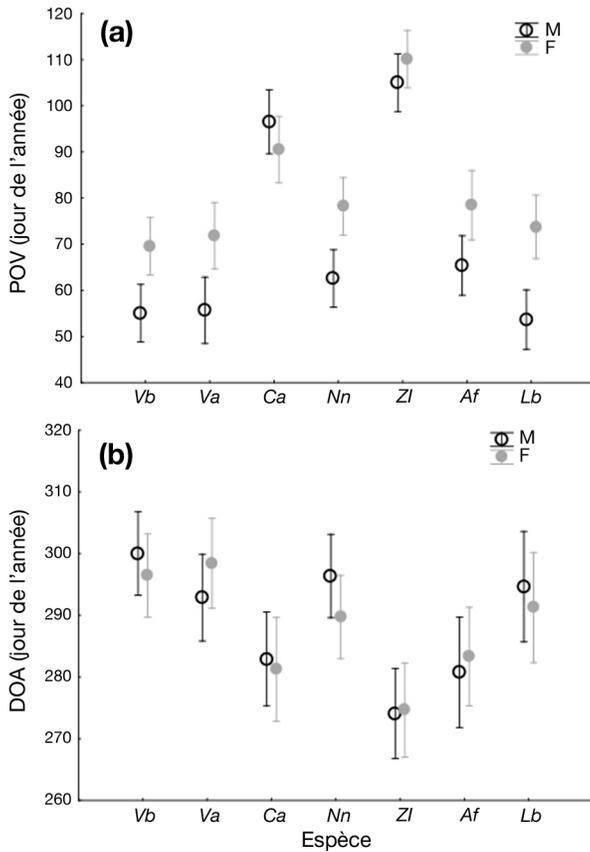


Figure 2 : Date moyenne de première observation vernale (POV) (a) et date moyenne de dernière observation automnale (DOA) (b) selon le sexe chez sept espèces de reptiles dans le Nord du département de la Loire-Atlantique. Seules les observations d'individus adultes ont été retenues.

Figure 2: Date of (a) first spring observation (POV) and (b) last autumn observation (DOA) according to sex in seven squamates species in the Northern of the Loire-Atlantique Department. Only data collected on adults were considered.

C. Durée d'activité

1. Variation entre espèces

On observe une corrélation linéaire globale négative entre les DOA et les POV sur l'ensemble du suivi ($r = 0,39$, $F_{1,151} = 27,75$; $p < 0,001$). Cette corrélation est renforcée et reste statistiquement significative lorsque l'on considère les dates moyennes par espèce ($r = 0,83$, $F_{1,5} = 11,28$; $p < 0,02$), ce qui confirme que les espèces à sorties d'hibernation précoces ont également des dates de fin d'activité tardives (Fig. 3).

La combinaison des DOA et des POV nous permet d'évaluer la durée moyenne d'activité (Tab. II, Fig. 4). On constate d'importantes variations entre les espèces ($F_{6,143} = 26,28$; $p = 0,0001$) avec les périodes d'activité les plus courtes chez *Z. longissimus* et *C. austriacaca*

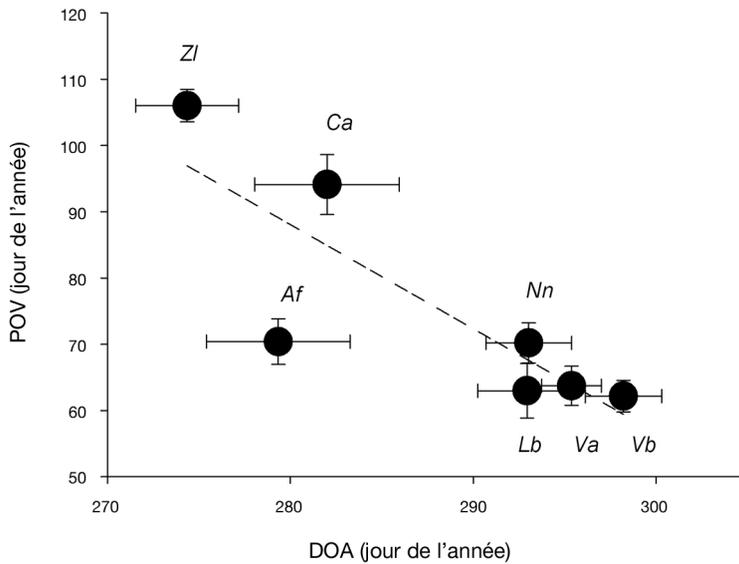


Figure 3 : Relation entre les dates de première observation vernale (POV) et de dernière observation automnale (DOA) chez sept espèces de squamates.

Figure 3: Relation between emergence dates (POV) and last autumn observation dates (DOA) in seven species of squamates in the Northern of the Loire-Atlantique Department.

($168,3 \pm 15,8$ et $192,75 \pm 34,48$ jours respectivement). La période d'activité de *V. berus* est la plus longue ($236,03 \pm 15,8$ jours) mais reste cependant comparable avec celle des quatre autres espèces ($222,82 \pm 22,10$; $223,50 \pm 38,44$; $229,96 \pm 24,06$; $231,62 \pm 13,67$ jours respectivement pour *N. natrix*, *A. fragilis*, *L. bilineata* et *V. aspis*).

2. Influence du sexe

On observe un effet global du sexe sur la durée d'activité (Tab. II) avec une durée plus longue chez les mâles ($F_{1,143} = 7,07$, $p = 0,01$). L'examen des différentes espèces montre que ce dimorphisme est très significatif pour *V. berus* (17 jours, test de Tukey, $p < 0,004$) et *N. natrix* (22 jours, test de Tukey, $p < 0,01$) et marginal pour *L. bilineata* (21 jours, test de Tukey $p = 0,06$) mais ne l'est pas pour les autres espèces ($p > 0,30$).

D. Variations interannuelles

D'importantes fluctuations interannuelles ont été observées dans les POV et DOA. Certaines années (2003 et 2005), l'ensemble des espèces a ainsi émergé de l'hibernation en l'espace d'une trentaine de jours, alors que pour d'autres années (1998, 2004 et 2008), les POV se sont échelonnées sur une durée de presque 80 jours. Des variations entre espèces et selon le sexe semblent exister (Tab. II). Les plus fortes amplitudes interannuelles de POV sont observées chez *C. austriaca* (mâles et femelles) et chez les mâles de *N. natrix* et *L. bilineata* (Tab. II). Les DOA sont également variables mais sans tendances marquées selon les espèces

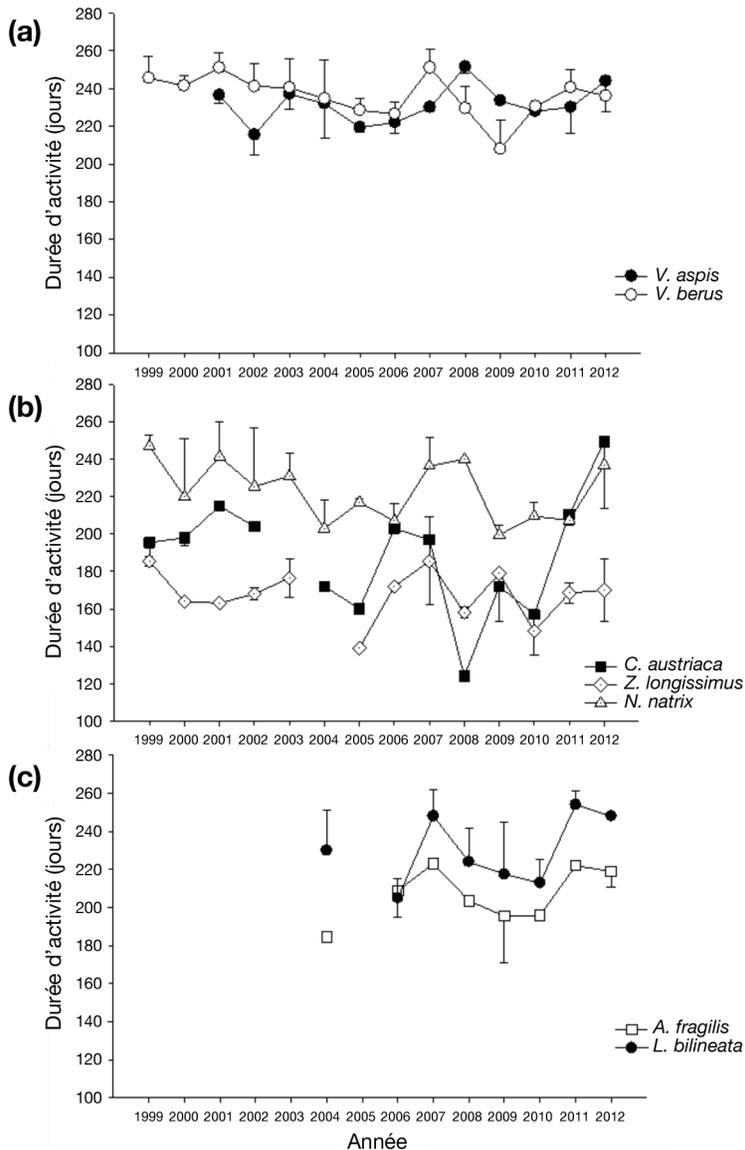


Figure 4 : Variation interannuelle de durée d’activité en jours sur l’ensemble de la période de suivi chez sept espèces de squamates. Les années 1997 et 1998 ont été omises du fait d’un trop petit nombre d’observations.

Figure 4: Annual variation in activity duration (days) in seven squamates species in the North of the Loire-Atlantique Department. Years 1997 to 1998 were not included because of too small number of observations.

(Tab. II). Il en résulte d’importantes variations interannuelles dans la durée d’activité des différentes espèces (Fig. 4).

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

Nos seize années d'observations mettent en évidence plusieurs sources de variations dans la phénologie d'activité des espèces étudiées. La sortie de l'hibernation est souvent décalée entre les sexes avec des sorties plus précoces chez les mâles (phénomène observé chez cinq des sept espèces étudiées). L'explication de l'émergence décalée entre les sexes chez la plupart des espèces serait associée aux contraintes spécifiques de la reproduction (Olsson *et al.* 1999, Herczeg *et al.* 2007). En effet, les mâles matures sortent d'hibernation pour réaliser ou achever leur spermatogénèse. Différents cycles mâles ont été décrits (maturations estivales ou vernalles) mais dans tous les cas les étapes finales de la spermatogénèse sont sensibles à la température (Saint Girons & Joly 1974). Une spermatogénèse précoce est probablement avantageuse chez les mâles en permettant des accouplements avec les femelles peu de temps après la sortie d'hibernation de ces dernières. La sortie tardive des femelles est vraisemblablement associée aux besoins alimentaires pour la reproduction et permet aussi d'éviter les mâles infertiles (Olsson & Madsen 1996). Les différences observées sont en accord avec la littérature. Par exemple, chez les vipères, des décalages intersexuels comparables de sortie d'hibernation ont été rapportés par Monney (1994) dans les Préalpes bernoises.

Il est à noter que des variations phénologiques marquées peuvent être observées au sein d'un même sexe. Par exemple, chez le Lézard des murailles *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768), les femelles les plus grandes et probablement les plus âgées sont celles qui se reproduisent le plus tôt dans l'année (Le Hénanff 2011) et qui parviennent ainsi à réaliser des pontes multiples. Les pontes les plus précoces favorisent la survie des jeunes du fait d'une période d'activité plus grande (Le Hénanff *et al.* 2013). Chez cette espèce, les mâles en meilleure condition thermorégulent de façon plus intense. Une sortie précoce des mâles peut donc être avantageuse pour optimiser la spermiogénèse et permettre un accès aux femelles de meilleure qualité. Notons que le décalage de sortie entre sexes n'est pas observé chez *C. austriaca* ni chez *Z. longissimus* mais ces deux espèces sont caractérisées par des POV tardives (Figs 2a, 3). Ce résultat pourrait être éventuellement lié à une détectabilité plus réduite chez ces espèces au mode de vie "discret" (Kery 2002, Lelièvre *et al.* 2010). Cependant, la pression de recherche était importante dans notre étude en combinant les observations à vue et les plaques refuges, ce qui suggère une réalité biologique. D'une manière générale et contrairement aux émergences, les entrées en hibernation sont beaucoup moins variables. Par exemple, on n'observe pas d'effet du sexe sur les DOA. Les entrées en hibernation sont aussi moins variables d'une espèce à l'autre et s'échelonnent en moyenne sur une vingtaine de jours, et ces valeurs de DOA moyennes sont toujours obtenues au mois d'octobre (Tab. II). Cet aspect mériterait cependant une attention particulière. Par exemple, des travaux télémétriques menés en Suisse (Monney 1994) ont mis en évidence des différences individuelles importantes chez les mâles de *V. aspis*, dans les dates d'entrée en hibernation (entre le 10 septembre et le 24 octobre en 1990).

La corrélation négative entre les POV et les DOA démontre que les espèces à émergences précoces sont aussi celles qui rentrent en hibernation le plus tard (Figs 2, 3). Il en résulte d'importantes variations entre espèces dans les durées d'activité (Tab. II, Fig. 4). Contrairement à notre prédiction, ces variations ne semblent pas directement liées aux affinités biogéographiques mais reflètent peut être des contraintes spécifiques aux espèces. La Vipère péliade et la Coronelle lisse, par exemple, sont deux espèces à affinité "froide" (Vacher &

Geniez 2010) mais dont les phénologies divergent fortement dans notre site d'étude. De même, le Lézard vert occidental, à affinité méridionale a une phénologie similaire à celle des deux espèces de vipères. Les besoins thermiques et les stratégies de thermorégulation peuvent offrir une explication plus pertinente des variations interspécifiques. Par exemple, la Couleuvre d'Esculape est une espèce à mode de vie caché qui s'expose rarement directement au soleil. Des suivis thermiques sur cette espèce soulignent une certaine "thermoconformité" avec des variations thermiques corporelles proches de celles du milieu environnant (buissons) (Lelièvre *et al.* 2010). Dans ce contexte, l'activité de cette espèce est possiblement dépendante de conditions thermiques favorables pour atteindre sa température préférée sans s'exposer. Ce mode de vie caché avec une exposition réduite est aussi celui de la Coronelle lisse dont la durée d'activité est très proche de celle de la Couleuvre d'Esculape. L'Orvet fragile est une espèce également discrète mais qui occupe une position intermédiaire, avec une émergence précoce associée à une entrée en hibernation également précoce. À l'opposé, les quatre espèces les plus héliophiles (*L. bilineata*, *N. natrix*, *V. aspis* et *V. berus*) ont les durées d'activité plus importantes. Ces espèces bénéficient possiblement d'une meilleure efficacité comportementale et physiologique pour optimiser les opportunités de thermorégulation, même ponctuelles. D'autres travaux sont requis pour tester la validité générale de notre hypothèse sur la relation entre stratégie de thermorégulation et phénologie, par exemple en ajoutant le Lézard des murailles dans nos analyses.

La phénologie est fortement dépendante des conditions climatiques chez les ectothermes et plusieurs travaux ont mis en évidence l'impact du réchauffement sur leur activité (Le Galliard *et al.* 2012). Par exemple, chez la Couleuvre de Montpellier *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804), on observe en Espagne une augmentation de la période d'activité avec des entrées en hibernation plus tardives (Moreno-Rueda *et al.* 2009). Des observations similaires ont été réalisées en Italie centrale chez la Vipère aspic (Rugiero *et al.* 2013). Dans notre étude nous n'observons pas de changement directionnel à l'échelle de la période considérée mais de fortes variations interannuelles vraisemblablement liées aux anomalies climatiques saisonnières. Plusieurs suivis herpétologiques ont été menés en Loire-Atlantique et la comparaison avec les données obtenues il y a environ vingt cinq ans dans le même secteur géographique (commune de Nozay) apporte des éléments intéressants (Saint Girons 1975) (Fig. 1). Ainsi, les deux espèces de vipères semblent bénéficier d'une période d'activité plus longue de 19 et 23 jours respectivement pour les mâles et les femelles chez *V. berus* et de 11 et 13 jours respectivement pour les mâles et les femelles chez *V. aspis*. Les dates d'entrée en hibernation sont similaires pour ces deux espèces de vipères mais les émergences semblent désormais plus précoces.

Les squamates sont des organismes très sensibles aux variations thermiques actuelles (Deutsch *et al.* 2008, Huey *et al.* 2012). La connaissance précise d'une communauté d'espèces dans une zone géographique réduite est utile afin de mesurer l'impact du réchauffement climatique sur l'activité mais aussi sur le comportement et la physiologie (Bernardo & Spotila 2006, Chamaillé-Jammes *et al.* 2006, Rugiero *et al.* 2013). Afin de répondre à ces interrogations, nous allons poursuivre nos observations de terrain concernant la phénologie d'activité de ces espèces.

Remerciements – Nous remercions les personnes ayant généreusement fait part de leurs observations de terrain comblant ainsi quelques lacunes de notre jeu de données : Marc Deniaud (*Coronella austriaca*–

ca jeune mâle le 18/04/2010), Philippe Evrard (*C. austriaca* adulte mâle le 16/03/2011), Jean-Louis Delemarre (*Zamenis longissimus* adulte femelle le 02/04/2003), Cyril Nabucet (*Z. longissimus* adulte le 29/10/2009 ; *Z. longissimus* adulte femelle le 04/05/2012 ; *Z. longissimus* adulte femelle le 05/10/2012), Michaël Ricordel (*Anguis fragilis* adulte femelle le 17/03/2011 ; *Natrix natrix* le 23/11/2011). Nous tenons également à remercier Philippe Geniez et Claude-Pierre Guillaume pour leurs remarques constructives suite à la première lecture du manuscrit ainsi que Jean-Pierre Vacher pour la traduction anglaise.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdelkader A.K.M., Eldaly E., Okasha S. & Mansour A.H. 1995 – Carbohydrate-metabolism in *Malpolon monspessulanus* and *Uromastix aegyptius* during the entry, deep end arousal phases of hibernation. *J. Therm. Biol.*, 20: 367-372.
- Albady K.S., Eldeib S. & Nuzhy S. 1992 – Hematological-changes correlated with the hibernation cycle in the Egyptian cobra (*Naja haje haje*). *J. Therm. Biol.*, 17: 107-109.
- Angilletta M.J., Niewiarowski P.H. & Navas C.A. 2002 – The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.*, 27: 249-268.
- Bernardo J. & Spotila J.R. 2006 – Physiological constraints on organismal response to global warming: mechanistic insights from clinally varying populations and implications for assessing endangerment. *Biol. Lett.*, 2: 135-139.
- Blouin-Demers G. & Weatherhead P.J. 2002 – Habitat-specific behavioural thermoregulation by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*). *Oikos*, 97: 59-68.
- Blouin-Demers G. & Weatherhead P.J. 2008 – Habitat use is linked to components of fitness through the temperature-dependence of performance in ratsnakes (*Elaphe obsoleta*). *Isr. J. Ecol. Evol.*, 54: 361-372.
- Chamaillé-Jammes S., Massot M., Aragon P. & Clobert J. 2006 – Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biol.*, 12: 392-402.
- Deutsch C.A., Tewksbury J.J., Huey R.B., Sheldon K.S., Ghalambor C.K., Haak D.C. & Martin P.R. 2008 – Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105: 6668-6672.
- Duguy R. 1963 – Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L. *Vie Milieu*, 14: 311-443.
- Eble A. 2012 – Stratégie de thermorégulation et contraintes reproductrices chez un ectotherme en zone tempérée, le lézard des murailles (*Podarcis muralis*). Travail de Master 2 non publié, IPHC Strasbourg.
- Fleury F. & Naulleau G. 1987 – Relations entre l'hivernage et la reprise des activités endocrines testiculaire et thyroïdienne, chez *Vipera aspis* L. (Reptilia, Viperidae). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 68: 271-277.
- Graitson E. & Naulleau G. 2005 – Les abris artificiels : un outil pour les inventaires herpétologiques et le suivi des populations de reptiles. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 115: 5-22.
- Gregory P.T. 1982 – Reptilian hibernation. In Gans C. & Pough H.F. (eds), *Biology of the Reptilia*, Vol. 12, pp. 53-154. Academic Press, New-York.
- Hailey A. & Loveridge J.P. 1997 – Metabolic depression during dormancy in the African tortoise *Kinixys spekii*. *Can. J. Zool.* 75: 1328-1335.
- Herczeg G., Saarikivi J., Gonda A., Perala J., Tuomola A. & Merila J. 2007 – Suboptimal thermoregulation in male adders (*Vipera berus*) after hibernation imposed by spermiogenesis. *Biol. J. Linn. Soc.*, 92: 19-27.
- Huey R.B. & Kingsolver J.G. 1989 – Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends Ecol. Evol.*, 4: 131-135.
- Huey R.B., Kearney M.R., Krockenberger A., Holtum J.A.M., Jess M. & Williams S.E. 2012 – Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Phil. Trans. R. Soc. Biol. Sci.*, 367: 1665-1679.

- Kery M. 2002 – Inferring the absence of a species - A case study of snakes. *J. Wildl. Manage.*, 66: 330-338.
- Le Galliard J.F., Massot M., Baron J.P. & Clobert J. 2012 – Ecological effects of climate change on European reptiles. In Brodie J., Post E. & Doak D. (eds), *Wildlife conservation in a changing climate*, pp. 179-203. University of Chicago Press.
- Le Garff B. 1988 – Atlas des amphibiens et Reptiles de Bretagne. *Pen Ar Bed*, 17(126-127): 100-181.
- Le Hénanff M. 2011 – Stratégie reproductrice d'une espèce de lézard à pontes multiples (*Podarcis muralis*) dans un environnement contraignant. Thèse de doctorat. Université de Poitiers. 210 p.
- Le Hénanff M., Meylan S. & Lourdaïs O. 2013 – The sooner the better: reproductive phenology drives ontogenetic trajectories in a temperate squamate (*Podarcis muralis*). *Biol. J. Linn. Soc.*, 108: 384-395.
- Lelièvre H., Le Hénanff M., Blouin-Demers G., Naulleau G. & Lourdaïs O. 2010 – Thermal strategies and energetics in two sympatric colubrid snakes with contrasted exposure. *J. Comp. Physiol. B-Biochem. Syst. Environ. Physiol.*, 180: 415-425.
- Lourdaïs O., Shine R., Bonnet X., Guillon M. & Naulleau G. 2004 – Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, 104: 551-560.
- Lourdaïs O., Guillon M., Denardo D. & Blouin-Demers G. 2013 – Cold climate specialization: adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers. *Physiol. Behav.*, 119: 149-155.
- Lowenborg K., Karvemo S., Tiwe A. & Hagman M. 2012 – Agricultural by-products provide critical habitat components for cold-climate populations of an oviparous snake (*Natrix natrix*). *Biodiversity Conserv.*, 21: 2477-2488.
- Monney J.C. 1994 – Comparaison des cycles annuels d'activité de *Vipera aspis* et *Vipera berus* (Ophidia, Viperidae) dans une station des Préalpes bernoises (ouest de la Suisse). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 71-72: 49-61.
- Moreno-Rueda G., Pleguezuelos J.M. & Alaminos E. 2009 – Climate warming and activity period extension in the Mediterranean snake *Malpolon monspessulanus*. *Clim. Change*, 92: 235-242.
- Naulleau G. 1986 – Répartition de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae) dans l'ouest de la France (Loire-Atlantique). *Bull. Soc. Sci Nat. Ouest Fr.*, 39:16-19.
- Naulleau G. 1992 – Activité et température corporelle automnales et hivernales chez la Couleuvre d'Esculape *Elaphe longissima* (Squamata, Colubridae) dans le centre ouest de la France. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 64: 21-35.
- Naulleau G. 2003 – Evolution de l'aire de répartition en France, en particulier au centre ouest, chez trois serpents : extension vers le nord (*Coluber viridiflavus*, *Vipera aspis*) et en régression vers le nord (*Vipera berus*). *Biogeographica*, 79(2): 53-69.
- Naulleau G. & Fleury F. 1988 – Cycles annuels de la testostéronémie et de la thyroïdémie chez *Vipera berus* L. (Reptilia, Viperidae) en relation avec le cycle sexuel et l'hivernage. *Amphibia-Reptilia*, 9: 33-42.
- Olsson M. & Madsen T. 1996 – Costs of mating with infertile males selects for late emergence in female sand lizards (*Lacerta agilis* L.). *Copeia*, 2: 462-464.
- Olsson M., Birkhead T. & Shine R. 1999 – Can relaxed time constraints on sperm production eliminate protandry in an ectotherm? *Biol. J. Linn. Soc.*, 66: 159-170.
- Pörtner H.O. & Farrell A.P. 2008 – Physiology and climate change. *Science*, 322: 690-692.
- Pough F.H. 1980 – The advantages of ectothermy for tetrapods. *Am. Nat.*, 115: 92-112.
- Rugiero L., Milan G., Petrozzi F., Capula M. & Luiselli L. 2013 – Climate-change-related shifts in annual phenology of a temperate snake during the last 20 years. *Acta-Oecologica*, 51: 42-48.
- Saint Girons H. 1952 – Écologie et éthologie des vipères de France. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris.*, 14(11): 263-343.
- Saint Girons H. 1975 – Coexistence de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire-Atlantique : un problème de compétition interspécifique. *Terre Vie*, 29(4): 590-613.

Saint Girons H. 1989 – *Coronella austriaca* (Laurenti 1768). In Castanet J. & Guyétant R. (coord.), Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France, pp. 150-151. Société Herpétologique de France.

Saint Girons H. & Joly J. 1974 – Influence de la température sur la durée de la spermatogénèse de *Lacerta muralis* L. (Reptilia, Lacertidae). Étude autoradiographique. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 278: 1739-1742.

Seebacher F. 2005 – A review of thermoregulation and physiological performance in reptiles: what is the role of phenotypic flexibility? *J. Comp. Physiol.*, 175: 453-461.

Sexton O.J. & Marion K.R. 1981 – Experimental analysis of movements by Prairie Rattlesnakes, *Crotalus viridis*, during hibernation. *Oecologia*, 51: 37-41.

Sinervo B., Méndez-de-la-Cruz F., Miles D.B., Heulin B., Bastiaans E., Villagrán-Santa Cruz M., Lara-Resendiz R., Martínez-Méndez N., Calderón-Espinosa M.L. & Meza-Lázaro R.N. 2010 – Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328: 894-899.

Vacher J.-P. 2010 – Méthodes d'échantillonnage et de suivi. In Vacher J.-P. & Geniez M. (coords), Les Reptiles de France, Belgique, Luxembourg et Suisse, pp: 150-157. Biotope, Mèze (Collection Parthénope) ; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Vacher J.-P. & Geniez M. (coords), 2010 – Les Reptiles de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. Biotope Mèze (Collection Parthénope) ; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 544 p.

Viitanen P. 1967 – Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus berus* (L), in southern Finland. *Ann. Zool. Fennici*, 4: 472-546.

Voituron Y., Storey J.M., Grenot C. & Storey K.B. 2002 – Freezing survival, body ice content and blood composition of the freeze-tolerant European common lizard, *Lacerta vivipara*. *J. Comp. Physiol. B-Biochem. Syst. Environ. Physiol.*, 172: 71-76.

Weatherhead P.J. 1989 – Temporal and thermal aspects of hibernation of black rat snake (*Elaphe obsoleta*) in Ontario. *Can. J. Zool.*, 67: 2332-2335.

Manuscrit accepté le 2 janvier 2014



Lacerta bilineata Daudin, 1802, mâle adulte observé le 26 février 2012 dans la commune française de Blain (Loire-Atlantique). On remarque l'aspect très terreux de l'animal, signe d'une première sortie après l'hibernation. Photo : G. Guiller.

Lacerta bilineata male adult observed February 26th 2012, municipality of Blain in the Loire-Atlantique French department. We notice the earthy aspect of the animal, signs of a first release after the hibernation. Picture: G. Guiller.



Vipera aspis (Linnaeus, 1758) mâle adulte observé le 26 février 2012 dans la commune française de Blain (Loire-Atlantique). Photo : G. Guiller.
Vipera aspis (Linnaeus, 1758) male adult observed February 26th 2012, municipality of Blain in the Loire-Atlantique French department. Picture:
G. Guiller.

Le déterminisme du sexe dépendant de la température chez les reptiles : des premières observations à la fin d'un dogme

par

Claude PIEAU

70 bis rue de la Station, 95130 Franconville

Résumé – Chez de nombreuses espèces de reptiles, le déterminisme du sexe est dépendant de la température à la période du développement embryonnaire qui correspond aux premières étapes de la différenciation sexuelle des gonades. Ce mécanisme, désigné par TSD (pour Temperature-dependent Sex Determination) est maintenant reconnu par toute la communauté scientifique. Dans cet article, je raconte les débuts de l'histoire de la TSD à travers mon parcours personnel, sur la période 1964-1979. Les premières observations montrant un effet de la température sur la sex-ratio à l'éclosion ont été effectuées par Madeleine Charnier, chez le lézard *Agama agama*. Publiées dans une courte et unique note en 1966, elles ont été largement ignorées pendant plusieurs années. Entré en 1964 au laboratoire de l'Institut Pasteur de Sannois (directeur : Albert Raynaud) pour y effectuer une thèse sur la différenciation sexuelle des tortues, j'ai d'abord cherché à élever deux espèces, *Testudo graeca* et *Emys orbicularis*. D'emblée, j'ai été confronté à deux difficultés : la première, obtenir que les tortues pondent ; la seconde, obtenir des œufs fécondés. Ces difficultés surmontées, j'ai constaté que les œufs étant mis en incubation artificielle, la différenciation sexuelle des gonades dépendait de la température chez *T. graeca* comme chez *E. orbicularis*, alors même qu'étudier l'influence de la température n'était pas dans mon programme. Mes premières observations ont été publiées en 1971 et 1972. Ensuite, en plus de l'étude des effets des hormones stéroïdes sexuelles, je me suis attaché à montrer l'influence de la température *in natura*, à déterminer la température pivot et à délimiter la période thermosensible chez *E. orbicularis*. Néanmoins, plusieurs chercheurs sont restés longtemps sceptiques quant à la réalité de la TSD jusqu'à ce que ce mécanisme soit aussi mis en évidence chez cinq tortues américaines : *Chelydra serpentina* et quatre Emydidae (respectivement par Yntema en 1976 et par Bull et Vogt en 1979). On peut dire que le dogme selon lequel le déterminisme du sexe de tous les reptiles obéit à un mécanisme génotypique strict a pris fin en 1979.

Mots-clés : Historique, TSD, reptiles, *Agama agama*, *Testudo graeca*, *Emys orbicularis*, *Chelydra serpentina*, Emydidae.

Summary – **Temperature-dependent Sex Determination in reptiles: from the first observations to the end of a dogma.** In many species of reptiles, sex determination is dependent on temperature at the period of embryonic development that corresponds to the first stages of sexual differentiation of the gonads. This so-called TSD mechanism is now recognized by the scientific community as a whole. In this article, I tell the beginning of the TSD story through my own researches between 1964 and 1979. The first observations showing an effect of temperature on the sex-ratio of the hatchlings were made by Madeleine Charnier in the lizard *Agama agama*. As they were published in a small and unique paper in 1966, they remained largely ignored for several years. In 1964, I entered the laboratory of the Pasteur Institute at Sannois. His director, Albert Raynaud, proposed that, as a thesis, I studied the sexual differentiation in embryos of two turtle species, *Testudo graeca* and *Emys orbicularis*. The influence of temperature was not in my programme. At once, I was faced with two difficulties: first, to obtain egg-laying, and second, to obtain fertilized eggs. Having get over these difficulties, I observed that in artificial

incubation, differentiation of the gonads was dependent on temperature in both species. These findings were published in 1971 and 1972. Then, in addition to the effects of steroid sex hormones, I looked for the effects of temperature *in natura*, determined the pivotal temperature and began to delimit the thermosensitive period in *E. orbicularis*. Nevertheless, several researchers remained sceptic as for the reality of TSD until the mechanism was also demonstrated in five American turtle species: *Chelydra serpentina* and four Emydidae (respectively by Yntema in 1976 and Bull and Vogt in 1979). It can be said that the dogma considering that sex determination obeys a strict genotypic mechanism in all reptiles ended in 1979.

Key-words: TSD story, reptiles, *Agama agama*, *Testudo graeca*, *Emys orbicularis*, *Chelydra serpentina*, Emydidae.

Les mécanismes qui déterminent le sexe sont généralement désignés par GSD, ESD ou TSD (Bull 1980, 1983). Ces sigles signifient respectivement « Genotypic Sex Determination », « Environmental Sex Determination » et « Temperature-dependent Sex Determination ».¹

La température est un facteur de l'environnement parmi d'autres facteurs susceptibles d'influencer la différenciation sexuelle (substrat, humidité, pH, ..., pollution). La TSD, qui est l'objet de cet article, fait donc partie de l'ESD.

Dans de nombreux articles sur le déterminisme du sexe des reptiles, Madeleine Charnier (1966) est citée pour la découverte de la TSD chez le lézard *Agama agama* (L., 1758) et moi-même pour la découverte de la TSD chez deux tortues, *Testudo graeca* (L., 1758) et *Emys orbicularis* (L., 1758) (Pieau 1971, 1972a). Ces premières publications relataient l'influence de la température d'incubation des œufs sur la différenciation sexuelle et par conséquent sur la sex-ratio. Les températures utilisées se trouvaient être proches de celles du milieu naturel et il suffisait d'une très faible différence de température pour modifier la sex-ratio. À cette époque, la communauté scientifique considérait que le déterminisme du sexe des vertébrés était contrôlé par des facteurs génétiques, tout en admettant que des facteurs épigénétiques pouvaient le modifier.

Ainsi, des larves d'amphibiens maintenues à des températures anormalement basses ou élevées avaient conduit à une sex-ratio fortement déviée. Dans ce cas, il s'agissait d'inversion sexuelle, c'est-à-dire qu'un certain pourcentage d'individus présentait un phénotype sexuel inversé par rapport au génotype sexuel (voir par exemple la revue de Pieau 1975). Les observations de Charnier et les miennes suscitaient la curiosité et l'intérêt de certains mais

¹ A ma demande, Ivan Ineich a effectué une lecture critique de l'article. Il m'a fait observer, judicieusement, que l'article étant écrit en Français et la découverte des effets de la température d'incubation des œufs sur la sex-ratio étant française, il aurait peut-être été préférable de franciser les sigles GSD, ESD et TSD. Ceux-ci seraient alors devenus DSG, DSE et DST, respectivement pour « Déterminisme du Sexe Génotypique », « Déterminisme du Sexe Environnemental » et « Déterminisme du Sexe dépendant de la Température ». Or, GSD, ESD et TSD sont largement usités, y compris dans les articles rédigés en Français. Moi-même, bien que trouvant la distinction GSD-TSD beaucoup trop schématique (Raynaud & Pieau 1985), j'ai dû céder à l'usage (voir par exemple la revue de Pieau [1996] publiée dans ce bulletin). Craignant que la francisation des sigles crée de la confusion, j'ai maintenu la forme anglo-américaine, même si par ailleurs j'aurais dû en toute logique, plus loin dans le texte, écrire DNA au lieu d'ADN. Mais si DNA est accepté, c'est ADN qu'on trouve dans le dictionnaire.

laissaient perplexes d'autres. Il faudra attendre d'autres travaux et plusieurs années avant que les plus sceptiques admettent que le sexe n'est pas nécessairement déterminé par le génotype dans les conditions naturelles chez tous les reptiles.

La question de savoir comment les effets de la température sur la différenciation sexuelle de *T. graeca* et *E. orbicularis* ont été découverts m'a souvent été posée et l'est encore aujourd'hui. L'étude de l'influence de la température était-elle programmée au départ de mes recherches ? Ou bien s'est-elle imposée à moi au cours de mes recherches ?

Ainsi dans le chapitre 1 intitulé « Perspectives on Sex Determination: Past and Future » de l'ouvrage *Temperature-dependent Sex Determination in Vertebrates* (N. Valenzuela & V.A. Lance eds) paru en 2004, James J. Bull écrit : « *My main regret... is that Claude Pieau has not... written his own history* ».

J'ai raconté un petit fragment de « mon histoire » dans un article publié dans *Mertensiella* (Pieau 1998) et qui m'avait été demandé à la suite du Symposium sur *Emys* qui s'était tenu à Dresde en 1996 et auquel je n'avais pas pu participer. De plus, la découverte de la TSD chez les tortues fait l'objet d'un encadré qui accompagne un article récent sur le déterminisme du sexe des reptiles non-aviens (Oudjani 2013).

Dans le présent article, je me propose de raconter par le menu les circonstances qui m'ont amené à effectuer des recherches sur les embryons de reptiles et à travers mes travaux personnels sur *T. graeca* et *E. orbicularis*, les débuts de l'histoire de la TSD chez les reptiles. N'évitant pas l'anecdote, je fais état des difficultés que j'ai rencontrées, voire de mes échecs, de mes tâtonnements et de mes questionnements, informations qui peut-être auraient pu s'avérer utiles en leur temps mais qu'il aurait été bien difficile de faire passer dans les publications.

I. RENCONTRE AVEC ALBERT RAYNAUD, PREMIERS PAS DANS LE LABORATOIRE DE SANNOIS (1963-1964)

Été 1962. Je viens d'obtenir le CAPES de Sciences Naturelles à l'issue d'un stage pédagogique d'une année à Clermont-Ferrand. En même temps que ce stage, j'ai effectué des recherches dans le laboratoire d'Hubert Lutz en vue d'acquérir un Diplôme d'Études Supérieures (DES, équivalent du DEA jusqu'en 2004 puis de l'actuel Master 2). Ces recherches ont consisté à étudier la potentialité (capacité à se développer en un embryon) de différentes régions isolées du blastoderme d'œuf de cane.

À la rentrée scolaire, je retournerai dans le petit lycée municipal mixte d'Ernée (Mayenne) où l'année avant le stage (1960-61), j'ai enseigné en qualité de maître auxiliaire, non seulement les Sciences Naturelles mais aussi les Mathématiques et la Physique-Chimie.

En août, je passe des vacances chez une tante et un oncle en Normandie. Ils louent deux pièces à M. et Mme Bernard qui, dans la vie active, habitent Sannois dans le Val-d'Oise. M. Bernard me raconte que lors d'une enquête qu'il a effectuée sur la colline de Sannois (pour un problème d'alimentation électrique dans le quartier), il a découvert, à sa grande surprise, qu'au sommet de la colline, la maison du Dr. Émile Roux (qui fut directeur de l'Institut Pasteur de 1904 à sa mort en 1933) est occupée par un chercheur qui élève des orvets, des lézards, des couleuvres... et même des vipères ! Ce chercheur, c'est Albert Raynaud. Ayant contracté une allergie aux poils de mammifères au bout de plusieurs années de recherche sur la souris, Raynaud a dû changer de matériel biologique. En 1952, il s'est installé dans la

maison du Dr. Roux, devenue propriété de l'Institut Pasteur et y a créé le Service d'Embryologie expérimentale de cet Institut (voir articles à la mémoire de Raynaud, Pieau *et al.* 2000, Renous *et al.* 2000). Depuis son installation, avec l'aide de son épouse, Jeanne, virologue à l'Institut Pasteur et d'une ou deux techniciennes, Raynaud a entrepris des recherches sur la différenciation sexuelle et sur la formation d'ébauches de membres puis leur régression chez l'Orvet *Anguis fragilis*. Il a fait part à M. Bernard de son souhait de recruter un jeune chercheur. M. Bernard m'en parle et propose de me mettre en relation avec Raynaud. Ayant pris plaisir à travailler sur le développement embryonnaire dans l'œuf de cane, j'accepte la proposition. J'échange du courrier avec Raynaud. Il m'invite à effectuer des stages dans son laboratoire pendant les vacances scolaires de Pâques et d'été. J'effectue deux stages en 1963 et deux en 1964.

Ces stages sont très formateurs. Raynaud est non seulement un expérimentateur rigoureux, méthodique et très habile mais aussi un remarquable pédagogue. Il me consacre beaucoup d'heures en me montrant et m'expliquant toutes les étapes de son travail, du prélèvement des œufs sur une femelle d'Orvet gravide à la lecture et à l'interprétation des coupes histologiques à travers les embryons. Chacune de ces étapes est consignée dans un cahier de laboratoire et fait l'objet de nombreuses observations et de dessins richement annotés et exécutés à l'encre bleu-noir. Raynaud m'explique qu'avec le temps, le crayon à papier et/ou le crayon bille pourraient s'effacer. J'observe qu'il semble éprouver un réel plaisir, sensuel, à tremper la plume du porte-plume dans l'encre de la bouteille « Waterman » et à la faire crisser sur le papier... Il me donne des cours d'embryologie fondés sur l'examen des embryons fixés et sur l'étude de coupes sériées d'embryons d'Orvet de différents stades.

Très vite, le maître fait confiance à l'élève. Il m'associe à ses travaux sur le développement des canaux de Wolff chez l'embryon d'orvet et sur la structure des reins, de la glande thyroïde et de l'appareil génital de jeunes Orvets capturés sur la colline, boisée, de Sannois. Ces travaux vont faire l'objet de trois publications (Raynaud *et al.* 1963, 1964, Raynaud & Pieau 1964).

Le DES à Clermont-Ferrand ayant conduit par ailleurs à deux publications (Lutz *et al.* 1962, 1963), Raynaud estime que je peux tenter ma chance pour un poste de chercheur à l'Institut Pasteur et/ou au CNRS. Il me propose d'effectuer, sous sa direction, une thèse d'État sur la différenciation sexuelle de l'appareil urogénital chez les Chéloniens. Il préconise des méthodes « classiques » :

- descriptives (histologie, histochimie) pour étudier la morphogenèse des gonades, des conduits urogénitaux, du cloaque et du phallus ; et
- expérimentales (effets de la testostérone, de l'œstradiol et des gonadotrophines, destruction de l'hypophyse et castration).

Les études pourront être réalisées sur deux espèces modèles, la Tortue mauresque (*Testudo graeca*) et la Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*).

Il est à l'époque facile de se procurer des tortues mauresques sur les quais parisiens et quelques-unes élevées antérieurement au laboratoire ont pondu (combien d'œufs ? Deux embryons seulement ont été fixés). Quant aux cistudes d'Europe, il sera possible d'aller en capturer en Brenne au printemps 1965.

Deux terrariums à l'air libre pourront être aménagés, l'un de 35 m² environ pour les cistudes d'Europe, l'autre de 40 m² environ pour les tortues mauresques. Des pièces sont en cours d'aménagement dans une grande salle acquise par l'Institut Pasteur à la demande de

Raynaud. C'est une ancienne salle de bal située à côté du moulin de Sannois (aujourd'hui restauré). Une des pièces pourra m'être attribuée.

En 1964, je pose ma candidature au CNRS et obtiens d'y être détaché comme stagiaire de recherche (1^e année) à compter du 1^{er} octobre. Raynaud est mon directeur de thèse et Lutz mon parrain.

A cette époque, les grades des chercheurs au CNRS sont : Stagiaire, Attaché, Chargé, Maître et Directeur de Recherche. On peut être recruté comme Stagiaire de Recherche (pour deux ans au maximum) ou directement comme Attaché de Recherche (pour six ans au maximum).

Pour passer Chargé de Recherche, la thèse doit être soutenue dans la période de six ans admise en tant qu'Attaché de Recherche. Raynaud estime que huit années ne seront pas de trop pour effectuer ma thèse, compte tenu que la reproduction de *T. graeca* et *E. orbicularis* est annuelle et donc que la période pendant laquelle il est possible de travailler sur les embryons est très courte.

II. LA THÈSE, DÉBUTS LABORIEUX, QUELQUES RÉSULTATS CHEZ *TESTUDO GRAECA* (1964-1970)

A partir de mon intégration dans le laboratoire de Sannois et jusqu'à mon départ de ce laboratoire, mon activité sera partagée entre ma thèse et son prolongement et, en collaboration avec Raynaud, la poursuite de recherches sur le développement de l'appareil urogénital chez les embryons de reptiles (en particulier l'Orvet) ; plus tard, Raynaud me demandera de participer aux travaux de l'équipe qu'il a constituée sur le problème de la « rudimentation » des membres chez les espèces reptiliennes serpentiformes.

Concernant la thèse, il convient d'abord de faire la bibliographie ayant trait à la morphogénèse de l'appareil urogénital des tortues et de mettre en place les élevages en vue d'obtenir des œufs... fécondés.

A. Bibliographie

Plusieurs articles consacrés au développement de l'appareil urogénital des reptiles sont anciens (fin XIX^e-début XX^e) et publiés en langue allemande. Pour les tortues, ils concernent essentiellement le cloaque, l'ébauche phallique, le rein embryonnaire et les conduits urogénitaux.

Une matinée par semaine, un Allemand résidant à Sannois vient au laboratoire. Il traduit dans leur intégralité les textes se rapportant aux Sauriens et Ophidiens avec Raynaud, et ceux traitant des Chéloniens avec moi.

Concernant la morphogénèse des gonades, une étude descriptive détaillée, portant sur une série d'embryons à différents stades de développement, a été effectuée sur une seule espèce de tortue, *Sternotherus odoratus* (Latreille in Sonnini & Latreille, 1801). L'auteur (Risley 1933) décrit, après la période indifférenciée du développement gonadique, une longue période « indéterminée » pendant laquelle les gonades présentent une structure « bisexuelle » (présentant des caractères mâles et des caractères femelles). A un stade avancé du développement embryonnaire, des ovaires de structure caractéristique se sont différenciés mais à la surface des gonades que Risley considère comme des testicules, il s'est formé un cortex de

type ovarien contenant des ovocytes en phase de croissance. Ce mode de différenciation est curieux, différent de celui observé chez d'autres reptiles, l'Orvet en particulier.

De nombreuses années plus tard, je décrirai des ovotestes tout à fait semblables aux testicules avec cortex de Risley et montrerai qu'ils évoluent en testicules typiques. Ces ovotestes sont obtenus en mettant des œufs d'*Emys orbicularis* à incuber au voisinage de la température « pivot » (définie comme la température donnant théoriquement 50 % de mâles et 50 % de femelles) (Pieau 1973, 1976). Ils ont aussi été observés chez des embryons et des nouveau-nés issus d'œufs incubés dans le sol (Pieau 1974b, 1982).

Ayant laissé les œufs de *S. odoratus* se développer à la température du laboratoire, Risley n'a pas soupçonné que la température ait pu agir sur la différenciation des gonades. Or, il est maintenant établi que le déterminisme du sexe de cette espèce est bel et bien dépendant de la température (Vogt *et al.* 1982), la sex-ratio en fonction de la température présentant un profil de type II (Femelle – Mâle – Femelle) avec deux températures « pivots » (Ewert & Nelson 1991, Ewert *et al.* 2004). Il est possible que la température dans le laboratoire de Risley ait été proche ou ait fluctué autour de l'une de ces températures.

B. Élevages

1. Cistudes d'Europe

Le terrarium de 35 m² prévu pour les cistudes jouxte mon laboratoire personnel qui a été aménagé dans la salle de bal. Il est exposé au sud. On l'entoure de grillage (enfoncé d'une vingtaine de centimètres dans le sol) et on y construit deux bassins en ciment. Le plus grand bassin a une profondeur de 1 m ; partant du fond, un plan incliné est censé faciliter la sortie des tortues. Le plus petit bassin a une profondeur de 0,20 m.

Comme prévu, je vais en Brenne en avril 1965, emportant dans mon cartable le livre de Raymond Rollinat (1946) que Raynaud m'a prêté (il me l'offrira plus tard, après la fermeture du laboratoire) et dont j'ai lu et relu les deux chapitres consacrés aux cistudes. J'ai repéré un très bel étang, « l'Étang des Dames » en bordure de la route qui va de Saint-Gaultier à Migné. M'étant assuré de la bienveillance du garde (la veille, des chasseurs ont menacé de me « foutre le cul à l'eau » car je dérangeais les oiseaux qui nidifiaient), j'explore cet étang pendant toute la durée de ma mission (une semaine).

Je trouve 18 Cistudes femelles et 17 mâles (noter la sex-ratio, tout à fait conforme à la théorie dans un système GSD).

Plusieurs cistudes prenaient un bain de soleil sur le bord de l'étang, mais c'est dans la queue marécageuse que je trouve le plus d'animaux dont quatre couples, les mâles solidement agrippés à la carapace des femelles. Sans doute les femelles cherchaient-elles à s'éloigner de la partie profonde de l'étang pour respirer, entraînant les mâles sur leur dos (Rollinat a observé des cas de noyade dans ses grands bassins, les mâles maintenant la tête des femelles sous l'eau pendant l'accouplement).

Après la capture, les tortues ont été mises dans des paniers, cinq à sept par panier suivant la taille. De retour à Sannois, à peine a-t-on ouvert le premier panier qu'elles se dirigent non vers le bassin, mais vers le pourtour du terrarium, s'accrochent aux mailles du grillage et l'escaladent allègrement. Nous n'avons pas pris en compte que les cistudes ont de bonnes griffes ! Elles sont vite remises dans le panier. Dès le lendemain, nous mettrons du zinc à la base du grillage, sur une hauteur de 60 cm.



Figure 1 : Cistudes prenant un bain de soleil sur le bord du grand bassin. Cette photographie a été prise au cours de l'été 1966, à travers la baie vitrée de mon laboratoire à Sannois. Élevées d'avril 1965 à août 1967, les femelles n'ont jamais pondue. Photo : Claude Pieau.

Figure 1: European pond turtles basking in the sun on the edge of the great basin. This photograph was taken during summer 1966, through the bay-window of my laboratory at Sannois. The females never nested, although they were reared from April 1965 to August 1967. Picture: Claude Pieau.

L'élevage peut démarrer. Après avoir cherché à fuir, les tortues ont gagné les bassins, la majorité dans le grand, quelques-unes dans le petit, plus ou moins rapidement selon les individus.

À travers la baie vitrée de mon laboratoire, je peux voir une grande partie du terrarium et ainsi observer à loisir le comportement des animaux. Dans l'eau du grand bassin, des mâles cherchent toujours à s'accoupler. Dès qu'une partie de ce bassin reçoit du soleil, plusieurs tortues et bientôt toutes grimpent sur le rebord et s'y installent les unes derrière les autres, se chevauchent et même grimpent carrément l'une sur l'autre (Fig. 1). Elles restent ainsi de longues heures, immobiles, mais plongent dès que quelqu'un s'approche du terrarium et a fortiori y entre. Je leur distribue la nourriture généralement en fin de journée : escargots partiellement sortis de la coquille après immersion, vers de terre, bœuf en petits morceaux ou haché, placés sur le bord du grand bassin, à la sortie du plan incliné, ou donnés à la main. Je reproduis ainsi tout ce que Rollinat a si bien décrit et n'observe rien de plus rien de moins que ce qu'il avait observé. Bref ! Tout fonctionne bien au point que Raynaud déclare en mai : « *l'élevage des Cistudes, c'est la plus grande réussite de Monsieur Pieau* ». (Madame Raynaud corrige : « *non, c'est sa fille* » ; celle-ci a alors cinq mois).

Les cistudes s'accouplent et se nourrissent abondamment mais à la fin du printemps et au début de l'été aucune femelle n'a pondue. Nous attribuons cet échec au temps particulièrement frais et humide en région parisienne, même s'il y a eu quelques courtes périodes ensoleillées au cours de ce printemps 1965.

Les tortues vont passer l'hiver sous un tas de feuilles et de paille disposé le long du mur sud de la salle de bal à proximité du terrarium. Au printemps, aucune perte n'est à déplorer. Dans le terrarium, contre le mur situé sous la baie vitrée de mon laboratoire, longeant le grand bassin, nous avons construit un abri vitré pouvant être chauffé avec deux appareils à rayonnement infrarouge. Nous avons recouvert le sol de l'abri d'une épaisse couche de sable très fin. À la base, deux petites ouvertures permettent aux tortues d'entrer dans l'abri. Moi, je peux m'introduire dans l'abri à quatre pattes par une porte latérale.

Préférant rester sur le bord du grand bassin, plus rarement dans le petit, les tortues vont exceptionnellement à l'intérieur de l'abri. Au moins les femelles devraient-elles être incitées à venir y faire leur nid mais en ce printemps 1966, comme au précédent, aucune n'a pondu. Il en sera de même au printemps 1967.

J'ai appris qu'un bassin avec des cistudes se trouve à l'entrée de l'aquarium d'Arcachon. J'écris au Directeur et lui demande si, là-bas, il arrive que les cistudes pondent. En réponse, il m'envoie six œufs bien protégés dans du coton. Mis en incubation, les œufs ne se développent pas. Probablement n'étaient ils pas fécondés.

Quoiqu'il en soit, il y a un problème particulier à Sannois. En accord avec Raynaud, fin juin 1967, je me résous à sacrifier une femelle pour voir l'état des ovaires et des oviductes. À la surface des ovaires, de nombreux follicules sont visibles à différents stades de croissance. Les plus volumineux, une dizaine, renferment un ovocyte de même diamètre que le jaune des œufs. Les oviductes sont larges, ayant visiblement subi une stimulation hormonale.

La conclusion est claire : la vitellogenèse s'est déroulée normalement, les ovaires ont synthétisé des œstrogènes, mais l'ovulation ne s'est pas produite. Sachant que l'ovulation requiert chaleur, soleil et lumière, ce sont les conditions météorologiques défavorables pendant le printemps à Sannois, qui sont en cause. Inutile d'insister. Fin août 1967, je remets les animaux dans leur milieu naturel.

2. *Tortues mauresques*

Comme celui des Cistudes, le terrarium de 40 m² prévu pour les Tortues mauresques est entouré de grillage enfoncé dans le sol à 20 cm de profondeur. Il n'est pas nécessaire de mettre du zinc ou un autre matériau lisse à la base, car les griffes des tortues mauresques ne leur permettent pas de grimper en s'accrochant aux mailles du grillage. Une petite mare à fond incliné allant de zéro à 10 cm de profondeur permettra aux tortues de s'abreuver et/ou de se baigner et un abri couvert avec sur le sol des feuilles et de la paille pourra leur servir de refuge.

Fin avril 1965, je me procure sur les quais parisiens 20 femelles et 10 mâles. Je leur distribue une nourriture aussi variée que possible : feuilles de chou et salades récupérées sur le marché, plantes sauvages et fleurs ramassées autour du laboratoire (pissenlits, laitersons, plantains, trèfles, luzerne, fleurs de robinier), tomates et fruits juteux et sucrés (pas d'agrumes).

J'observe des préliminaires d'accouplement mais, comme les Cistudes, les Tortues mauresques ne pondent pas. Les mêmes causes (printemps 1965 trop frais et humide) ont produit les mêmes effets (pas d'ovulation) sur les deux espèces.

Les Tortues mauresques passent l'hiver 1965-1966 dans les mêmes conditions (sous un épais tas de feuilles et de paille) que les Cistudes. Au réveil, elles sont toutes vivantes. Toutefois, un liquide sanguinolent s'écoule par les narines de quelques-unes d'entre elles. Elles

vont mourir. Moins résistantes au froid que les Cistudes, les Tortues mauresques passeront les hivers suivants dans la cave située sous la salle de bal.

Au printemps 1966, j'ai dû racheter quelques animaux pour reconstituer le cheptel. Par ailleurs, un abri vitré, chauffé par deux appareils produisant des rayons infrarouges, a été construit sur le même modèle mais un peu plus haut que celui du terrarium des Cistudes. Contrairement à celles-ci, les Tortues mauresques apprécient la chaleur délivrée à l'intérieur de l'abri. Pendant toute la période d'activité, on en observe quelques-unes sous les appareils. C'est là que les femelles vont pondre préférentiellement. Cependant, au début de l'été, la récolte est encore maigre : 20 œufs, trois seulement sont fécondés !

Ne pas se décourager. Porter toute son attention aux soins donnés aux animaux. Au début de l'été 1967, j'ai obtenu une quarantaine d'œufs fécondés. Les années suivantes (de 1968 à 1971), je récolterai encore des pontes fécondées, le plus souvent trois ou quatre œufs par ponte, mais je n'aurai jamais 100 % de réussite.

C. Premiers travaux sur *Testudo graeca*

Les œufs pondus en 1966, 1967 et 1968 ont été mis en incubation (pour la technique, voir Pieau 1971) à 26-27°C, température couramment utilisée par Raynaud pour les œufs d'autres reptiles, du Lézard vert (*Lacerta bilineata* Daudin, 1802) en particulier.

Les embryons ont été fixés à différents stades entre le 14^e jour (16 paires de somites, pas d'ébauche de carapace) et le 87^e jour (éclosion), sans avoir subi le moindre traitement (pour étudier la morphogenèse normale de l'appareil urogénital) ou après injection d'œstradiol dans de l'huile ou d'huile seule (témoins) dans les œufs. Sur les coupes histologiques, j'observe que les gonades de tous les individus, normaux et témoins expérimentaux, lorsqu'elles sont différenciées, sont des testicules (Pieau 1969, 1970). D'emblée, je soupçonne un effet de la température. Ayant présent à l'esprit les travaux réalisés antérieurement chez les amphibiens, je considère qu'une partie des individus doit avoir un phénotype sexuel inversé par rapport à leur génotype sexuel. Par ailleurs, j'ai pris connaissance de la note publiée par Madeleine Charnier en 1966. Cette note ayant été trop longtemps ignorée, j'en extrais aujourd'hui ce qui me semble essentiel par rapport à l'histoire de la TSD.

Charnier (1966) rapporte qu'elle a observé des sex-ratios fortement biaisés parmi des nouveau-nés du lézard *Agama agama* issus d'œufs incubés dans des conditions différentes de température et de substrat.

Les œufs ont été répartis de la façon suivante :

- 46 ont été incubés à 26-27 °C (température du laboratoire à Dakar) sous 10 cm environ de sable humide, dans les cages d'élevage où ils ont été pondus ; ils ont donné 45 femelles, soit près de 100 % (série 1) ;

- 30, pondus au laboratoire ou prélevés *in utero*, ont été déposés sur du coton humide dans des boîtes de Pétri placées dans une étuve réglée à 29 °C ; les nouveau-nés sont tous mâles (série 2) ;

- 28, récoltés à l'extérieur deux à huit jours environ après la ponte, ont été mis à 29 °C comme les précédents ; ils ont donné 17 mâles (60 %) et 11 femelles (40 %) (série 3).

Ayant écarté l'influence du substrat et de l'humidité, Charnier pense que les températures dans les cages et dans l'étuve, bien que présentant de faibles différences, peuvent expliquer les différences de sex-ratio entre les deux premières séries. Prenant en considération le fait que les œufs d'*A. agama* sont pondus à un stade avancé du développement embryonnaire,

leur séjour à l'extérieur pourrait rendre compte des pourcentages obtenus dans la troisième série (ceci suppose que la période thermosensible suit immédiatement la ponte). En effet, Charnier a constaté que parmi les animaux (adultes ?) capturés dans la nature, la sex-ratio est voisine de 1:1. De plus, elle a observé que dans le milieu naturel, à 10-15 cm de profondeur dans le sol, la température comporte des différences importantes entre le jour et la nuit (elle a mesuré des températures variant de 28 à 43 °C). Elle conclut sa note en posant la question de savoir si dans les conditions naturelles, le « rythme nyctéméral (de température) serait responsable de la sex-ratio ».

Revenons à *Testudo graeca*. En 1969, considérant que dans les conditions naturelles, dans le sol d'Afrique du Nord, la température dans les nids doit être supérieure à 27 °C, je mets des œufs à incuber à 30 °C. Prolongeant les expériences réalisées l'année précédente, une partie des œufs reçoit de l'œstradiol dans l'huile, ou de l'huile seule, les autres se développent sans traitement autre que la température.

Tous les individus, normaux et témoins expérimentaux, développés à 30 °C, acquièrent un phénotype mâle comme à 26-27 °C (Pieau 1970).

Pour moi, il ne fait pas de doute que pour obtenir des femelles, il suffirait d'augmenter encore un peu la température d'incubation. Raynaud, lui, considère que 30 °C dans le sol est déjà une température élevée et objecte que mes tortues ne reçoivent pas la même nourriture que celle trouvée par les tortues dans leur milieu naturel (« vous leur donnez trop de salade ! »). En effet, il estime que l'influence de la nourriture sur la sex-ratio ne doit pas *a priori* être exclue. Il fait valoir que des carences alimentaires et/ou, consécutivement au traitement des végétaux issus du commerce, l'absorption de certaines substances (engrais, pesticides), pourraient avoir des conséquences sur la fécondation ou se répercuter dans la composition du vitellus des œufs. Il se réfère en particulier aux travaux de Stolkowski qui semblent indiquer une influence du rapport K^+/Ca^{++} sur le déterminisme du sexe de *Discoglossus pictus* (Otth, 1837) et plus largement dans le règne animal (Stolkowski & Bellec 1960, Stolkowski 1970). Raynaud lui-même n'accorde guère de crédit à ces travaux, mais qui sait ? Il me demande de retourner dans la Brenne au mois de juin et me prie de revenir avec des œufs d'*Emys orbicularis* récoltés sur le terrain.

III. LA THÈSE : ÉTENDRE LES OBSERVATIONS À *EMYS ORBICULARIS* EFFORTS RÉCOMPENSÉS (1970-1974)

A. Missions dans la Brenne et récolte des œufs

Me voici donc de retour en Brenne en ce début du mois de juin 1970. Il fait très beau, les conditions sont favorables pour déclencher la ponte des tortues. Encore faut-il trouver un site de ponte. Rollinat (1946) a décrit admirablement la ponte des Cistudes dans son jardin d'Argenton-sur-Creuse, mais il ne donne quasiment aucune indication sur les sites de ponte dans le milieu naturel.

Un étang partiellement couvert de nymphéas (magnifique !) jouxte en amont l'Étang des Dames et communique avec lui par un fossé rempli d'eau. Un versant particulièrement bien exposé forme une petite butte (appelée « button ») sur laquelle affleurent des rochers à une centaine de mètres du bord de l'étang. Ce site me paraît *a priori* propice à la nidification.

Le temps de la mission (une dizaine de jours), je trouve 15 femelles gravides en ratisant systématiquement le button en fin de journée. Deux femelles ont commencé à creuser

un nid près des rochers, les autres, découvertes à des distances variables du bord de l'étang, semblent se diriger vers le sommet du buton. Toutes ces femelles étaient prêtes à pondre ; à défaut de rapporter des œufs, je considère qu'elles devraient pondre au laboratoire.

Mises dans le terrarium, les bassins remplis d'eau, les cistudes ne pondent pas immédiatement ; depuis leur capture, elles semblent retenir leurs œufs. Trois jours après le retour à Sannois, le temps dans l'après-midi est lourd, orageux. L'orage éclate dans la soirée. Le lendemain matin, je tâte les flancs de chaque tortue. Pour six d'entre elles, je ne sens plus les œufs ; les oviductes sont vides. Incontestablement, ces femelles ont pondu. Je passe au peigne fin le terrarium, particulièrement le sable de l'abri mais ne trouve aucun œuf. Et si les cistudes avaient pondu dans le grand bassin ? Effectivement, après l'avoir vidé, je trouve une cinquantaine d'œufs au fond du bassin. Ils ne sont même pas fêlés ! Mis en incubation, ils vont se développer aussi bien que les œufs des pontes récoltées les jours suivants dans le sable de l'abri (six pontes ; cette fois les cistudes n'ont pas boudé l'abri) ou dans le sol à l'air libre (trois pontes).

A noter aussi : les œufs des 15 pontes étaient tous fécondés ; 100 % de réussite, quelle différence avec *Testudo graeca* !

A partir de 1971, en Brenne, je bénéficierai d'une aide précieuse apportée par les métayers ou employés de plusieurs domaines, essentiellement trois sur lesquels six sites de pontes correspondant à six étangs ont été repérés. Sur ces sites, j'apprendrai vite à distinguer des nids de trois types : achevés et intacts (trou bouché), inachevés (trou ouvert) et « prédatés », les plus nombreux (trou ouvert et coquilles vides).

Mes collaborateurs de Brenne m'informeront chaque année de la période à laquelle la ponte a débuté (le plus souvent fin mai-début juin). Ils mettront de côté (dans des caisses dans un local frais ou dans des bacs ou auges avec de l'eau) les tortues qu'ils auront trouvées avant mon arrivée ou qu'ils trouveront pendant mon séjour en Brenne. Quelques tortues seulement pondront pendant cette période de captivité. Toutes seront numérotées. Après la ponte au laboratoire, courant juillet, elles seront ramenées en Brenne, chacune dans l'étang le plus proche du lieu de sa capture. Par ailleurs, fin août-début septembre, je mettrai dans les étangs des nouveau-nés issus d'œufs incubés au laboratoire avec une sex-ratio équilibrée. Le nombre de ces nouveau-nés correspondra au minimum à 5 % du nombre d'œufs utilisés ; je m'y suis engagé.

B. Mise en évidence de la TSD en incubation à des températures constantes chez *Emys orbicularis* comme chez *Testudo graeca*

Tous les œufs d'*Emys orbicularis* et à nouveau quelques œufs de *Testudo graeca* (témoins) récoltés en 1970 ont été mis à incuber à 30 °C. Sauf dans un cas (gonades minces, mal différenciées), les premiers ont donné des femelles phénotypiques alors que les seconds ont produit, comme attendu, des mâles phénotypiques (une exception sur 42). Cette fois, Raynaud est convaincu que c'est bien la température et non un autre facteur qui est impliqué dans le déterminisme du sexe. Il me donne le feu vert pour publier mes résultats dans une note à l'Académie des Sciences (Pieau 1971).

L'année de cette publication, en 1971, je mets à incuber :

- des œufs d'*E. orbicularis* à 25 ± 1 °C (ils donnent des mâles) et des témoins à 29-30 °C (ils donnent des femelles) ;

- des œufs de *T. graeca* à 32 ± 1 °C (ils donnent des femelles) et des témoins à 27 °C (ils donnent des mâles).

J'ai par ailleurs commencé à étudier l'activité d'une enzyme impliquée dans les voies de synthèse des stéroïdes, la 3 β HSD (3 β – hydroxystéroïde déshydrogénase – 5 – ène – 4 – ène – isomérase). Je montre que l'activité de cette enzyme est importante dans les testicules, mais très faible dans les ovaires.

Je consigne ces résultats dans une deuxième note à l'Académie des Sciences (Pieau 1972a). Etienne Wolff, membre de l'Académie, déclare à Raynaud que ce sont les résultats les plus originaux et les plus intéressants obtenus ces dernières années dans le domaine de la différenciation sexuelle des vertébrés. Tout le monde n'est pas de cet avis. Je présente oralement mes résultats au congrès de la SHF à Orléans en 1972. Les participants suivent avec intérêt ma communication mais je devine de la perplexité sur plusieurs visages. Au cours de la discussion, Hubert Saint Girons exprime clairement son scepticisme :

« Avec un système comme celui-là, comment les chéloniens auraient-ils pu survivre jusqu'à nos jours ? Entraînant par exemple la production de 100 % de mâles, une légère diminution de la température liée à une modification du climat [le changement climatique, déjà !] aurait dû provoquer la disparition de nombreuses populations... ».

Question et remarque fondées, pertinentes. Dans ma réponse, je fais valoir les arguments suivants :

1. Les incubations réalisées jusqu'à présent l'ont été à température constante alors que dans les conditions naturelles, la température dans les nids, peu profonds, n'est certainement pas constante, étant soumise au rythme nycthémeral.

2. Comme l'a montré Rollinat, le développement embryonnaire ne s'effectue bien que les étés chauds et secs, permettant sans doute d'atteindre dans les nids des températures suffisamment basses la nuit pour la différenciation mâle et suffisamment élevées le jour pour la différenciation femelle.

3. Il n'est pas nécessaire que ces conditions soient remplies pendant toute la durée de l'incubation mais à la période du développement pendant laquelle la différenciation sexuelle des gonades est thermosensible (encore inconnue).

4. Les femelles ne pondent pas toutes le même jour et le temps pouvant changer plusieurs fois au cours de l'été, la sex-ratio n'est certainement pas la même dans tous les nids, mais globalement peut être voisine de 50 % mâles : 50 % femelles à la fin d'une saison de reproduction, *a fortiori* sur plusieurs saisons... Des études sur le terrain devront être réalisées.

Manifestement, ce jour-là, ces arguments n'auront pas réussi à convaincre Saint-Girons. D'autres que lui resteront longtemps sceptiques et pourtant...

Je suis sûr de mes résultats sur *T. graeca* et *E. orbicularis* et n'ai aucune raison de mettre en doute les observations de Charnier sur *A. agama*, même si celles-ci auraient gagné à être renforcées par des études complémentaires : incubation de tous les œufs sur le même substrat, dans des incubateurs réglés à des températures précises et non à la température peu précise du laboratoire, influence du rythme nycthémeral de température... Ce type d'expérimentation était probablement difficile à mettre en place au Sénégal.

Une question dès lors s'est posée : l'influence de la température sur le déterminisme du sexe concerne-t-elle d'autres espèces de reptiles ?

Avec Raynaud, nous avons soumis des œufs de Lézard vert à une large gamme de températures. Nous avons bien observé quelques particularités aux températures extrêmes, mais

quelle que soit la température utilisée, la sex-ratio est restée conforme à un déterminisme génétique (Raynaud & Pieau 1972). L'influence de la température ne saurait donc être généralisée à tous les reptiles.

En cette année 1972, je suis au CNRS depuis huit ans, six ans comme Attaché de Recherche, la limite pour soutenir ma thèse est atteinte. Lutz, mon parrain, jusque-là patient, ne l'est plus, il me tance sévèrement : « *Pieau, vous avez 36 publications* (en majorité hors sujet de thèse), *qu'attendez-vous ?* » « *Ce n'est pas moi, voyez Raynaud...* » En effet, ce dernier estime que c'est bien d'avoir décrit la morphogenèse des gonades, du cloaque et du phallus, étudié les effets de l'œstradiol chez *T. graeca* et montré les effets de la température sur *T. graeca* et *E. orbicularis*, mais :

« *Je vous avais demandé d'étudier aussi les effets de la castration, de l'hypophysectomie ou de la destruction de l'hypophyse par irradiation... Je me suis renseigné, vous avez le temps, pour des sujets comme le vôtre, il est maintenant possible de bénéficier de deux années supplémentaires comme Attaché de Recherche* ».

J'ai compris : la thèse ne pourra être soutenue que dans deux ans. Je fais cependant remarquer à Raynaud que plutôt que se lancer dans des expériences délicates de castration et de destruction de l'hypophyse, mieux vaudrait peut-être, chez *E. orbicularis*, effectuer une étude complète des effets des hormones sexuelles et aussi (surtout) étudier les effets de variations cycliques de température et regarder comment le sexe est déterminé dans les conditions naturelles d'incubation. Je n'ai pas de difficultés à le convaincre. Mieux ! Il va se prendre au jeu.

En cette même année 1972, Raynaud a obtenu la création d'une équipe de recherche CNRS, associant embryologistes (du laboratoire de Sannois) et anatomistes (Jean-Pierre Gasc et Sabine Renous du Muséum national de Paris) dans le but de comparer la morphogenèse des membres et des ceintures chez les reptiles à membres bien développés et chez les reptiles à membres rudimentaires (voir Pieau *et al.* 2000, Renous *et al.* 2000). Il me prie de participer activement aux travaux de cette équipe. L'élevage des Tortues mauresques demandant beaucoup de soins donc de temps, il admet que mon programme de thèse puisse être poursuivi uniquement sur les Cistudes d'Europe.

C. Mise en évidence de la TSD en incubation à des températures fluctuantes chez *Emys orbicularis*

1. Incubations au laboratoire

Des œufs d'*Emys orbicularis* incubés à $27,5 \pm 0,5$ °C ont donné 100 % de mâles alors que des œufs incubés à $29,5 \pm 0,5$ °C ont donné 100 % de femelles. J'ai ainsi défini une bande « critique » de température comprise entre 28 et 29 °C au-dessus de laquelle, à température constante, on obtient des femelles et au-dessous de laquelle on obtient des mâles. En agissant sur le régulateur de température des incubateurs, j'ai obtenu des variations cycliques de température sur 24 heures suivant deux courbes : l'une variant de 24 à 30 °C, dépassant 29 °C six heures par jour ; l'autre variant de 26 à 31 °C, dépassant 29 °C 10 heures par jour.

Dans le premier cas, les gonades des embryons se sont différenciées en testicules typiques ou sont des ovotestes. Les ovotestes présentent des tubes testiculaires bien différenciés et à la surface un cortex de type ovarien. Par suite de la régression du cortex, ils évoluent en testicules.

Dans le deuxième cas, les gonades se sont différenciées en testicules chez certains embryons, en ovaires chez d'autres.

J'en ai déduit que chez les Chéloniens, les variations cycliques de température permettent la différenciation des deux sexes « mais seulement dans la mesure où elles s'effectuent de telle façon que les durées relatives d'incubation au-dessus et au-dessous d'une température critique soient proches l'une de l'autre » pendant la période thermosensible (Pieau 1973).

Cette hypothèse ne me permettra pas d'expliquer la sex-ratio obtenue dans d'autres expériences d'incubation dans le sol (réalisées en 1974, 1975 et 1979). Prenant en compte la vitesse de développement qui augmente en même temps que la température, je serai conduit à considérer que pendant la période thermosensible, ce sont moins les durées réelles respectives d'exposition à des températures masculinisantes et féminisantes que les fractions de développement exposées à ces températures qui sont déterminantes (Pieau 1982).

Ceci sera confirmé par la suite chez *Caretta caretta* (L., 1758) (Georges *et al.* 1994).

2. Incubations dans le sol

Au cours de l'été 1973, des œufs d'*E. orbicularis* ont été mis à incuber dans le sol dans trois régions différentes : la région parisienne (au laboratoire de Sannois sur une pelouse exposée au sud), dans la Brenne (sur trois sites de ponte) et dans le Tarn (expérience réalisée par Raynaud dans son jardin de Vabre).

Pour les protéger de la prédation, les œufs ont été enfouis dans des cages d'élevage de rats ou de souris, elles-mêmes enterrées à ras-bord. À la même profondeur que les œufs (cinq à 12 cm, profondeur observée des nids de Cistude *in natura*), on a placé la sonde d'un thermographe à distance.

À Sannois, beaucoup d'embryons sont morts, les autres se sont développés très lentement et présentent des anomalies ; ils ne seraient certainement pas arrivés à terme. Comme pour l'ovulation au printemps, c'est le temps (trop frais et trop humide) qui est en cause.

Dans la Brenne, 31 œufs sur 42 enterrés en juin et ouverts en août, se sont bien développés ; les 11 autres renferment un embryon mort, la coquille de plusieurs d'entre eux est fendue, sans doute à cause de l'absorption d'une trop grande quantité d'eau dans le sol rendu humide par les précipitations de juillet.

À Vabre, les 12 œufs enterrés au début août et ouverts fin août se sont bien développés.

Dans les expériences de Brenne comme dans celles de Vabre, les embryons présentent tous un phénotype mâle (les gonades sont des testicules ; toutefois chez l'un d'eux, proche du terme, incubé en Brenne, ce sont des ovotestes). L'examen des enregistrements de température pendant la période de différenciation sexuelle des gonades permet de proposer une interprétation cohérente de ces résultats. Même si dans ces expériences des femelles n'ont pas été obtenues, la preuve est faite que dans les conditions naturelles comme au laboratoire, la sex-ratio est dépendante de la température d'incubation (Pieau 1974b).

Conforté par ces résultats et ayant par ailleurs effectué chez *E. orbicularis* une étude des effets des hormones sexuelles plus complète que chez *T. graeca*, il est temps de me mettre à rédiger ma thèse. En accord avec Raynaud, je décide de préparer deux articles concernant exclusivement *E. orbicularis*, les travaux sur *T. graeca* ayant déjà été publiés. Recevant très peu de soutien du laboratoire pour mettre en forme le mémoire réunissant ces deux articles et étant par ailleurs très sollicité pour participer aux travaux de l'équipe sur les membres, je ne suis pas en mesure de soutenir ma thèse avant la réunion de la commission du CNRS. Je

prépare (bricole) en hâte quatre exemplaires de mon mémoire de thèse pour les membres du jury et demande au président, Louis Gallien, s'il veut bien adresser une lettre au président de la commission du CNRS certifiant que je lui ai remis mon mémoire et annonçant la date de la soutenance (18 juin 1974).

D. Soutenance de la thèse

La commission du CNRS m'a placé en tête de liste pour le passage Chargé de Recherche. Je suis détendu. Devant moi, sur le bureau, j'ai posé le seau à vif vert acheté à Saint-Gaultier en 1965 avec, dedans, un couple de cistudes ; à côté un cristalliseur renferme sur du coton, une ponte récoltée le matin même au laboratoire.

Cette présentation du matériel biologique, inhabituelle, plaît aux membres du jury. Après l'exposé, Charles Houillon, rapporteur, se montre enthousiaste, d'autant plus qu'il suspecte une influence de la température sur la différenciation sexuelle de *Pleurodeles waltl* Michahelles, 1830, un amphibien urodèle présent en péninsule Ibérique et au Maroc. Dans son laboratoire, Christian Dournon apportera plus tard des preuves irréfutables de l'inversion sexuelle des femelles ZW de *P. waltl* élevées à 30 °C ou à 32 °C pendant la vie larvaire. [Dans les conditions d'élevage du laboratoire, autour de 20 °C, la différenciation sexuelle des gonades de larves de *P. waltl* obéit à un mécanisme génotypique de type mâle ZZ/femelle ZW comme chez les oiseaux. Dans ce mécanisme, tous les gamètes produits par le mâle adulte présentent un chromosome sexuel Z (homogamétie mâle), alors que chez la femelle, la moitié des gamètes présente un chromosome sexuel Z, l'autre moitié un chromosome sexuel W (hétérogamétie femelle). Le chromosome W ne peut pas être distingué du chromosome Z par les méthodes cytologiques classiques d'examen du caryotype pendant la mitose. Il peut l'être chez des femelles ZW par immunodétection de protéines ou hybridation avec des sondes ARN sur les boucles de transcription qui sont visibles sur les chromosomes en écouvillon, dans l'ovocyte au cours de la méiose (revue de Chardard *et al.* 2004)].

Lutz fait valoir que ma thèse ne représente qu'une petite partie de mes travaux d'embryologie réalisés à Sannois. Raynaud, d'habitude si passionné, si âpre dans les discussions, parle très peu de temps, d'une voix à peine audible. Je ne le reconnais pas. Peut-être sait-il déjà que le laboratoire de Sannois est menacé de fermeture ? Gallien, pas en forme avant la soutenance, me fait un cours remarquable, brillant, sur la différenciation sexuelle des amphibiens. Mes résultats sur les tortues ont réveillé de vieux souvenirs. Pendant 45 minutes (alors qu'il a demandé aux autres membres du jury de ne pas parler plus de 10 minutes), il évoque les recherches de Witschi (1914, 1929 ; voir aussi la revue de Chardard *et al.* 2004) sur les effets de la température chez *Rana sylvatica* LeConte, 1825 (actuellement *Lithobates sylvaticus*) et *R. temporaria* L., 1758, les recherches de son laboratoire sur les effets des hormones sexuelles et prédit qu'après l'éclosion, comme les amphibiens, les tortues dont le phénotype sexuel a été inversé, recouvreront leur sexe génétique (j'ai de fait toujours considéré que l'effet de la température se superpose à un mécanisme génétique de déterminisme du sexe). C'est à peine si j'ose répondre à Gallien que le retour au sexe génétique est impossible chez les tortues, au moins chez les mâles car, à l'éclosion, les canaux de Müller ont partiellement ou totalement dégénéré.

Il accepte de publier l'article principal de ma thèse dans les *Annales d'Embryologie et de Morphogénèse*, une revue qu'il a créée et dirige. Cet article sort en 1974 comme l'article sur les incubations dans le sol traitées dans la deuxième partie de ma thèse (Pieau 1974 a,b).

Encore une anecdote : pendant le pot, Gallien me demande si je peux lui laisser mes œufs de cistude pour enrichir sa collection d'œufs de divers animaux.

E. Récompenses

Avant la soutenance de ma thèse, j'ai présenté quelques résultats dans des congrès nationaux (Société Herpétologique, Société Zoologique). Peu de temps après la soutenance, en 1974, je suis invité à donner une conférence dans deux congrès internationaux :

- Séminaire franco-indien sur l'embryologie et l'endocrinologie comparative des reptiles, organisé par Assenmacher et Raynaud à Varanasi ;
- Symposium international sur l'intersexualité dans le règne animal, organisé par Jost à Mayence.

A l'époque, outre Raynaud qui s'est reconverti sur les reptiles, trois personnalités françaises (« mandarins ») occupent une place prépondérante dans le domaine de la différenciation sexuelle des vertébrés : Gallien pour les amphibiens, Wolff pour les oiseaux et Jost pour les mammifères. Les trois ont entériné le fait que, chez certaines espèces de reptiles, la différenciation sexuelle des gonades dépend de la température d'incubation des œufs.

Reste à convaincre la communauté scientifique internationale.

IV. DE LA THÈSE A LA FIN DU DOGME (1974-1979)

Quelques mois après la thèse, Raynaud m'annonce que le laboratoire de Sannois est menacé de fermeture. Dans cette perspective, il aimerait créer un centre de reptiles regroupant des chercheurs de toutes disciplines. Il songe d'abord à Toulouse, ville où il a effectué ses études supérieures, pas trop éloignée (une centaine de kilomètres) de sa propriété familiale à Vabre. Puis, son choix se fixe à Montpellier (voir Pieau *et al.* 2000, Renous *et al.* 2000). Je lui dis que, quelle que soit la ville, je ne le suivrai pas.

J'ai pris contact avec Houillon. Il est prêt à m'accueillir dans son laboratoire où, tout en continuant mes recherches sur la différenciation sexuelle, je pourrai entreprendre l'étude des réactions immunitaires chez les tortues.

Je fais ma demande de mutation. Ne voulant pas contrarier Raynaud, la commission du CNRS n'accepte pas cette demande.

Je suis convoqué par Berkaloff, alors directeur scientifique des Sciences de la vie au CNRS. Il est très en colère, pas contre moi mais contre la commission qui n'a pas pris ses responsabilités et aurait dû me faire une autre proposition. Il estime que, compte tenu de mon parcours scientifique, plutôt que d'aller dans le laboratoire de Houillon, il serait préférable d'effectuer un stage de biochimie et de biologie moléculaire. Il m'adresse à François Chapeville qui dirige le laboratoire de biochimie du développement à l'Institut de Recherche en Biologie Moléculaire (devenu plus tard Institut Jacques Monod) sur le campus de Jussieu. Après m'avoir conseillé de visiter plusieurs autres laboratoires parisiens (aucun ne me séduit), Chapeville propose de m'associer à Danièle Carré qui, dans son laboratoire, a entrepris des recherches sur des enzymes impliquées dans la synthèse et la réparation de l'ADN dans la neurorétine du poulet, au cours de la vie embryonnaire et postnatale.

J'entre dans le laboratoire de Chapeville en octobre 1976. Pendant deux ans, parallèlement aux recherches sur le poulet, je vais suivre les cours et les TD de biochimie et de

biologie moléculaire à l'Université Paris 7. Pour autant, je n'ai pas renoncé à poursuivre mes travaux sur le déterminisme et la différenciation du sexe chez *E. orbicularis*.

Le laboratoire de Sannois ferme à la fin de l'été 1977. Le projet de centre de reptiles à Montpellier n'ayant pas abouti, Raynaud emporte une partie du matériel chez lui à Vabre où il va constituer un laboratoire personnel. Une autre partie du matériel va dans le laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum de Paris, via Sabine Renous et Jean-Pierre Gasc. Moi, je récupère mes cinq incubateurs (étuves Bel et Bibel Jouan), de la verrerie et du matériel pour dissection et histologie, dont une loupe binoculaire, un microtome et une étuve à paraffine. À l'Institut, j'ai peu de place pour ranger mes nombreuses boîtes de préparations microscopiques. Sabine et Jean-Pierre mettent à ma disposition, dans leur laboratoire, une des armoires métalliques « héritées » de Sannois. Ils vont en plus m'aider à résoudre un problème devenu crucial, celui de l'obtention d'œufs d'*E. orbicularis*. En effet, si en 1977, entretenant des relations cordiales avec Raynaud, j'ai encore pu élever des Cistudes le temps de la ponte et mettre en incubation les œufs à Sannois, en 1978 je n'ai plus ni terrarium ni bassin. Je n'ai pas oublié qu'en 1970 les œufs pondus dans l'eau du grand bassin se sont bien développés. À côté du laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum, un préfabriqué type « algeco® » a été installé pour l'élevage de petits primates africains ; il est chauffé, une cloison le partage en deux. Grâce à mes amis, j'obtiens de mettre des bassines dans la partie non occupée par les primates. Dans ces bassines (dimensions en cm : L. 50, l. 40, P. 20), remplies d'eau approximativement aux deux tiers, je mets quatre à six Cistudes. Dans ces conditions, elles ne parviennent pas à en sortir et elles y pondent. Roulant au fond des bassines, les œufs ne sont que rarement fêlés. Je passe les récolter le matin avant d'aller à l'Institut. Le midi, je viens nourrir les animaux et change l'eau. J'utiliserai ce système de 1978 à 1980.

Pendant toute cette période post-thèse agitée, je pourrai malgré tout effectuer quelques travaux sur *E. orbicularis* :

- incubations dans le sol de Brenne permettant d'obtenir des conditions dans lesquelles mâles et femelles se sont différenciés (expériences réalisées en 1974, 1975 et 1979 [Pieau 1976, 1982]) ;

- incubations au laboratoire à cinq températures entre 27,5 et 30 °C (27,75 °C, 28,25 °C, 28,75 °C, 29,25 °C, 29,75 °C, toutes avec des variations de $\pm 0,25$ °C) pour préciser la température critique ; comme le laissaient prévoir les expériences antérieures (Pieau 1973) cette température est de 28,5 °C chez *E. orbicularis* (après le mot « critique » que j'avais utilisé, d'autres auteurs ont utilisé « seuil » (« threshold ») puis « pivot » [« pivotal temperature » a été adopté]) ;

- changements de température (de 25 à 30 °C et *vice versa*) à différents stades embryonnaires pour encadrer la période thermosensible (publications : Pieau 1976, Pieau & Dorizzi 1981).

Je resterai seul sur le sujet jusqu'à ce que, aux États-Unis, Yntema en 1976, puis et surtout, Bull et Vogt en 1979, publient des résultats mettant en évidence la TSD chez d'autres espèces de tortues. Ces résultats marqueront la fin du scepticisme qui perdurait dans une partie de la communauté scientifique quant à la réalité de l'influence de la température sur la différenciation sexuelle des gonades.

A. Travaux d'Yntema sur *Chelydra serpentina* (L., 1758)

En 1968, Yntema avait publié une très belle table de développement embryonnaire de *Chelydra serpentina* (une référence pour les tortues dulçaquicoles et terrestres). Pour les premiers stades, les œufs avaient été prélevés dans les oviductes de femelles gravides. A partir de la ponte, les œufs avaient été mis à incuber à 20 °C ou à 30 °C (à 20 °C le développement est très lent et ne peut aller jusqu'à l'éclosion ; néanmoins, les œufs peuvent y être maintenus pendant environ trois mois).

Ayant pris connaissance de mes publications de 1971 et 1972 sur *T. graeca* et *E. orbicularis*, Yntema examine l'appareil génital des embryons les plus développés et des nouveau-nés qu'il avait fixés. Il constate qu'aussi bien à 20 °C qu'à 30 °C, les canaux de Müller de tous les individus sont complets, bien développés. Bien que n'ayant pas effectué une étude histologique des gonades, il en conclut que tous ces individus sont des femelles. Ces observations le conduisent à examiner les effets de températures intermédiaires. Il constate que les canaux de Müller ont régressé ou sont en cours de régression chez tous les individus à 24 °C, 99 % à 26 °C et une majorité à 22 et 28 °C.

Par conséquent, chez *C. serpentina*, 20 °C et 30 °C conduisent à des femelles, alors que les températures intermédiaires conduisent à une majorité ou 100 % de mâles. Dans son article publié en 1976, Yntema suggère alors que chez *E. orbicularis*, une température inférieure à 24 °C pourrait peut-être permettre l'obtention de femelles comme à 29-30 °C.

Je me dois de vérifier cette hypothèse. En 1977, je mets des œufs d'*E. orbicularis* à 18 °C, 19,5 °C et 35 °C. Mis à ces températures immédiatement ou quelques jours après la ponte et maintenus à ces températures, les œufs finissent par avorter. Mis pendant la période de différenciation sexuelle des gonades (qui correspond à la période thermosensible), ils se développent mais ne peuvent aller jusqu'à terme. Les résultats sont cependant très clairs : les embryons exposés à ces températures au minimum pendant la période de différenciation des gonades sont tous mâles à 18 et 19,5 °C (comme à 25 °C), tous femelles à 35 °C (comme à 30 °C).

À mon tour de provoquer Yntema. En conclusion de ma note, je me demande si chez *C. serpentina*, par suite d'un affaiblissement de la fonction testiculaire (observé à basses températures chez le Lézard vert), les canaux de Müller n'ont pas été maintenus chez un certain nombre d'individus (à 20 °C en particulier) (Pieau 1978). Or, Yntema n'a pas étudié la structure des gonades... Il le fera un peu plus tard et montrera qu'à l'éclosion et trois mois après l'éclosion, l'histologie des gonades et l'état des canaux de Müller sont bien corrélés :

- canaux de Müller bien développés, les gonades sont des ovaires ;
- canaux de Müller régressés plus ou moins complètement, les gonades sont des testicules (Yntema 1981).

Par conséquent, si *E. orbicularis* et *C. serpentina* présentent l'une et l'autre une TSD, leurs profils de sex-ratio en fonction de la température sont différents :

- mâles à température basse, femelles à température élevée, une seule température pivot chez *E. orbicularis* ;
- femelles à température basse et à température élevée, mâles à des températures intermédiaires, deux températures pivots chez *C. serpentina*.

Ces profils correspondent respectivement aux « patterns » Ia et II définis par Ewert et Nelson (1991) et Ewert *et al.* (2004). Dans le troisième profil (« pattern » Ib), les tempéra-

tures basses donnent 100 % ou une majorité de femelles, les températures élevées 100 % ou une majorité de mâles.

B. Travaux de Bull et Vogt, la fin du scepticisme

Dans l'ouvrage consacré à la TSD chez les vertébrés (Valenzuela & Lance 2004), Bull déclare que dès 1972 des copies de mes travaux (notes de 1971 et 1972) lui ont été communiquées par un étudiant travaillant comme lui dans le laboratoire dirigé par John Legler, un herpétologiste spécialiste des tortues.

Comme vraisemblablement les autres membres du laboratoire et beaucoup d'autres, Bull pense que le phénomène que j'ai décrit est dû soit à une mortalité différentielle, soit à un artefact de laboratoire. Il est vrai que dans mes publications, je n'ai pas discuté d'une possible mortalité différentielle. J'aurais dû certainement examiner cet aspect si le sujet de ma thèse avait été d'étudier les effets de la température sur la sex-ratio. Il aurait suffi alors de mettre à incuber les œufs à différentes températures, déterminer la sex-ratio à l'éclosion, compter le nombre d'individus éventuellement morts et faire le(s) test(s) adéquat(s), après avoir éliminé les œufs non fécondés. Tel n'était pas mon objectif au début de mes recherches puisqu'il s'agissait d'étudier la morphogenèse de l'appareil urogénital ce qui impliquait de fixer des embryons à différents stades du développement. Comme on l'a vu, ce n'est qu'au cours de cette étude que j'ai suspecté une influence de la température sur la différenciation des gonades.

Concernant l'artefact du laboratoire, je pense que Bull veut dire par là que les résultats des incubations à des températures constantes au laboratoire ne constituent pas une preuve de l'influence de la température dans les conditions naturelles. Problème que j'ai moi-même considéré dès 1972 (Pieau 1972 a,b) et auquel j'ai répondu, au moins en partie, dans les articles suivants (Pieau 1973, 1974 a,b, 1976).

Manifestement, Bull n'a pas eu connaissance de ces articles, car s'il les avait lus, en particulier celui consacré aux incubations dans le sol (Pieau 1974 b), il aurait admis beaucoup plus tôt que ni une mortalité différentielle ni un artefact de laboratoire ne pouvaient expliquer mes résultats.

Mais ces articles étaient écrits en français, dans des revues françaises ...

Bull campe sur ses positions au moins jusqu'en 1976. En effet, il développe alors avec Charnov une théorie sur l'évolution du déterminisme du sexe environnemental dans laquelle, avoue-t-il, les reptiles sont totalement absents (voir Charnov & Bull 1977 et p. 6 in Valenzuela & Lance 2004).

Comme nous l'avons vu, Yntema a publié ses résultats sur *C. serpentina* en cette même année 1976. Sans doute, cette publication a-t-elle ébranlé Bull. Il prend contact avec Richard C. Vogt. Alors que lui-même est un théoricien, Vogt est un naturaliste de terrain. Vogt a repéré plusieurs sites de ponte de tortues dans le Wisconsin. En août 1977, ils y trouvent plusieurs nouveau-nés de « map turtles » (*Graptemys*) et une ponte de « softshell turtle » – *Apalone spinifera* (Lesueur, 1827). L'étude ultérieure montrera que tous les nouveau-nés de « map turtles » sont des femelles alors que la ponte de « softshell turtle » est constituée de mâles et de femelles. Ils compléteront ces observations par des études au laboratoire et d'autres études sur le terrain et publieront en 1979 un article dans *Science* dans lequel ils montreront que quatre espèces d'Emydidae (*Graptemys geographica* [Lesueur, 1817], *G. ouachitensis* Cagle, 1953, *G. pseudogeographica* [Gray, 1831] et *Chrysemys picta* [Schneider, 1783]) pré-

sentent une TSD alors que *Apalone spinifera* présente une GSD (la sex-ratio ne dépend pas de la température d'incubation). La possibilité d'une mortalité différentielle dans la TSD est écartée (Bull & Vogt 1979).

Bull déclare que cet article est celui qui convainc les sceptiques que la TSD est réelle, probablement parce qu'il avait été entrepris pour réfuter le phénomène !

Très honnêtement, il écrit : « *Pieau was right* ».

Je me dois de souligner ici qu'à partir de 1979, Bull a apporté une contribution majeure au développement du sujet « TSD chez les reptiles » et, concernant mes travaux, a toujours été « fair play », citant comme il convient mes publications. Je n'ai jamais eu l'opportunité de le rencontrer dans des congrès, car il refusait de prendre l'avion...

Ainsi, pour que le dogme « GSD chez les reptiles » tombe, il aura fallu attendre 13 ans depuis la publication, unique, de Madeleine Charnier, huit ans depuis ma première publication.

A la question de savoir si l'étude des effets de la température sur la sex-ratio était au départ programmée, je pense avoir montré que la réponse est clairement non en ce qui concerne *T. graeca* et *E. orbicularis*. Madeleine Charnier est morte en 2002. Après enquête, Marc Girondot a pu reconstituer son parcours scientifique (Girondot 2009). Dans l'introduction de sa note (Charnier 1966), elle écrit : « *Nous rapportons ici le résultat de constatations faites au cours du développement embryonnaire du lézard, Agama agama* ». Par conséquent, étudier l'influence de la température sur la sex-ratio n'était pas non plus son objectif. Je ne l'ai jamais rencontrée, mais je me souviens d'avoir parlé sur le campus de Jussieu, à une de ses collègues qui m'avait dit que Madeleine Charnier était toute surprise de l'impact qu'avait sa note dans la communauté scientifique. Sans doute n'avait-elle pas mesuré l'importance de ses observations. Plusieurs auteurs ont avoué qu'ils ignoraient l'existence de sa note, montrant par là que les comptes-rendus de la Société de Biologie aussi leur étaient inconnus. Je me crois autorisé à écrire que la découverte de Madeleine Charnier a été diffusée à travers mes publications.

A partir de 1979, le sujet « TSD chez les reptiles » va exploser. Dès cette année, Yntema et Mrosovsky (1979) publient un rapport préliminaire montrant une influence de la température sur la sex-ratio de *Caretta caretta*. Suivront des recherches sur de nombreuses espèces, dans tous les ordres de reptiles, d'où il ressort que tous les Crocodyliens, une majorité de Chéloniens (dont toutes les tortues marines), plusieurs Sauriens et le Sphénodon présentent une TSD. Divers aspects du phénomène seront étudiés : différents types de réponse [patterns Ia, Ib, II – *Cfr supra*, § IV-A], écologie, dynamique des populations, évolution, implication des stéroïdes sexuels, mécanismes moléculaires... et, plus récemment, effets du réchauffement climatique.

De mon côté, j'ai reçu en 1979 le prix Serres de l'Académie des Sciences pour mes travaux sur l'influence de la température sur la différenciation sexuelle des tortues. Chapeville m'a donné son accord pour que je me remette à temps plein sur le sujet. Une autre histoire va commencer. Constituant progressivement un petit groupe au sein de l'Institut Jacques Monod et nouant des collaborations avec quelques laboratoires extérieurs, je vais pouvoir conduire des recherches sur la TSD (rôle des hormones sexuelles et aspects génétiques en particulier) qui, désormais, s'inscriront dans un contexte, très stimulant, de compétition internationale.

Remerciements – Je tiens à remercier Ivan Ineich, Philippe Geniez et Claude-Pierre Guillaume. Ivan Ineich a accepté, amicalement, d'effectuer une lecture critique de l'article avant que je le propose pour publication dans le bulletin de la SHF. J'ai bénéficié de ses compétences en systématique pour la désignation des espèces et, partageant son souci de clarté et de précision, je me suis efforcé de répondre au mieux à ses questions et remarques, très pertinentes. Philippe Geniez et Claude-Pierre Guillaume ont été des relecteurs très attentifs, relevant une erreur qui m'avait échappée et qui rendait une phrase inintelligible, veillant scrupuleusement à la forme, faisant des suggestions et demandant des informations complémentaires (bibliographiques) susceptibles d'intéresser les futurs lecteurs. Je leur suis très reconnaissant d'avoir ainsi contribué à améliorer et enrichir mon texte. Je dois aussi un grand merci à mon épouse Micheline, qui m'a encouragé à écrire cet article et à ma fille Véronique, qui a tapé mon texte.

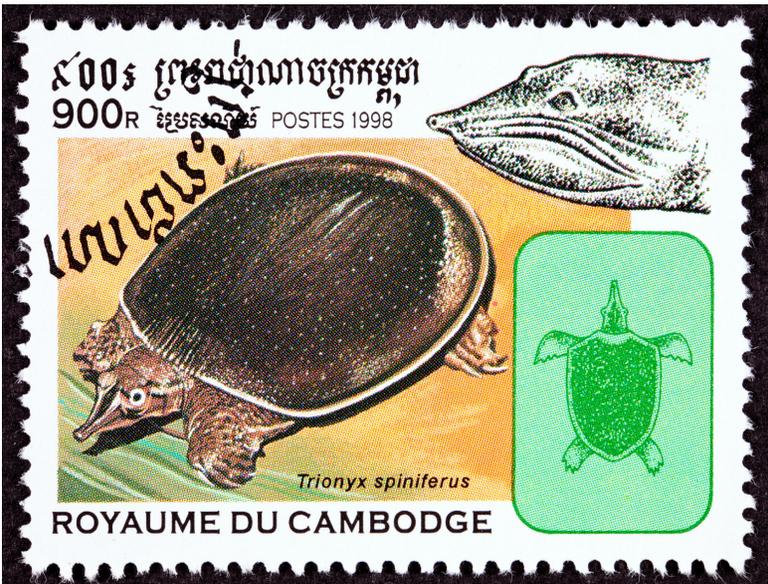
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bull J.J. 1980 – Sex determination in reptiles. *Quart. Rev. Biol.*, 55: 3-21.
- Bull J.J. 1983 – Evolution of Sex Determining Mechanisms. Benjamin & Cummings, Menlo Park, CA. xx + 316 p.
- Bull J.J. 2004 – Perspective on sex determination. Past and Future. In Valenzuela N. & Lance V.A. (eds), Temperature-Dependent Sex Determination in Vertebrates, pp. 5-8. Smithsonian Books, Washington.
- Bull J.J. & Vogt R.C. 1979 – Temperature-Dependent Sex Determination in turtles. *Science*, 206: 1186-1188.
- Chardard D., Penrad – Mobayed M., Chesnel A., Pieau C. & Dournon C. 2004 – Thermal sex reversals in amphibians. In Valenzuela N. & Lance V.A. (eds), Temperature-Dependent Sex Determination in Vertebrates, pp. 59-67. Smithsonian Books, Washington.
- Charnier M. 1966 – Action de la température sur la sex-ratio chez l'embryon d'*Agama agama* (Agamidae, Lacertilien). *C.R. Soc. Biol.*, 160: 620-622.
- Charnov E.L. & Bull J.J. 1977 – When is sex environmentally determined? *Nature*, 266: 828-830.
- Ewert M.A. & Nelson C.E. 1991 – Sex determination in turtles: diverse patterns and some possible adaptive values. *Copeia* 1991: 50-69.
- Ewert M.A., Etchberger C.R. & Nelson C.E. 2004 – Turtle sex-determining modes and TSD patterns, and some TSD pattern correlates. In Valenzuela N. & Lance V.A. (eds), Temperature-Dependent Sex Determination in Vertebrates, pp. 21-32. Smithsonian Books, Washington.
- Georges A., Limpus C. & Stoutjesdijk R. 1994 – Hatchling sex in the marine turtle *Caretta caretta* is determined by proportion of development at a temperature, not daily duration of exposure. *J. Exp. Zool.*, 270: 432-444.
- Girondot M. 2009 – Madeleine Charnier (1919-2002), pionnière des recherches sur la TSD. In Gouyon P.H. (éd.), Aux origines de la sexualité, p. 240. Fayard, Paris.
- Lutz H., Departout M. & Pieau C. 1962 – Développement des différentes régions isolées du blastoderme non incubé de l'œuf de cane. *C. R. Soc. Biol.*, 156: 1637-1640.
- Lutz H., Departout M., Hubert J. & Pieau C. 1963 – Contribution à l'étude de la potentialité du blastoderme non incubé chez les oiseaux. *Dev. Biol.*, 6: 23-44.
- Oudjani D. 2013 – Le déterminisme du sexe chez les Reptiles non-aviens. *Situla*, 24: 22-39.
- Pieau C. 1969 – Sur une anomalie des conduits génitaux observée chez des embryons de Tortue grecque (*Testudo graeca* L.) traités par le benzoate d'œstradiol. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 268(D): 364-367.
- Pieau C. 1970 – Effets de l'œstradiol sur l'appareil génital de l'embryon de tortue mauresque (*Testudo graeca* L.). *Arch. Anat. Microsc. Morph. Exp.*, 59: 295-318.
- Pieau C. 1971 – Sur la proportion sexuelle chez les embryons de deux chéloniens (*Testudo graeca* L. et *Emys orbicularis* L.) issus d'œufs incubés artificiellement. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 272(D): 3071-3074.
- Pieau C. 1972a – Effets de la température sur le développement des glandes génitales chez les embryons de deux chéloniens, *Emys orbicularis* L. et *Testudo graeca* L. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 274(D): 719-722.

- Pieau C. 1972b – Incubation artificielle des œufs de Chéloniens. Effets de la température sur le sexe gonadique des embryons. *Symbioses*, 4: 253-257.
- Pieau C. 1973 – Nouvelles données expérimentales concernant les effets de la température sur la différenciation sexuelle chez les embryons de Chéloniens. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 277(D): 2789-2792.
- Pieau C. 1974a – Différenciation du sexe en fonction de la température chez les embryons d'*Emys orbicularis* L. (Chélonien) ; effets des hormones sexuelles. *Ann. Embryol. Morphog.*, 7: 365-394.
- Pieau C. 1974b – Sur la différenciation sexuelle chez des embryons d'*Emys orbicularis* L. (Chélonien) issus d'œufs incubés dans le sol au cours de l'été 1973. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 99: 363-376.
- Pieau C. 1975 – Effets des variations thermiques sur la différenciation du sexe chez les vertébrés. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 100: 67-76.
- Pieau C. 1976 – Données récentes sur la différenciation sexuelle en fonction de la température chez les embryons d'*Emys orbicularis* L. (Chélonien). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 101(suppl. n°4 « Différenciation sexuelle »): 46-53.
- Pieau C. 1978 – Effets de températures d'incubation basses et élevées sur la différenciation sexuelle chez des embryons d'*Emys orbicularis* L. (Chélonien). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 286(D): 121-124.
- Pieau C. 1982 – Modalities of the action of temperature on sexual differentiation in field-developing embryos of the European pond turtle *Emys orbicularis* (Emydidae). *J. Exp. Zool.*, 220: 353-360.
- Pieau C. 1996 – Le point sur le déterminisme du sexe en fonction de la température chez les reptiles. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 77: 11-21.
- Pieau C. 1998 – Temperature-Dependent Sex Determination in *Emys orbicularis*: laboratory and field studies. In Fritz U., Joger U., Podloucky R. & Servan J. (eds), Proceedings of the EMYS Symposium Dresden 96. *Mertensiella*, 10: 199-207.
- Pieau C. & Dorizzi M. 1981 – Determination of temperature sensitive stages for sexual differentiation of the gonads in embryos of the turtle, *Emys orbicularis*. *J. Morphol.*, 170: 373-382.
- Pieau C., Gasc J.-P. & Renous S. 2000 – Albert-Henri Raynaud (1914-1999). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 125: 3-5.
- Raynaud A. & Pieau C. 1964 – Les canaux de Wolff de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 258: 4850-4853.
- Raynaud A. & Pieau C. 1972 – Effets de diverses températures d'incubation sur le développement somatique et sexuel des embryons de Léopard vert (*Lacerta viridis* Laur.). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 275(D): 2259-2262.
- Raynaud A. & Pieau C. 1985 – Embryonic development of the genital system. In Gans C. & Billett F. (eds), *Biology of the Reptilia*, vol. 15, Development B, pp. 149-300. Wiley, New York, Chichester, Brisbane.
- Raynaud J., Raynaud A. & Pieau C. 1963 – Sur les différences sexuelles dans la structure des reins des jeunes Orvets (*Anguis fragilis* L.). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 257: 3231-3234.
- Raynaud J., Pieau C. & Raynaud A. 1964 – L'état d'activité des glandes endocrines des jeunes Orvets (*Anguis fragilis* L.). *Ann. Endocrinol.*, 25(suppl.): 113-118.
- Renous S., Gasc J.P. & Pieau C. 2000 – *In memoriam* : Albert-Henri Raynaud (1914-1999). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 93: 45-47.
- Risley P.L. 1933 – Contributions on the development of the reproductive system in the musk turtle, *Sternotherus odoratus* (Latreille). II. Gonadogenesis and sex differentiation. *Zeitschr. Zellforsch. Mikr. Anat.*, 18: 493-543.
- Rollinat R. 1946 – La Vie des reptiles de la France centrale. 3^e édit. Delagrave, Paris.
- Stolkowski J. 1970 – Le déterminisme ionique de la formation du sexe, étudié chez un batracien anoure *Discoglossus pictus* (Othth.) et dans le règne animal. *Biol. Méd.*, Paris, 59: 289-405.
- Stolkowski J. & Bellec A.M. 1960 – Influence du rapport K/Ca du milieu sur la distribution des sexes chez les têtards de *Discoglossus pictus* (Othth.) élevés en solution de Ringer. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 251: 1669-1671.

- Valenzuela N. & Lance V.A. 2004 – Temperature-Dependent Sex Determination in Vertebrates, Smithsonian Books, Washington.
- Vogt R.C., Bull J.J., Mc Coy C.J. & Houseal T.W. 1982 – Incubation temperature influences sex determination in kinosternid turtles. *Copeia*, 1982: 480-482.
- Witschi E. 1914 – Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana temporaria*. *Arch. Mikr. Anat. Entw.*, 85: 9-113.
- Witschi E. 1929 – Studies on sex differentiation and sex determination in amphibians. II. Sex reversal in female tadpoles of *Rana sylvatica* following the application of high temperature. *J. Exp. Zool.*, 52: 267 – 291.
- Yntema C.L. 1968 – A series of stages in the embryonic development of *Chelydra serpentina*. *J. Morphol.*, 125: 219-251.
- Yntema C.L. 1976 – Effects of incubation temperature on sexual differentiation in the turtle, *Chelydra serpentina*. *J. Morphol.*, 150: 453-462.
- Yntema C.L. 1981 – Characteristics of gonads and oviducts in hatchlings and young of *Chelydra serpentina* resulting from three incubation temperatures. *J. Morphol.*, 167: 297-304.
- Yntema C.L. & Mrosovsky N. 1979 – Incubation temperature and sex-ratio in hatching loggerhead turtles : A preliminary report. *Marine Turtle Newsl.*, 11: 9-10.

Manuscrit accepté le 3 mars 2014



La Tortue-molle à épines, *Apalone spinifera* (Lesueur, 1827) [ex *Trionyx spiniferus* Lesueur, 1827] sur un timbre cambodgien. Mais l'espèce ne vit qu'en Amérique du Nord (Canada, États-Unis, Mexique) ! Chez cette espèce, la sex-ratio ne dépend pas de la température d'incubation. Photo : Qingwa.

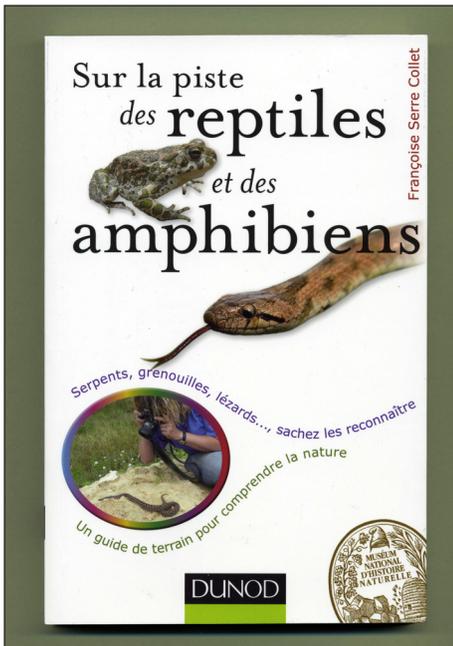
Spiny softshell turtle, *Apalone spinifera* (Lesueur, 1827) [ex *Trionyx spiniferus* Lesueur, 1827] on a Cambodian stamp. But this species only lives in North America (Canada, United-States, Mexico)! In this species, sex-ratio is not dependent on incubation temperature. Picture: Qingwa.



Tortue mauresque du Maghreb, *Testudo graeca graeca* Linnaeus, 1758, spécimen juvénile. Deux kilomètres est-sud-est de Ras El-Ma, nord-est du Maroc, province de Nador. Photo : Philippe Geniez / EPHE-BEV, CEFE (mai 2012).
Mediterranean Spur-thighed Tortoise, *Testudo graeca graeca* Linnaeus, 1758, juvenile specimen. Two kilometres East-Southeast of Ras El-Ma, North-east of Morocco, province of Nador. Picture: Philippe Geniez / EPHE-BEV, CEFE (May 2012).

- Analyses d'ouvrages -

Sur la piste des reptiles et des amphibiens, par Françoise Serre-Collet, 2013. Éditions Dunod, Paris. Collection « L'amateur de nature », en partenariat avec le Muséum National d'Histoire Naturelle, 208 pages, plus de 400 illustrations, ISBN 978-2-10-059384-2. Prix : 15,90 €



Un nouveau livre sur les Amphibiens et les Reptiles de France. Un de plus, penserez-vous. Certes, le sujet n'est plus tout-à-fait nouveau, mais celui-ci est très original à bien des égards.

Il s'articule en quatre parties :

- Des généralités : « qu'est-ce qu'un Reptile ? qu'est-ce qu'un Amphibien ? ».

- Où, quand, comment les observer ? Leur biologie : alimentation, reproduction, comportement. Les menaces qui pèsent sur ces animaux et les moyens de conservation.

- Un chapitre sur la détermination des espèces suivi d'un chapitre « Ne pas confondre » : comparaison judicieusement illustrée point par point pour les espèces qui se ressemblent.

- Des monographies d'une page pour chacune des espèces, avec photo, description, biologie, où et quand l'observer. Les légendes, rumeurs et idées reçues, et leur protection.

Un carnet pratique : des références d'ouvrages, et des adresses d'associations.

Les spécialistes de chaque groupe ou espèce ont été consultés, ce qui fait que la valeur scientifique de ce livre est incontestable. Écrit dans un langage simple (tous les termes scientifiques sont immédiatement expliqués), il s'adresse à tous les publics. Il est très richement illustré de dessins et de plus de 400 photos, principalement de l'auteur, avec flèches et légendes attirant l'attention sur ce qu'il faut voir. Tout cela en fait un excellent outil pédagogique de bonne vulgarisation qui satisfera petits et grands. De plus, son format de 14 × 21 cm permet de l'emporter dans la poche et de l'utiliser comme guide sur le terrain.

Jamais un livre n'avait réuni autant d'informations sur les Amphibiens et les Reptiles, en les mettant à la portée de tous, aussi abondamment illustré, dans un format aussi petit, et pour un prix aussi modique, ce qui fait toute son originalité.

L'auteur, Françoise Serre Collet, bien connue à la Société Herpétologique de France pour son enthousiasme, son dynamisme et son dévouement, après avoir animé avec passion

pendant de longues années le « Club Junior » de notre société, est actuellement chargée de la médiation scientifique en Herpétologie au Muséum National d'Histoire Naturelle.

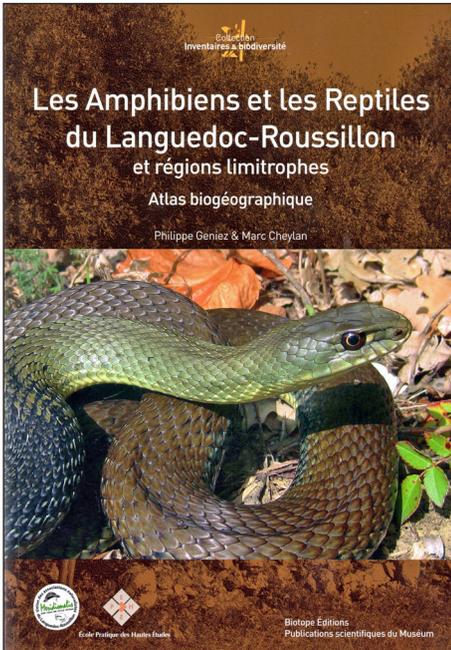
Bernard LE GARFF
Ex-Président de la SHF
Enseignant-Chercheur (à la retraite)
Biodiversité et gestion des territoires.
Université de Rennes 1



Couleuvre à collier ibérique, *Natrix natrix astreptophora* (Seoane, 1884), mâle adulte de 89,5 cm de longueur. Sortie est de Nohèdes (Pyrénées-Orientales). Photo : Philippe Geniez / EPHE-BEV, CEFE (13 mai 2001).

Iberian grass snake, Natrix natrix astreptophora (Seoane, 1884), adult male of 89.5 cm in total length. Western edge of the city of Nohèdes (French department of "Pyrénées-Orientales"). Picture: Philippe Geniez / EPHE-BEV, CEFE (May 13th 2001).

Les Amphibiens et les Reptiles du Languedoc-Roussillon et régions limitrophes. Atlas biogéographique. Philippe Geniez & Marc Cheylan. Collection « Inventaires et biodiversité », Biotope Editions – Publications scientifiques du Muséum / Méridionalis – École Pratique des Hautes Études. Mèze / Paris, 2012. 448 pages. Prix : 35 €



Cet ouvrage constitue une actualisation de l'*Atlas de distribution des Reptiles et Amphibiens du Languedoc-Roussillon* – 1^e édition, écrit et coordonné par les mêmes auteurs quelques vingt années plus tôt (Geniez & Cheylan 1987). Le terme d'« actualisation » apparaît cependant fort réducteur et très en deçà de la réalité, tellement le travail réalisé entre-temps est énorme et son résultat éditorial peu comparable avec celui de l'atlas initial.

Après une préface de Rémi Destre, président de l'association *Méridionalis*, les co-auteurs de différents textes sont présentés de même que les structures impliquées dans la réalisation de l'ouvrage. Vient ensuite un avant-propos signé par Didier Kruger, directeur de la DREAL du Languedoc-Roussillon, auquel succèdent la présentation des partenaires scientifiques et une série de remerciements. La très longue liste des 1 893 observa-

teurs est ensuite intégralement exposée sur sept pages au sein desquelles se distinguent en gras les noms de ceux qui ont fourni 100 données ou plus. On pourrait discuter de la nécessité de leur attribuer ainsi ce qui ressemble un peu à une médaille du mérite herpétologique, mais passons (si l'herpétologie non-avienne pouvait ne pas être contaminée par cette pathologie des listes et scores en tous genres jusque-là endémique de l'herpétologie avienne...) Une introduction *sensu stricto*, signée des auteurs, clôt enfin cette série de rubriques introductives en fournissant quelques chiffres très parlants, qui permettent de mieux mesurer le progrès accompli depuis la première édition : nombre d'observations multiplié par 10 (5 803 à 60 275), nombre d'espèces fortement revu à la hausse (39 à 49 sans compter les tortues marines) et nombre d'observateurs passé de 107 à 1 893 !

Une place importante est préalablement accordée dans le premier chapitre (« Méthodes, généralités ») à la façon dont les données ont été recueillies et exploitées. Leur origine et la période couverte (jusqu'à fin 2007), de même que leur processus de validation et d'informatisation y sont clairement décrits, tout comme leur mode de restitution cartographique (base de données et Système d'Information Géographique). Ce volet méthodologique est clôturé par un argumentaire précis des options systématiques et taxinomiques adoptées par l'ouvrage. On constate que l'emprise spatiale de cet atlas se révèle à peu près identique à celle de l'édition précédente, à savoir la région Languedoc-Roussillon au sens administratif (soit cinq

départements inclus à divers degrés dans le biome méditerranéen) à laquelle s'ajoutent intégralement certains départements limitrophes des régions voisines (Tarn et Aveyron en Midi-Pyrénées, Ardèche en Rhône-Alpes) et une partie de nombreux autres départements. On note simplement, par rapport à la première édition, une extension nord-est (ajout de trois lignes de cartes IGN 1 : 50 000 dans les secteurs nord-Lozère et nord-Ardèche). Cette emprise élargie constitue évidemment une singularité notable dans le paysage de nos atlas régionaux, que les auteurs justifient en invoquant « des raisons de cohérence biogéographique » qui ne nous apparaissent pas limpides : en quoi le fait d'étendre la part du biome atlantique (entre autres) par rapport à celle du biome méditerranéen constitue-t'il un acte de cohérence biogéographique ? Ce qui est certain en revanche, c'est que cela offre une intéressante *contextualisation* biogéographique qui, bien que fatalement partielle, n'en est pas moins très appréciable et constitue un des points forts de l'ouvrage. La cohérence, elle, réside plutôt dans la constance spatiale ainsi assurée depuis l'édition précédente. Notons enfin, toujours au registre cartographique, le choix d'une maille unitaire qui semblera à beaucoup désuète du fait d'une généralisation actuelle de l'usage du maillage UTM 10 km × 10 km, mais qui présente le double avantage de permettre des comparaisons avec l'édition précédente et d'autoriser un « zoom » depuis l'atlas national (Lescure & De Massary 2012), à savoir le huitième de carte IGN 1 : 50 000 (carroyage en grades référés au méridien de Paris). Nous verrons cependant plus loin que les monographies d'espèces proposent aussi de splendides cartes avec observations pointées !

Vient ensuite une « Présentation de la région », étonnamment dépourvue d'une carte de ce qu'elle entend présenter, qui liste et décrit les principales entités géographiques de la région (Massif central, littoral méditerranéen, Pyrénées...) selon une logique peu évidente puisque on y trouve aussi « La garrigue », qui est plutôt un type de milieu naturel intéressant plusieurs des entités sus-mentionnées, sous climat méditerranéen. Garrigue qu'on retrouve d'ailleurs explicitement classée comme telle dans le sous-chapitre suivant, consacré aux « Principaux milieux fréquentés par les amphibiens et les reptiles », dont on peut regretter la brièveté (deux pages) et la frugalité iconographique. Les mares seules y font l'objet d'un traitement incroyablement détaillé (pp. 35-45), parfaitement justifié par leur rôle central vis-à-vis de la batrachofaune et dont on serait bien mal inspiré de remettre en cause l'intérêt, mais qui rend d'autant plus frustrant le traitement extrêmement succinct des autres milieux.

Après quoi les résultats de l'enquête (nombre de données, répartition temporelle des observations...) sont exposés de façon très précise, cartes et graphiques à l'appui, avec notamment d'intéressants exposés concernant la qualité de l'information ou la répartition de la richesse en espèces. Ce chapitre « Méthodes, généralités » s'achève par une présentation biogéographique et systématique de l'herpétofaune du Languedoc-Roussillon et régions limitrophes (48 espèces, tortues marines et espèces introduites comprises), où sont distingués -à raison- les taxons autochtones, les taxons allochtones acclimatés (preuve de reproduction) et les taxons allochtones non acclimatés (absence de preuve de reproduction).

Le second chapitre (« Présentation des espèces »), presque exclusivement consacré aux monographies d'espèces et qui constitue donc véritablement le cœur de l'ouvrage, ne peut que combler tous les herpétologistes tellement il regorge d'informations détaillées et originales, qui plus est illustrées par des documents photographiques de qualité. Il n'est évidemment pas question de passer ici en revue chaque monographie et nous nous contenterons donc de lister et commenter les paragraphes qui les composent :

• « Identification » : habilement réduit à l'essentiel, ce paragraphe fusionne parfois avec le suivant et devient alors « Identification et variation géographique » (monographies des grenouilles du genre *Pelophylax*).

• « Systématique et variation géographique » : parfois fusionné avec le précédent (*cf. supra*), ce paragraphe fournit des informations précieuses sur les particularités systématiques du peuplement herpéto- et batrachofaunistique local, à la lumière des dernières investigations phylogénétiques. Fait ô combien appréciable, les variations intra-spécifiques (et même intra-subspécifiques) observables dans la dition y sont illustrées par des clichés de terrain réalisés en son sein, autrement dit : dont la pertinence documentaire est maximale. De plus, la présence de cartes figurant avec précision la distribution connue des dites variations accroît encore fortement l'intérêt de ce paragraphe.

• « Écologie et biologie » : les habitats, la phénologie, la reproduction et les méthodes d'observation de l'espèce concernée y sont décrits, en privilégiant évidemment les données issues de l'enquête. Un graphique de la distribution mensuelle des observations étaye le propos phénologique, mais on peut par contre déplorer l'absence de photographies d'habitats.

• « Répartition » : ce paragraphe-clé décrit la répartition « régionale » de l'espèce avec force détails et débute souvent par un passionnant historique critique de sa connaissance scientifique en Languedoc-Roussillon et régions limitrophes. Saluons ici le travail de recherche bibliographique accompli par les auteurs, qui permet l'accès à des données anciennes généralement oubliées... ou inconnues. En outre, les signalements douteux, qu'ils soient d'origine bibliographique ou non (Couleuvre de Montpellier hors zone méditerranéenne par ex.), sont discutés de façon très argumentée. Une excellente carte pleine page, dont le relief particulièrement lisible doit beaucoup à une option graphique originale (altitude figurée par tranches d'ampleur inégale et croissante) illustre cette répartition au moyen de données pointées et non pas à la maille, y compris les signalements douteux précédemment évoqués auxquels sont attribués un symbole tout à fait explicite (« ? »). Une carte maillée (huitième de carte IGN 1 : 50 000, donc) de dimensions réduites, lui fait face sur la page opposée et la complète utilement. Enfin, un graphique de la distribution altitudinale de l'espèce, placé en cartouche supérieur de chaque carte pleine page, parachève le tout. Dans certains cas justifiés, on trouve même deux graphiques illustrant de façon distincte la répartition altitudinale dans les Pyrénées et le Massif central (Lézard agile par ex., monticole dans la dition et dont deux sous-espèces occupent respectivement les massifs sus-cités).

• « Vulnérabilité » : les menaces pesant sur chaque espèce et les actions conservatoires en cours ou souhaitables sont ici exposées. Cet aspect est cependant plus amplement développé en fin d'ouvrage (voir plus loin), la vulnérabilité des différentes espèces traitées étant souvent imputable aux mêmes facteurs.

Enfin, cinq pages sont consacrées aux « Espèces introduites mais non acclimatées » (11 espèces observées, allant de la Tortue d'Hermann à l'Iguane commun !), puis trois pages aux « Espèces incertaines ou citées à tort de la région » (très utile piqûre de rappel intéressant des mentions douteuses, mal argumentées et non documentées, parfois encore relayées de nos jours : Vipère de Lataste dans les Pyrénées-Orientales, etc.)

Le troisième chapitre (« Analyse et synthèse ») livre d'abord une liste d'observations relatives à l'alimentation, à la prédation et aux colorations aberrantes. On y trouve une foule de cas concrets prouvant à quel point la variabilité du vivant, tant morphologique qu'éthologique, est une réalité trop souvent négligée par les ouvrages naturalistes, qui ont tendance à

occulter l'aspect statistique et non-absolu des données qu'ils fournissent dans les domaines cités plus haut. Une belle leçon de réalisme, donc. Vient ensuite un sous-chapitre consacré aux morsures de serpents venimeux indigènes (32 cas imputables aux vipères recensés chez l'Homme pendant l'enquête) qui a le grand mérite d'exposer avec une totale objectivité, en s'appuyant sur des cas concrets, un fait souvent sous-estimé par les herpétologistes qui n'ont jamais subi d'envenimation vipérine sérieuse : leur réelle dangerosité potentielle.

Puis sont abordés les facteurs de mortalité directe des amphibiens et des reptiles, où les infrastructures routières tiennent la vedette, avant que ne soient explorés les très nombreux autres facteurs qui menacent ces animaux, tous liés à l'expansion de notre propre espèce (espèces introduites dont pathogènes, réchauffement climatique, anthropisation des milieux...) L'occasion, aussi, de délivrer des préconisations conservatoires concrètes, dont certaines peuvent être appliquées par tous, à toutes les échelles (ex. : « Une action concrète de sauvegarde des amphibiens : l'élimination des poissons rouges dans les mares »). Achevé par une proposition de Liste Rouge régionale, ce volet conservatoire plutôt complet dresse objectivement, chiffres à l'appui, le bilan d'une situation inquiétante, sans jamais verser dans le pessimisme ou l'alarmisme gratuit. Un bilan et une conclusion, qui pointent les lacunes de l'enquête et désignent les objectifs futurs, achèvent ce chapitre d'« Analyse et synthèse ».

On trouve en fin d'ouvrage diverses annexes bienvenues, un glossaire plutôt utile et une florissante liste de références bibliographiques (pp. 436-446) suivie par un index des espèces traitées.

Plus qu'un atlas biogéographique, ce travail constitue en réalité une monumentale faune herpétologique et batrachologique du Languedoc-Roussillon et départements limitrophes. Il synthétise et analyse une colossale somme de données rigoureusement validées, souvent originales et richement illustrées par des photographies de terrain qui, insistons sur cet important aspect documentaire, ont en grande majorité été réalisées au sein de sa dition. Sobre et agréable, la maquette opère un plaisant équilibre entre le texte et les illustrations si bien que les pages (parsemées de quelques « coquillettes » : « Néouville » au lieu de « Néouvielle » p. 322 par ex.) paraissent relativement aérées malgré la densité de l'information. Les bibliophiles regretteront peut-être une fabrication qu'ils jugeront un peu trop légère (dos collé) mais enfin... vous l'aurez compris, l'ouvrage est à recommander sans retenue à quiconque veut disposer d'une référence solide sur l'herpétofaune et la batrachofaune du Midi méditerranéen à l'ouest du Rhône. Parfaitement incontournable.

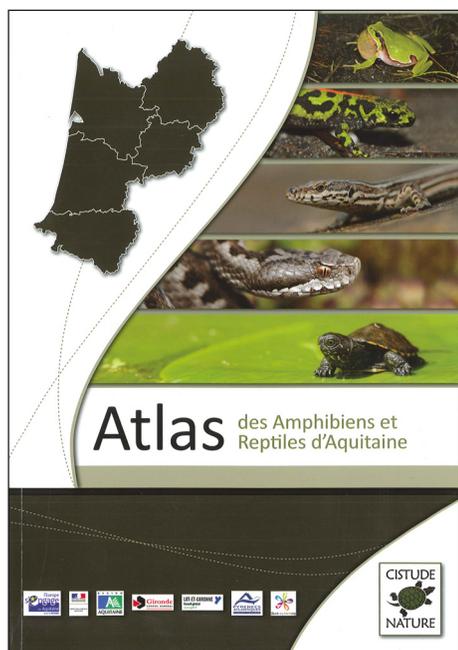
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Geniez P. & Cheylan M. (coords.) 1987 – Atlas de distribution des Reptiles et Amphibiens du Languedoc-Roussillon. 1^{ère} édition. Laboratoire de Biogéographie et Écologie des Vertébrés – Groupe de Recherche et d'Information sur les Vertébrés, Montpellier. 115 p.

Lescure J. & De Massary J.-C. (coords.) 2012 – Atlas des Amphibiens et Reptiles de France. Biotope, Méze ; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (collection Inventaires & biodiversité). 272 p.

*Gilles Pottier
Nature Midi-Pyrénées
Comité local des Hautes-Pyrénées
20 rue des Thermes
65200 Bagnères de Bigorre*

Atlas des Amphibiens et Reptiles d'Aquitaine. Matthieu Berroneau. Editions Cistude Nature, Le Haillan, 2014. 256 pages. Prix : adhésion à Cistude Nature + 10 € par ouvrage supplémentaire.



Cet atlas herpétologique est une grande première puisque pionnier du genre pour l'Aquitaine, une région de France longtemps restée très sous-prospectée. Le moins que l'on puisse dire, c'est que le retard a été rattrapé de brillante façon et même magnifiquement dépassé, si tant est que l'expression ait un sens.

Les traditionnels et légitimes remerciements sont suivis par une présentation de l'association Cistude Nature, qui avait réalisé quatre ans plus tôt un excellent « Guide des Amphibiens et Reptiles d'Aquitaine » ayant certainement contribué à la qualité de l'enquête sur laquelle repose l'ouvrage analysé ici. Viennent ensuite trois préfaces signées par Alain Rousset (président du Conseil Régional d'Aquitaine), Michel Delpuech (préfet de région) et Jacques Castanet, président de la Société Herpétologique de France, lequel souligne à juste titre la valeur du travail accompli.

Après quoi une brève introduction expose les motivations et les objectifs du projet.

Le premier chapitre (« La région Aquitaine, espèces et biogéographie ») brosse d'abord, en s'appuyant sur de nombreuses cartes très bien choisies, un portrait prioritairement climatologique de la dition, laquelle correspond exactement à la région administrative sus-nommée. « Prioritairement climatologique » car le relief, bien que régissant largement le climat, est curieusement traité de façon très lapidaire. On est d'ailleurs étonné de ne pas trouver ici une carte topographique de l'Aquitaine qui, en figurant et nommant *a minima* les cinq départements de la région (mais aussi les reliefs, principales agglomérations et cours d'eau, etc.) aurait fourni d'utiles repères au lecteur allochtone. Cette lacune est en partie compensée par l'exposé des « principaux ensembles paysagers de la région Aquitaine », très agréablement illustré mais dont les cartes resteront donc partiellement muettes pour le non-aquitain. Un descriptif des « cortèges d'espèces liés aux paysages » lui fait naturellement suite, qui fournit de très intéressants éléments biogéographiques et des données historiques passionnantes sur, notamment, l'effarante régression des zones humides dans les Landes de Gascogne. La découverte, photos d'habitats à l'appui, des « principales zones d'intérêt pour l'herpétofaune de la région Aquitaine », bien plus nombreuses et variées qu'on aurait pu l'imaginer, clôture en beauté ce premier chapitre qui a probablement pour principal mérite de violemment

contrarier la perception *a priori* plane, pauvre et homogène que peut avoir le public mal informé de cette partie-là du Sud-Ouest.

Une « Liste taxinomique de l'herpétofaune d'Aquitaine » établie sur la base de références récentes ouvre en quelque sorte le second chapitre, consacré aux monographies d'espèces. Vingt-deux espèces d'amphibiens et 25 espèces de reptiles (dont quatre tortues marines) font ici l'objet de textes remarquablement détaillés et admirablement illustrés par des photographies d'une qualité peu commune (tant technique qu'esthétique), majoritairement réalisées au sein de la dition et d'un grand intérêt documentaire. Exprimons tout de même une petite retenue concernant le fait qu'on trouve ici mêlées des espèces autochtones et des espèces allochtones dont la reproduction en Aquitaine est avérée (Trachémyde écrite par ex.) ou non avérée (Chélydre serpentine par ex.) : il y a tout de même une importante différence de statut entre les deux dernières catégories, qui aurait dû faire traiter le cas *Chelydra serpentina* (par ex.) au chapitre « Espèces dont la présence est accidentelle », aussi modérément anecdotique soit le nombre d'observations de l'espèce en Gironde (en insistant sur la *probabilité* d'une reproduction). En fait, il aurait tout simplement été préférable de distinguer deux statuts : espèces reproductrices (autochtones et allochtones devenues autochtones) et espèces non-reproductrices, car c'est bien le caractère reproducteur qui importe en tant que signature d'une effective naturalisation et de tout ce qu'elle implique.

Les cartes de répartition, qui traduisent agréablement le relief de la dition (pourquoi donc ne pas avoir utilisé ce fond là pour une présentation générale de la région au premier chapitre ?) et sont accompagnées de graphiques figurant les distributions altitudinale et temporelle des observations, restituent les données obtenues au moyen de mailles 10 km × 10 km (Lambert 93) en distinguant trois périodes : postérieure au 1^{er} janvier 2003 (grande majorité des données), du 1^{er} janvier 1990 au 31 décembre 2002 et du 1^{er} janvier 1950 au 1^{er} janvier 1990 (plutôt 31 décembre 1989 compte-tenu du principe adopté pour la période postérieure). La période couverte excède donc au final le demi-siècle, même si, comme indiqué précédemment, la quasi-totalité des données a été recueillie après le 1^{er} janvier 2003. C'est de toutes façons durant ces dernières années qu'ont été accomplis les immenses progrès (pour ne pas dire « révolutions ») qui font que cet atlas matérialise une étape historique majeure de l'herpétologie aquitannique : redécouverte du Sonneur à ventre jaune en Gironde (Berroneau *et al.* 2010), premières mentions contemporaines du Pélobate cultripède dans les Landes (Hourcq 2011), spectaculaire mise à jour de la faune herpétologique du Lot-et-Garonne incluant entre autres la première mention du Pélobate cultripède dans ce département (Berroneau 2012), découverte de la Grenouille des Pyrénées sur le versant atlantique des Pyrénées (très au-delà de la limite orientale précédemment admise en France, qui plus est) (Duchateau *et al.* 2012), formidable extension de l'aire de répartition connue de *Podarcis liolepis sebastiani* en France et redécouverte du même en vallée d'Aspe (Berroneau *et al.* 2013)... pour ne mentionner que les acquis les plus remarquables (on pourrait aussi parler du Lézard ocellé, de la Rainette ibérique, de la Grenouille rousse dans les Landes...). Car toutes les espèces et toutes les zones (ou presque) ont fait l'objet d'une pression d'observation importante, si bien que les connaissances ont énormément progressé pour l'ensemble de l'herpétofaune et de la batrachofaune régionales. Il n'y a guère qu'un innommable scincidé, dont il n'existe encore aucune preuve matérielle d'indigénat contemporain en Aquitaine, qui soit habilement parvenu à passer entre les mailles de l'enquête.

Soulignons que certaines monographies bénéficient fort à propos de cartes additionnelles visant par exemple à préciser des répartitions locales (en indiquant même des localités de présence potentielle à prospector : Lézard ocellé en Dordogne et Lot-et-Garonne) ou à décrire des situations intra-génériques ou intra-spécifiques plus ou moins complexes (Rainettes arboricole / ibérique / méridionale, Vipère aspic). À ce dernier sujet, concernant la monographie de la Vipère aspic *Vipera aspis*, on peut toutefois regretter l'usage entremêlé des termes « morphe » et « sous-espèce » (absents du glossaire, de même que « forme »), d'autant que la carte de la « Répartition et intensité des deux morphes de Vipère aspic en Aquitaine » (p. 156) tend à faire opérer un amalgame entre les deux alors que le premier terme ne désigne qu'un attribut (non nécessairement diagnostique) du second : sur ce document en effet, les morphes observés sont dangereusement associés aux noms de deux sous-espèces : *V. a. aspis* et *V. a. zinnikeri* (cf. barregraphe coloré en légende). Martelons donc que *V. a. aspis* et *V. a. zinnikeri* sont, en l'état actuel des connaissances, deux sous-espèces génotypiques valides correspondant à deux lignées évolutives différentes (Ursenbacher *et al.* 2006) et que les morphes classiquement associés à l'une et l'autre (motif dorsal étroit et motif dorsal large, entre autres et pour faire bref) ne sont, par contre, que des caractères phénotypiques n'ayant pas toujours valeur diagnostique du point de vue phylogénétique. En effet, ces deux lignées sont chacune sujettes à d'importantes variations géographiques et il existe des populations de *V. a. aspis* à morphe non-orthodoxe (exemple de feu *V. a. atra* du versant nord des Alpes, taxon purement morphologique enterré par les investigations ADN) comme il en existe chez *V. a. zinnikeri* (sur le versant espagnol des Pyrénées, identifiées à tort comme *V. a. aspis* dans le passé sur la base de critères morphologiques : motif dorsal étroit etc.) Ce qui, dans le cas de l'Aquitaine, explique la coloration orangée (et non pas rouge) de la zone correspondant *grosso modo* au Pays Basque sur la carte : cette coloration intermédiaire ne signifie pas l'existence d'un flux génique entre les deux sous-espèces à cet endroit-là (on est en plein dans l'aire de *V. a. zinnikeri*, c'est à dire dans le rouge au sens phylogénétique), mais exprime simplement le caractère méridional (tendance vers un motif dorsal étroit) des *V. a. zinnikeri* peuplant ce secteur très perméable aux remontées ibériques en tous genres. Une remarque à rallonge qui méritait d'être formulée pour pouvoir apprécier à sa juste valeur et sans danger la carte en question, qui illustre de fort jolie façon une situation dont Duguy & Saint Girons (1969) ont esquissé la description il y a bientôt un demi-siècle (en noir et blanc, avec des camemberts).

S'ensuivent une série de chapitres proposant diverses restitutions cartographiques des résultats (« Cartes communales » et « Cartes de localisations précises ») et figurant l'« Évolution des cartes de répartition depuis le lancement de l'atlas ». Ce dernier permet de prendre toute la mesure du chantier pharaonique qui a été mené à bien.

Un chapitre consacré aux « Espèces dont la présence est accidentelle et erreurs de signalement », qu'il aurait peut-être mieux valu placer après les monographies et qui, donc, aurait dû selon nous accueillir toutes les espèces au statut reproducteur non avéré (voir plus haut), succède à cette série de cartes. On y apprend, non sans un vague sentiment de désespoir, que l'auteur eut à vaillamment lutter contre des signalements contemporains erronés (parfois publiés !) de Vipère péliade (= *V. a. zinnikeri* + tourbière), de Lézard agile (= *Lacerta bilineata* femelle + ... souche ?), de Couleuvre de Montpellier (= grand serpent + coteau sec) etc. Enfin bref, contre tous ces *running gags* naturalistes qui générèrent jadis moult cartes de répartition farfelues encore en circulation... sur lesquelles ne manquent évidemment pas de s'appuyer les actuels producteurs de telles données douteuses. A noter qu'une intéressante

hypothèse ethnozoologique se trouve être ici confortée s'agissant des nombreux signalements extra-méditerranéens de la dernière espèce en France : celle de la Couleuvre de Montcollier, soit une grosse femelle de *Natrix natrix* rencontrée en milieu xérique. Sachant que de tels animaux au-regard-d'aigle-et-à-l'avant-du-corps-dressé-comme-un-cobra peuvent atteindre 155 cm en Aquitaine (taille record dûment constatée par l'auteur, qui ne précise pas le diamètre sûrement épatant de la bête...), et connaissant le caractère commun de l'espèce en zone sèche sous climat atlantique, il convient certainement de privilégier cette piste-là, comme il est fort justement préconisé de le faire dans la monographie consacrée à la Couleuvre à collier.

La « Méthodologie générale de l'atlas » et une « Analyse globale de la collecte des données » sont exposées dans les chapitres suivants, qui livrent d'intéressantes informations relatives au volume total de données recueillies (62 195), à leur processus de validation (particulièrement rigoureux et garant de la fiabilité des résultats obtenus), à la part d'entre elles qui a été invalidée (350 tout de même !) et à bien d'autres éléments. Une carte de la « Répartition du nombre total de données par maille » exprime de façon simple et efficace la répartition de la pression d'observation, plutôt correcte puisque aucune maille n'est dépourvue de donnée. On note cependant une inévitable hétérogénéité à diverses échelles, certaines zones ayant bénéficié d'une pression sensiblement supérieure à d'autres. Ainsi, à la fin de l'année 2013, le département de la Gironde concentrait 36 % des contributions alors que celui de la Dordogne n'en intéressait que 12 % (pour une surface comparable). Autant de chiffres permettant d'orienter et de calibrer au mieux les prospections futures.

Après quoi prend place un important chapitre « Protection et conservation » occasionnant parfois quelques traumatismes cognitifs (deux doubles-pages de tableaux enchaînés), mais très complet puisqu'il comporte notamment une Liste Rouge régionale élaborée selon la méthodologie de l'UICN. Les menaces pesant sur les reptiles et les amphibiens d'Aquitaine, anthropisation du territoire en premier lieu, y sont en outre illustrées par des documents éloquentes, parmi lesquels on remarque un impressionnant comparatif historique de l'agglomération bordelaise qui se passe de commentaire (carte de 1717 *versus* carte de 2009). Mention spéciale pour le sous-chapitre « Des mesures de conservation simples » qui, photos à l'appui, démontre toute l'efficacité d'aménagements conservatoires facilement réalisables.

Les « Perspectives » ouvertes par l'ouvrage le clôturent, suivies par une vaste bibliographie (pp. 238-249), un glossaire et la longue liste des contributeurs (où se distinguent en corps gras ceux qui ont apporté plus de 100 contributions). On note l'absence d'annexes, dans lesquelles certains tableaux du chapitre « Protection et conservation » avaient peut-être leur place...

Non content de solder magnanimement les arriérés herpétologiques de l'Aquitaine, cet atlas somptueusement illustré apporte une contribution significative à notre connaissance biogéographique de cette région. Diverses « coquilles » chiffonneront les plus pinailleurs (transsexualisation sacrilège de l'hagiotoponyme souletin « Sainte-Engrâce » en « Saint-Engrâce » pp. 43 et 233 par ex.) et la morphologie de (gros) magazine conférée à l'objet par sa souplesse glacée peut en outre dérouter, mais qu'on ne s'y trompe pas : il s'agit indubitablement d'un ouvrage de la meilleure lignée, appelé à faire durablement référence et que tout naturaliste du Sud-Ouest (et d'ailleurs) se doit de posséder dans sa bibliothèque. Probablement le livre qu'aurait aimé écrire Fernand Lataste...

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Berroneau M. 2012 [2013] – Mise à jour de la faune herpétologique du Lot-et-Garonne (47). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 144: 23-32.
- Berroneau M., Armand T., Bonifait S. & Menay M. 2010 – Redécouverte du Sonneur à ventre jaune en Gironde. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 133: 27-34.
- Berroneau M., de Reinach Hirtzbach J. & Tillo S. 2012 [2013] – Répartition de *Podarcis liolepis sebastiani* (Klemmer, 1964) (Squamata, Lacertidae) en France. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 144: 1-13.
- Duchateau S., Berroneau M., Cantegrel L., Goyeneche L., de Reinach Hirtzbach J. & Tillo S. 2012 – Découverte de *Rana pyrenaica* Serra-Cobo, 1993 (Anura : Ranidae) sur le versant nord des Pyrénées. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 142-143: 51-63.
- Duguy R. & Saint Girons H. 1969 - Étude morphologique des populations de *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) dans l'ouest et le sud-ouest de la France. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 2^e série, 41(5): 1069-1090.
- Hourcq J.-J. 2011 – Confirmation de la présence du Pélobate cultripède *Pelobates cultripedes* dans le département des Landes. *Le Casseur d'Os*, 11: 152-155.
- Ursenbacher S., Conelli A., Golay P., Monney J.-C., Zuffi M.A.L., Thierry G., Durand T. & Fumagalli L. 2006 – Phylogeography of the asp viper (*Vipera aspis*) inferred from mitochondrial DNA sequence data: evidence for multiple Mediterranean refugial areas. *Mol. Phylogen. Evol.*, 38: 546-552.

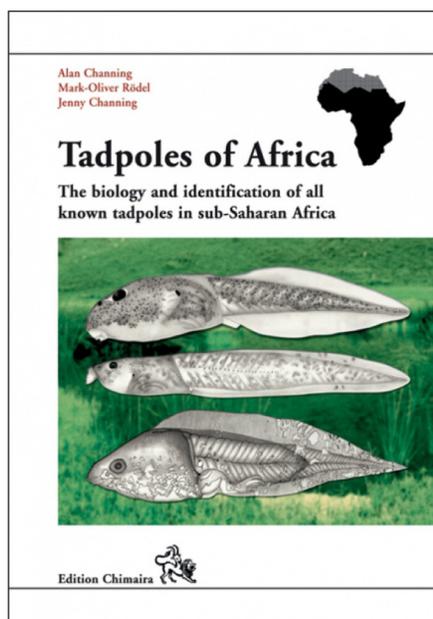
Gilles Pottier
Nature Midi-Pyrénées
Comité local des Hautes-Pyrénées
20 rue des Thermes
65200 Bagnères de Bigorre



Accouplement de Rainettes ibériques, *Hyla molleri* (Bedriaga, 1890), Le Pian-Médoc (33). Photo : Matthieu Berroneau (6 avril 2014).

Mating of Iberian Tree Frogs (or Moller's Tree Frogs), Hyla molleri (Bedriaga, 1890), Le Pian-Médoc (Gironde French department). Picture: Matthieu Berroneau (April 6th 2014).

Tadpoles of Africa. The biology and identification of all known tadpoles in sub-Saharan Africa, par Alan Channing, Mark-Oliver Rödel et Jenny Channing, 2012. Editions Chimaira (www.chimaira.de), Frankfurt Contributions to Natural History volume 55, Frankfurt am Main, Allemagne. 402 pages. ISSN 16132327 ; ISBN 978-3-89973-484-3. Prix : 49,80 €.



Les larves d'Amphibiens, les têtards, ont longtemps été délaissées, que ce soit des études taxonomiques ou systématiques, ou de la littérature synthétique telle que les guides de terrain, malgré leur présence en grand nombre dans les points d'eau à certaines périodes de l'année et leur facilité de collecte. Pourtant leur connaissance est essentielle. En effet, ces organismes tout à fait différents des adultes, apportent un lot de caractères supplémentaires et complémentaires à ceux obtenus des adultes pour l'étude de l'évolution du groupe. Mais leur identification et la connaissance de leurs exigences biologiques et écologiques sont primordiales pour les inventaires et les études de la biodiversité, ainsi que pour l'élaboration des plans de conservation. Le manque d'intérêt pour les têtards est en grande partie dû à la difficulté de leur identification. Cet obstacle est maintenant en partie surmonté grâce à l'identification moléculaire (le barcoding) et le

nombre croissant de descriptions détaillées provenant de spécimens identifiés de manière sûre. Le retard de notre connaissance de ces organismes par rapport aux formes adultes a été en partie rattrapé grâce à l'ouvrage de référence de McDiarmid et Altig (1999). Cela se traduit également et concrètement par la publication récente de guides ou de recueils consacrés uniquement aux têtards (Australie : Anstis & World Wide Fund for Nature Australia 2002 ; France : Miaud & Muratet 2004) quoique les têtards de nombreuses zones géographiques n'aient pas encore fait l'objet de monographies. L'ouvrage présenté ici est consacré aux têtards de l'Afrique subsaharienne. Il représente un travail énorme si l'on considère le nombre d'espèces à traiter et la littérature à réunir et à consulter. C'est d'ailleurs la première fois que les données concernant les têtards d'une zone géographique aussi importante sont compilées. Une énorme lacune est ainsi comblée dans notre manque de connaissances des amphibiens puisque ce livre décrit l'ensemble des têtards connus dans la région. Cependant les têtards de plus de la moitié des espèces restent malheureusement inconnus à ce jour.

Le présent ouvrage débute par le sommaire puis par des remerciements adressés particulièrement aux personnes ayant permis l'accès aux spécimens, indispensable pour pouvoir réunir une telle quantité de têtards d'espèces différentes. Dans une brève introduction, les auteurs rappellent le « problème » évolutif du têtard et donnent une liste des principaux contributeurs à la connaissance larvaire des Amphibiens de l'Afrique subsaharienne. Puis

une première partie est consacrée à l'environnement. Elle fait état de la géologie de l'Afrique et définit les 10 zones écologiques reconnues avec quelques exemples de têtards les peuplant. Cette première partie se termine par les habitats larvaires, richement illustrés à l'aide de photographies de milieux, très utiles pour orienter les recherches de ces animaux sur le terrain et mieux comprendre leur morphologie.

Le développement de ces animaux est ensuite abordé, depuis l'oviposition jusqu'à la métamorphose. Il est découpé en différentes parties : l'oviposition, de l'œuf au têtard, la morphologie du têtard, puis la course à la métamorphose. Les amphibiens étant le groupe de vertébrés qui a conquis le milieu terrestre, une riche variété de stratégies de ponte (et de développements associés) a été développée par ces animaux. Les principales stratégies sont passées en revue, largement illustrées par des photographies. Puis quelques généralités sont énoncées concernant le développement embryonnaire (c'est-à-dire la phase de développement qui se déroule dans l'œuf). Les différents stades de développement embryonnaire définis par Gosner (1960) sont décrits littéralement, cette fois sans aucune illustration. Dans la partie suivante, la morphologie larvaire est abordée. C'est une partie très importante pour comprendre la diversité larvaire et pour identifier les caractères diagnostiques qui permettront de mettre en évidence des différences entre diverses espèces. Cependant, la place de ce paragraphe, coïncé entre le développement embryonnaire et le développement larvaire, est quelque peu surprenante. De plus, le contenu de cette importante partie est discutable. Les structures relatives à la bouche (au sens large) et à la nutrition (le disque oral, les structures cornées qui le composent, et les structures de la cavité buccale) sont décrites en premier. Puis sont abordés les choanes, la respiration, les différentes formes du corps, et pour finir, les yeux. Alors que les différentes structures du disque oral portent de très nombreux caractères très importants pour la taxinomie et la systématique des têtards (et pour leur identification), les paragraphes relatifs aux papilles buccales, choanes et branchies sont de peu d'intérêt pour un guide de terrain et leur présence ici est discutable puisque leur observation nécessite une dissection de l'animal et qu'il n'en est plus question dans le reste de l'ouvrage. Bien que la position des yeux et surtout la forme du corps (incluant ici la queue et les nageoires, c'est-à-dire l'habitus entier de l'animal) soient importantes pour l'identification des formes larvaires, d'autres structures tout aussi essentielles telles que les narines ou le spiracle ne sont pas abordées. Enfin, la mention des guildes écomorphologiques (Altig & Johnston 1989) présentes en Afrique, en relation avec les genres inclus dans chacune d'elle, aurait permis une synthèse complète des différents morphotypes observés et des structures à prendre en compte pour les différencier. Une erreur semble s'être glissée dans ce paragraphe : le têtard de *Conraua derooi* est présenté comme possédant une bouche en entonnoir (« funnel-mouth ») comparable à celle des têtards de *Leptodactylodon*, ce qui semble inexact d'après les illustrations fournies. De plus, la référence de Hora (1930) qui cite ce fait est absente de la liste de références en fin d'ouvrage. Le dernier chapitre aborde le stade larvaire avec une énumération de la suite des stades de développement de Gosner (1960) et des différents aspects influençant la métamorphose des têtards. Le découpage de ces parties, en particulier du développement embryonnaire et larvaire avec les aspects descriptifs de la morphologie entre les deux me semble peu intuitif.

Le développement direct, part importante des modes de reproduction chez les Amphibiens tropicaux, est ensuite exposé. Quoique différents exemples soient énumérés (p. 62), une liste exhaustive des genres pratiquant l'endotrophie aurait permis au lecteur d'avoir une

vision claire pour l'ensemble de la batrachofaune de l'Afrique subsaharienne. Pour finir, le chapitre « *Life as a tadpole* » offre un éventail de la biologie et de l'écologie des têtards en n'omettant pas les menaces (au sens large) auxquelles ils sont confrontés, comme par exemple la prédation, les maladies ou encore le changement climatique. C'est à mon avis le chapitre le plus intéressant de cette partie consacrée à la biologie des têtards, compilant des informations auparavant éparpillées dans la littérature. Toutefois, certains passages sont redondants (tels que *Predation* ou *Precipitation*) entre ce dernier chapitre et le paragraphe « *Race to metamorphosis* ».

Dans la partie suivante, « *Species account* », qui occupe le plus gros volume du livre (71 %) nous entrons dans le vif du sujet. Les têtards sont listés par famille, puis par genre à l'intérieur de chaque famille, chaque niveau taxinomique étant rangé par ordre alphabétique. Il est à signaler que la majorité des têtards a été examinée directement par les auteurs, permettant de fournir une illustration originale de chaque spécimen décrit et surtout une homogénéité dans l'observation des caractères. Il ne s'agit donc pas d'une synthèse bibliographique mais d'une œuvre originale qui a demandé une quantité de travail énorme. Presque tous les genres sont illustrés par la photographie d'un adulte, et une liste des espèces dont le têtard n'est pas connu est proposée, une information très utile. Les références bibliographiques des descriptions antérieures des têtards ainsi que les réallocations des descriptions aux bons taxons en cas d'erreur sont fournies pour chaque espèce. Le numéro de collection du spécimen de référence ayant servi à la description est très souvent indiqué, ce qui permet une « traçabilité » du spécimen en cas d'erreur d'identification (ou de doute) qui peut apparaître plus tard, et ainsi permettre un réexamen du spécimen. C'est assez rare dans les guides d'identification pour être mentionné. La distribution et l'habitat, deux informations cruciales, sont ensuite fournis. Les dessins des animaux et de leurs disques oraux sont d'une grande qualité, bien que seul le profil gauche du têtard soit dessiné dans la majorité des cas, alors que les vues dorsale et ventrale (du corps uniquement) sont proposées comme silhouette. Il est d'ailleurs surprenant de constater que, certaines fois, ces illustrations des vues ventrales et dorsales ne correspondent pas au spécimen dessiné en vue latérale (ce que l'on peut estimer par le développement des membres postérieurs, par exemple *Leptodactylodon mertensi* à la page 102). Chaque description comprend deux parties : l'ensemble du corps et le disque oral. On peut regretter que les descriptions morphologiques de l'ensemble du corps soient très inégales entre les différentes espèces traitées, certaines étant assez complètes, d'autres extrêmement succinctes (par exemple celle de *Cardioglossa schioetzi* à la page 98). Dans l'idéal, il aurait fallu offrir des descriptions homogènes pour toutes les espèces dans lesquelles les structures décrites sont reprises afin que ces descriptions soient pleinement comparables entre espèces. Une autre option aurait été de proposer uniquement les caractères diagnostiques permettant d'identifier chaque espèce parmi ses espèces congénériques. C'est ici le principal défaut de ce livre. La seconde critique importante reprend ma remarque précédente pour la description du disque oral en ajoutant que de nombreuses formules dentaires diffèrent entre le texte et l'illustration. On ne sait donc pas, dans ces cas, laquelle est la vraie. Certaines fois, des problèmes plus graves se greffent comme par exemple l'absence des longues papilles marginales sur l'illustration du disque oral de *Cardioglossa occidentalis* (p. 98) alors qu'elles sont mentionnées dans le texte. Certaines descriptions sont accompagnées de photographies de grande qualité, surtout quand on connaît la difficulté de photographier les têtards vivants.

D'une manière générale, l'arrangement des figures par rapport au texte auquel elles se réfèrent est parfois perturbant et oblige à aller chercher les illustrations quelques pages plus loin, ou alors cet agencement est tout simplement trompeur et gêne la lisibilité (par exemple pp. 108-109, ou p. 301 où, au premier coup d'œil, l'illustration du têtard de *Hildebrandtia ornata* peut être prise pour celle de *Lanzarana largeni*, qui n'est par ailleurs pas connu), mais cela n'est certainement pas de la responsabilité des auteurs.

L'ouvrage se termine par un chapitre sur l'identification des têtards dans lequel un certain nombre d'indications est fourni pour aider le lecteur à repérer les caractères taxinomiquement informatifs et pour l'usage de la clé de détermination (des pages suivantes). Certains problèmes qui pourront être rencontrés lors des tentatives d'identification sont discutés. Une clé de détermination menant aux genres est ensuite proposée. Enfin, on trouve la liste de références citées dans le texte, regroupant entre autre de manière exhaustive les publications relatives aux descriptions antérieures des têtards africains. Le livre s'achève par un index répertoriant les noms d'espèces et quelques termes morphologiques dont il est question dans la première partie de l'ouvrage. Quelques problèmes ont été relevés dans la bibliographie (références manquantes ou oubli dans le texte de l'indice permettant de différencier plusieurs références de la même année et d'un même auteur).

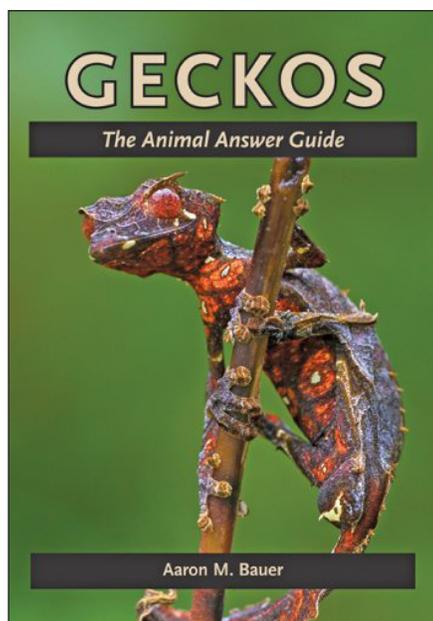
Cet ouvrage est la première synthèse, aussi complète que possible, sur les têtards africains. Il renferme de belles illustrations et des données très utiles pour leur identification et dans une moindre mesure, pour la connaissance de leur biologie. Rappelons également que toutes les descriptions antérieures sont rappelées au début de la section consacrée à chaque espèce, ainsi que la réallocation de têtards mal identifiés à leurs espèces respectives. Ce livre est un guide de référence, le chercheur comme l'amateur curieux de découvrir la faune africaine y trouveront une mine de renseignements.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Altig R. & Johnston G.F. 1989 – Guilds of Anuran larvae: Relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetol. Monogr.*, 3: 81-109.
- Anstis M. & World Wide Fund for Nature Australia 2002 – Tadpoles of south-eastern Australia: a guide with keys. New Holland, French Forests, N. S. W. 281 p.
- Gosner K.L. 1960 – A simplified table for staging anura embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.
- Hora S.L. 1930 – Ecology, bionomics and evolution of the torrential fauna, with special reference to organs of attachment. *Phil. Trans., R. Soc. (B)*, 218:171-282.
- McDiarmid R.W. & Altig R. (éds.) 1999 – Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae. University of Chicago Press, Chicago. xiv + 444 p.
- Miaud C. & Muratet J. 2004 – Identifier les œufs et les larves des amphibiens de France. INRA Editions, Paris. 200 p.

Stéphane Grosjean
Muséum national d'Histoire naturelle
Département de Systématique et Evolution
UMR 7205 (Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité)
57 rue Cuvier, CP 30 (Reptiles & Amphibiens)
75005 Paris

Geckos: The Animal Answer Guide, par Aaron M. BAUER, 2013. The John Hopkins University Press, Baltimore. xiv + 159 pages. ISBN 978-1-4214-0852-1. Prix 22,90 € + frais de port.



S'il fallait désigner un « Monsieur Gecko mondial », ce serait sans aucun doute Aaron Bauer qui obtiendrait l'unanimité. Scientifique de renom, passionné de geckos depuis plus de trente années, Aaron est la personne idéale pour rédiger un tel ouvrage, à la fois synthétique, rigoureux et destiné à tous les publics. Issu de la digestion et de l'assimilation de milliers de publications, de travaux et d'observations personnels, le livre couvre tous les domaines, allant de la biologie à la terrariophilie en passant par l'ethnoherpétologie et la littérature. Il se présente sous la forme de plus d'une centaine de questions/réponses réparties dans douze grandes rubriques : (1) Introduction au monde des geckos, (2) Forme et fonction, (3) Les couleurs des geckos, (4) Le comportement des geckos, (5) L'écologie des geckos, (6) Reproduction et développement, (7) Aliments et régime alimentaire, (8) Des geckos et des Hommes, (9) Les problèmes des geckos (du point de vue humain),

(10) Les problèmes humains (du point de vue des geckos), (11) Les geckos dans les contes et la littérature, et enfin (12) La « Geckologie ». On y trouve une réponse précise et argumentée à la très grande majorité des questions imaginables. D'une richesse considérable, on y apprend beaucoup et on découvre de nombreuses informations peu connues, comme par exemple la vision nocturne en couleur des geckos – unique au sein des vertébrés – ou encore la vitesse de course pouvant aller jusqu'à 11 km/h chez *Rhoptropus afer*, la durée de vie supérieure à 37 années chez certains geckos néozélandais. Le terme de Geckologie, science qui étudie les geckos, est ici fortement revendiqué et sans aucun doute justifié. L'ouvrage est totalement en noir et blanc, à l'exception des illustrations regroupées sur deux fois huit pages, au total 35 photographies en couleur. L'appendice A fournit une liste de tous les geckos du monde, genre par genre au sein de chaque famille. L'appendice B énumère les associations liées à l'étude des geckos et les revues herpétologiques concernées par ces reptiles. La bibliographie sur neuf pages est riche et variée, suivie par un index par grand thème et par genre. La lecture de ce livre est agréable et enrichissante. Il intéressera aussi bien le spécialiste de reptiles que la personne passionnée par les merveilles de la Nature. Il est à recommander sans retenue, en espérant sa traduction prochaine en langue française qui serait fort utile.



Hemidactylus frenatus est sans aucun doute le “gecko alien” le plus célèbre. Sa répartition, surtout liée à son transport accidentel récent par l’homme, est à présent considérable. Son impact sur quelques espèces endémiques semble être important localement. Photo : Ivan Ineich, Wallis et Futuna, octobre 2013. *Hemidactylus frenatus* is without any doubt the most famous “alien gecko”. It is now a widespread species, mostly introduced through accidental recent human transport. Its impact on some endemic lizards seems to be important locally. Picture: Ivan Ineich, Wallis and Futuna, October 2013.

Ivan INEICH
Muséum national d’Histoire naturelle
Département de Systématique et Évolution
UMR 7205 CNRS/EPHE/MNHN/UPMC
ISYEB – Institut Systématique, Évolution, Biodiversité
25 rue Cuvier, CP 30 (Reptiles & Amphibiens)
75005 Paris

Société Herpétologique de France

Association fondée en 1971, agréée par le ministère de l'Environnement depuis le 23 février 1978

Siège social : Muséum national d'Histoire naturelle, CP 41, 57 rue Cuvier, 75005 PARIS

CONSEIL D'ADMINISTRATION (2013-2014)

Président : Jacques CASTANET, 10 rue des Haies-Saint-Rémi, 91210 Draveil.
castanet.jacques@wanadoo.fr

Vice-Présidents : Franck PAYSANT, Laboratoire de Biologie, Cité scolaire Jean Guehenno, 11 rue du Champ-Rossignol, 35700 Fougères. *Franck.Paysant@ac-rennes.fr*
Mickaël BARRIOZ, CPIE du Cotentin, BP 42, 50430 Lessay.
mickael.barrioz@cpicotentin.com

Secrétaire général : Jacques THIRIET, 17 rue des Aulnes, 68650 Lapoutroie. *jacquesthriet@wanadoo.fr*

Secrétaire adjoint : Christophe EGGERT, 28 rue Marne, 22410 Saint-Quay Portrieux. *eggert@faunaconsult.fr*

Trésorier : Matthieu BERRONEAU, Chemin du Moulinat, 33185 Le Haillan.
matthieu.berroneau@cistude.org

Trésorier adjoint : Patrick HAFNER, Service du Patrimoine Naturel, 36 rue Geoffroy St-Hilaire, CP 41, 75231 Paris CEDEX 05. *patrick.haffner@noos.fr*

Autres membres du Conseil : Salvador BAILON, Laurent BARTHE, Claude Pierre GUILLAUME, Ivan INEICH, André MIQUET

Membres d'honneur : Guy NAULLEAU, Président fondateur, Gilbert MATZ, Secrétaire fondateur et Jean LESCURE

ADRESSES UTILES

Responsable de la rédaction : Claude Pierre GUILLAUME, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (UMR 5175), École Pratique des Hautes Études, équipe Biogéographie et Écologie des Vertébrés, campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier CEDEX 5. *Claude-Pierre.Guillaume@cefe.cnrs.fr*

Responsable de la commission Répartition : Jean LESCURE, Laboratoire amphibiens-reptiles, Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, CP 30, 75005 Paris. *lescure@mnhn.fr*

Responsables de la commission Conservation : Olivier LOURDAIS, CEBAS/CNRS, 79360 Chizé. *lourdais@cebc.cnrs.fr* et Jean-Pierre VACHER, Laboratoire Évolution et Diversité biologique, Bât. 4R1, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9. *jpvacher@gmail.com*

Responsable de la commission Terrariophilie : Vincent NOËL, 5 Place de la Gare, 67350 Pfaffenhoffen.
vincent.noel15@wanadoo.fr

Responsables de la commission Outre-mer : Jean-Christophe de MASSARY, Muséum national d'Histoire naturelle, Service du Patrimoine Naturel, 36 rue Geoffroy Saint-Hilaire, CP 41, 75231 Paris CEDEX 05. *massary@mnhn.fr* et Jean Pierre VACHER, Laboratoire Évolution et Diversité biologique, Bât. 4R1, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9. *jpvacher@gmail.com*

Responsable du groupe Cistude : André MIQUET, Conservatoire du patrimoine naturel de la Savoie, BP 51, 73372 Le Bourget-du-Lac. *a.miquet@patrimoine-naturel-savoie.org*

Responsables de la commission "Réseau Tortues Marines de Méditerranée Française" (RTMMF) : Jacques SACCHI et Cathy CESARINI. *rtmmf.coord@gmail.com*

Responsable des archives : Claude MIAUD, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (UMR 5175), École Pratique des Hautes Études, équipe Biogéographie et Écologie des Vertébrés, campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier CEDEX 5. *Claude.Miaud@cefe.cnrs.fr*

Responsable de la bibliothèque : Alain PAGANO, Laboratoire d'Études Environnementales des Systèmes Anthropisés, Université d'Angers, UFR Sciences, 2 bd Lavoisier, 49045 Angers CEDEX 01. *alain.pagano@univ-angers.fr*

Responsables de la commission Communication-Information : Christophe EGGERT, 28 rue Marne, 22410 Saint-Quay Portrieux. *eggert@faunaconsult.fr* et Maud BERRONEAU, SHF, Chemin du Moulinat, 33185 Le Haillan. *maud.berroneau@lashf.fr*

Chargée de mission et Webmaster : Maud BERRONEAU, SHF, Chemin du Moulinat, 33185 Le Haillan.
maud.berroneau@lashf.fr

Site internet : <http://lashf.fr>

ADMISSIONS : Les admissions à la SHF sont décidées par le Conseil d'administration. Remplir le formulaire d'adhésion, signer la charte déontologique (disponible sur le site internet <http://lashf.fr>) et renvoyer le tout accompagné de votre cotisation au secrétaire général de la SHF.

COTISATIONS 2014 (Adhésion + Bulletin) / MEMBERSHIPS (Membership + Bulletin)

Tarifs (France, Europe, Afrique)	Taux annuel	Bulletin	Total
Découverte de la SHF			
(sans Bulletin – durée max. 3 ans)	15,00	=	15,00 €
Adhérent sans bulletin	22,00	=	22,00 €
Adhérent de moins de 25 ans* (avec Bulletin)	17,00	+ 17,00	= 34,00 €
Adhérent de plus de 25 ans (avec Bulletin)	22,00	+ 23,00	= 45,00 €
Bienfaiteur (minimum)		=	70,00 €
Tarifs (Amérique, Asie, Océanie)	32,00	+ 32,00	= 64,00 US \$

* demandeurs d'emploi et étudiants

Le service de la revue est assuré aux membres à jour de la cotisation.

Modalités de paiement : 1. Chèque postal à l'ordre de la SHF, CCP 3796-24 R PARIS, 2. Chèque bancaire à l'ordre de la SHF : envoi direct au secrétaire général (adresse ci-dessus)

SOMMAIRE / CONTENTS

- **Le régime alimentaire de *Xenopus laevis* (Daudin, 1802) (Anura : Pipidae) introduit en France / *The diet of Xenopus laevis* (Daudin, 1802) (Anura: Pipidae) introduced in France**
Julien COURANT, Jean-Marc THIRION, Michael GUILLON, Pierre GRILLET & Olivier GROSSELET 1-7
- **Variabilité et malformations de l'écaillage de la Caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) (Reptilia Cheloniidae), sur les côtes françaises de Méditerranée / *Scalation variability and malformations in the Loggerhead, Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) (Reptilia Cheloniidae), on the French Mediterranean coasts**
Guy OLIVER 9-23
- **Phénologie d'activité d'une communauté de squamates au nord de la Loire-Atlantique / *Activity phenology of a squamates community in the North of Loire-Atlantique department* (France)**
Gaëtan GUILLER, Jérôme LEGENTILHOMME & Olivier LOURDAIS 25-39
- **Le déterminisme du sexe dépendant de la température chez les reptiles : des premières observations à la fin d'un dogme / *Temperature-dependent Sex Determination in reptiles: from the first observations to the end of a dogma***
Claude PIEAU 41-63
- **Analyses d'ouvrages / *Book reviews*** 65-81



Directeur de la Publication/Editor : Claude-Pierre GUILLAUME

Le *Bulletin de la Société Herpétologique de France* est indexé dans les bases suivantes : BIOSIS PREVIEW, CURRENT CONTENTS (Agriculture, Biology & Environmental Sciences), PASCAL & ZOOLOGICAL RECORD.

ISSN : 0754-9962