

Bulletin de la Société Herpétologique de France

1^{er} trimestre 1992

n° 61



UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD (ORSAY)
19 - 22 JUIN 1991

ISSN 0754-9962

Bull. Soc. Herp. Fr., (1992) 61

Bulletin de la Société Herpétologique de France

Directeur de Publication / Editor:
Roland VERNET

Comité de Rédaction / **Managing Co-Editors:**
Michel LEMIRE, Jean LESCURE, Claude PIEAU,
Jean-Claude RAGE, Jeff TIMMEL (Index)

Secrétariat de Rédaction / **Secretaries :**
Sophie BERLAND (Index), Nathalie COLLE (Bulletin de liaison),
Valérie RAAD et Yannick VASSE (Bulletin)

Comité de lecture / **Advisory Editorial Board:**
Robert BARBAULT (Paris, France); Aaron M. BAUER (Villanova, Pennsylvania);
Liliane BODSON (Liège, Belgique); Donald BRADSHAW (Perth, Australie);
Maria Helena CAETANO (Lisbonne, Portugal); Max GOYFFON (Grenoble, France);
Robert GUYETANT (Chambery, France); Ulrich JOGER (Darmstadt, Allemagne);
Michael R.K. LAMBERT (Chatham, Angleterre);
Benedetto LANZA (Florence, Italie); Raymond LECLAIR (Trois-Rivières, Canada);
Guy NAULLEAU (Chizé, France); Saïd NOUIRA (Tunis, Tunisie);
V. PEREZ-MÉLLADO (Salamanque, Espagne); Armand DE RICQLES (Paris, France);
Zbynek ROCEK (Prague, Tchécoslovaquie); Hubert SAINT-GIRONS (Paris, France).

Instructions aux auteurs / **Instructions to authors**

Des instructions détaillées ont été publiées dans le numéro 33. Les auteurs peuvent s'y reporter. S'ils ne les possèdent pas, ils peuvent en obtenir une copie auprès du responsable du comité de rédaction. Les points principaux peuvent être résumés ainsi: Les manuscrits, dactylographiés en double interligne, au recto seulement sont envoyés en double exemplaire. La disposition du texte doit respecter les instructions. L'adresse de l'auteur se place en dernière page. Les figures sont réalisées sur papier calque ou bristol. Les photographies (noir et blanc) ne sont publiées qu'exceptionnellement. Les légendes des figures sont dactylographiées sur feuilles séparées. Les références bibliographiques sont regroupées en fin d'article.

Exemple de présentation et référence bibliographique:

BONS, J., CHEYLAN, M. et GUILLAUME, C.P. (1984) - Les Reptiles méditerranéens. Bull. Soc. herp. Fr., 29: 7-17.

Tirés à part

Les tirés à part (payants) ne sont fournis qu'à la demande des auteurs (lors du renvoi de leurs épreuves corrigées) et seront facturés par le service d'imprimerie. Tous renseignements auprès du Trésorier.

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

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

ENVOI DES MANUSCRITS à:

M. Roland VERNET
Laboratoire d'Écologie, École Normale Supérieure
46 rue d'Ulm - 75230 PARIS CEDEX 05
Fax : (1) 44 32 38 85
Tél : (1) 44 32 37 04

Couverture : Rémi BOURLÈS
Directeur de la publication :
Roland VERNET
N° commission paritaire 59374

SOMMAIRE
RENCONTRES HERPÉTOLOGIQUES D'ORSAY
(19-22 Juin 1991)

- * **La métamorphose des Amphibiens : orientations actuelles**
Jacques HOURDRY..... 1
- * **La néoténie dans le genre *Triturus* : mythes et réalités**
Michel BREUIL..... 11
- * **Signification du collier chez les Amphibiens gymnophiones**
Jean LESCURE et Sabine RENOUS..... 45
- * **La nutrition embryonnaire et les relations foeto-maternelles chez *Typhlonectes compressicaudus*, Amphibien Gymnophione vivipare**
Jean-Marie EXBRAYAT et Souad HRAOUI-BLOQUET..... 53

CONTENTS
ANNUAL MEETING OF THE FRENCH HERPETOLOGICAL
SOCIETY
(ORSAY, 19-22 Juin 1991)

- * **Amphibian metamorphosis : new trends**
Jacques HOURDRY..... 1
- * **Neoteny in the newt genus *Triturus* : myths and realities**
Michel BREUIL..... 11
- * **Signification of the collar in the *Gymnophonia* amphibians**
Jean LESCURE and Sabine RENOUS..... 45
- * **Embryonic feeding and foeto-maternal relations in *Typhlonectes compressicaudus*, a viviparous *Gymnophiona* Amphibian**
Jean-Marie EXBRAYAT and Souad HRAOUI-BLOQUET..... 53

LA MÉTAMORPHOSE DES AMPHIBIENS : ORIENTATIONS ACTUELLES

par

Jacques HOURDRY

Résumé - Lors de la métamorphose des Amphibiens, le changement du plan d'organisation est sous-tendu par diverses réponses cellulaires: l'altération, la prolifération, la différenciation, la migration et l'adhésion. Ce changement du plan d'organisation est déclenché par les hormones thyroïdiennes. Il entraîne en général un passage du milieu aquatique à l'habitat terrestre.

Les réponses cellulaires reflètent l'apparition de nouvelles expressions géniques que l'on apprécie par les messagers transcrits et les protéines codées. A l'heure actuelle, les variations de ces expressions et leur contrôle peuvent être analysés de manière plus précise, grâce aux progrès de la biologie moléculaire et à l'utilisation de nouveaux «outils» (sondes, anticorps...).

Mots-clés : Amphibiens. Métamorphose. Réponses cellulaires. Expressions géniques.

Summary - Throughout amphibian metamorphosis, the body of the tadpole is completely remodelled. This change implies a series of cell responses, including death, proliferation, differentiation, migration and adhesion. Such responses are triggered by thyroid hormones. They are generally associated with the shift from aquatic to terrestrial life. The cell responses emphasize the appearance of new gene products, as messengers or translated proteins. At the present time, the gene expressions, as also their regulation, are analysed more carefully, because molecular biology has made great strides and permitted building of new «tools», as probes or antibodies.

Key-words : Amphibians. Metamorphosis. Cell responses. Gene expressions.

I. INTRODUCTION

La métamorphose, qui termine la période larvaire, est un phénomène au cours duquel la morphologie et l'anatomie de l'animal sont modifiées, suite à des remaniements tissulaires associés à des changements d'ordre moléculaire et métabolique. Il en résulte une transformation de la larve en juvénile semblable à l'adulte. Les événements de la métamorphose se réalisent selon une séquence ordonnée. Spectaculaires et souvent brutaux chez les Anoures, ces événements sont plus discrets chez les Urodèles et les Apodes. La métamorphose est même absente chez quelques Amphibiens, comme le Protée des mares souterraines de Yougoslavie ou le Necture des Grands-lacs nord-américains.

Le changement de plan d'organisation accompagnant la métamorphose prépare très généralement l'animal à quitter le milieu aquatique pour devenir terrestre. Les animaux métamorphosés restent néanmoins tributaires de l'eau. La plupart des adultes y reviennent périodiquement pour s'accoupler et pondre. Au terme d'une phase juvénile terrestre, certains Tritons retournent à l'eau de manière définitive (*Notoptalmus viridescens*, ...). Pour leur part, le Xénope (*Xenopus laevis*) et le Pleurodèle

ou Triton de Waltl (*Pleurodeles waltl*) peuvent demeurer perpétuellement aquatiques, bien qu'ils possèdent un plan d'organisation d'animal terrestre depuis la métamorphose.

Le profond remodelage phénotypique que constitue la métamorphose est placé sous un contrôle hormonal complexe (Hourdry et Beaumont, 1985). Le phénomène est tout particulièrement déclenché par une élévation de la concentration des hormones thyroïdiennes circulantes, imputable à un accroissement d'activité de la thyroïde. La thyroïdectomie ou l'administration d'antithyroïdiens (thiourée,...) supprime la métamorphose des larves, qui continuent toutefois de s'accroître. Inversement, l'addition de broyats de thyroïde à l'eau d'élevage ou le traitement des larves par les hormones thyroïdiennes anticipe le phénomène, tant chez les Anoures que chez les Urodèles. Le traitement *in vitro* d'explants tissulaires par ces hormones a souvent confirmé les résultats obtenus *in vivo*. Ajoutons que le déclenchement de la métamorphose des Amphibiens par les hormones thyroïdiennes constitue l'effet endocrinien le plus anciennement connu chez les Vertébrés inférieurs.

Chez les larves d'Amphibiens, les tissus répondent aux hormones thyroïdiennes de manière différée et spécifique en accomplissant un destin préétabli. Les différents types de réponse tissulaire à ces hormones sont préparés par une succession de réactions métaboliques, déclenchées par la pénétration des hormones dans les cellules puis leur positionnement sur des récepteurs nucléaires, et aboutissant à de nouvelles expressions géniques. Il en résulte l'élaboration d'un cortège différent de protéines spécialisées, selon un calendrier précis.

II. PRINCIPAUX TYPES DE RÉPONSE CELLULAIRE INTERVENANT LORS DE LA MÉTAMORPHOSE

Les nombreux événements de la métamorphose recouvrent en fait cinq types principaux de réponse cellulaire: l'altération, la prolifération, la différenciation, la migration et l'adhésion (Hourdry et Beaumont, 1985).

A. L'altération

La métamorphose est caractérisée par la dégénérescence de plusieurs tissus et organes, spécialement chez les têtards d'Anoures. La queue régresse complètement chez ces larves; les différents tissus subissent une lyse avec participation ou non d'hydrolases lysosomales, et le matériel nécrosé est séquestré par des phagocytes. Le rein et les branchies du têtard disparaissent également. Le manchon glandulaire situé dans la région gastrique régresse. L'épithélium intestinal préexistant s'autodigère à l'intérieur de grands lysosomes apparus dans ses cellules (vacuoles autolytiques, corps résiduels) (fig. 1). Le pancréas diminue de volume, consécutivement à la nécrose de nombreuses cellules de sa partie exocrine. La zone apicale des segments externes des bâtonnets rétiniens est éliminée, et ses débris sont phagocytés par les cellules de l'épithélium pigmentaire voisin.

B. La prolifération

Chez les animaux en métamorphose, la prolifération qui affecte certains tissus et organes peut être mise en évidence par radioautographie, après injection d'un radio-précurseur de l'ADN (thymidine tritiée,...). Une telle prolifération prépare l'allongement des membres, l'épaississement de l'épiderme ou du cervelet, ou la croissance des ébauches glandulaires cutanées. Un nouvel épithélium digestif se met en place par multiplication rapide de cellules embryonnaires situées sous l'épithélium préexistant en dégénérescence (fig. 1). Cet épithélium secondaire s'évagine en glandes ou se plisse en villosités, selon qu'il appartient à la région gastrique ou à l'intestin. Simultanément, les fibres musculaires deviennent plus nombreuses, spécialement dans la paroi gastrique.

C. La différenciation

Généralement étudiée chez les Anoures, la différenciation cellulaire est de nature multiple et reflète une maturation fonctionnelle des cellules et des tissus qui en résultent.

La différenciation peut être observée en microscopie photonique ou électronique, après application des techniques de l'histologie descriptive. Citons l'extension de l'arborisation dendritique des cellules de Purkinje du cervelet, la formation des glandes acineuses cutanées et des glandes gastriques ou l'organisation de l'ergastoplasme dans les hépatocytes.

La différenciation peut être soulignée aussi par la détection de telle ou telle espèce moléculaire en plus grande quantité. Les activités des hydrolases lysosomales s'élèvent dans les fibroblastes caudaux, tandis que ces cellules se transforment en phagocytes. Lors de la réorientation métabolique des hépatocytes, les activités des enzymes du cycle de l'uréogénèse s'accroissent, ce qui accentue la production d'urée par le foie. Au même moment, l'organe sécrète davantage de séralbumine dont le taux va s'élever dans le plasma...

La phase de différenciation est généralement contemporaine d'une faible activité mitotique, mais elle peut succéder à une période de prolifération cellulaire. Ainsi, les acini séreux et muqueux de la peau se différencient lorsque les ébauches glandulaires ont atteint une taille suffisante, et la rhodopsine qui se substitue à la porphyropsine est mise en évidence dans des cellules visuelles devenues plus nombreuses. Pour d'autres types cellulaires, dont les hépatocytes, une stimulation de l'activité mitotique en prémices à la maturation fonctionnelle n'est toutefois pas systématiquement signalée. Ajoutons que l'élaboration de nouvelles espèces moléculaires peut accompagner l'apparition d'une autre catégorie de cellules. Ainsi, des hémoglobines caractéristiques de l'adulte remplacent-elles celles de la larve, dont elles diffèrent par leur structure et leurs propriétés, tandis qu'une population distincte de globules rouges s'installe.

De prime abord, différenciation et altération s'opposent si l'on examine leurs conséquences. En fait, il n'y a pas de différence fondamentale. L'altération peut être considérée comme une différenciation morbide, au

cours de laquelle les activités d'hydrolases lysosomales (cas de l'épithélium intestinal de la larve, de plusieurs tissus caudaux,...) ou non (cas des muscles caudaux,...) diffusent dans les cellules en induisant des foyers de nécrose.

D. La migration

Des mouvements cellulaires succédant à une phase de prolifération sont observés chez les têtards d'Anoures (*Xenopus laevis*, *Rana catesbeiana*,...) en métamorphose. Les cellules rétinienne du bord ciliaire ventral se déplacent en direction dorsale. Les cellules de la base du cervelet envahissent l'organe où elles vont constituer les couches granulaires externe puis interne. Des neurones encore immatures du toit optique migrent au même moment.

E. L'adhésion

L'agencement des cellules en nouveaux tissus et organes, chez l'animal en métamorphose, est réalisé de manière spécifique. Les cellules réagissent entre elles afin d'interdire toute organisation anarchique, grâce à la présence de molécules d'adhésion à la surface de leur membrane plasmique.

F. Coexistence des réponses d'histolyse et d'histogenèse dans le même organe

Les réponses d'histolyse et d'histogenèse coexistent parfois dans un même organe en cours de remodelage. Ainsi, dans l'intestin, un épithélium de néoformation se substitue à l'épithélium initial qui disparaît, tandis que l'organe se raccourcit et perd son aspect spiralé. Au niveau de la poche stomacale en formation, l'apparition d'un tapis glandulaire épais et d'une musculature plus riche en fibres est contemporaine de l'élimination partielle de l'épithélium préexistant. Dans le pancréas, une régénération active succède à l'importante nécrose.

III. CONSÉQUENCES PHYSIOLOGIQUES ET IMMUNOLOGIQUES

Les diverses réponses cellulaires retentissent sur la physiologie des larves métamorphosées. La réorganisation synaptique dont le système nerveux central en maturation est le siège, précède l'élaboration de nouveaux réflexes (réflexe cornéen,...). Elle favorise également la vision binoculaire, les yeux se rapprochant du plan de symétrie de l'animal.

L'équilibre hydrominéral est modifié. Au niveau de la peau, par exemple, un transport actif d'ions sodium vers le milieu intérieur s'installe au travers de l'épiderme qui s'épaissit. Le fonctionnement de cette «pompe à sodium» est associé à l'apparition d'une différence de potentiel entre les deux faces du tissu.

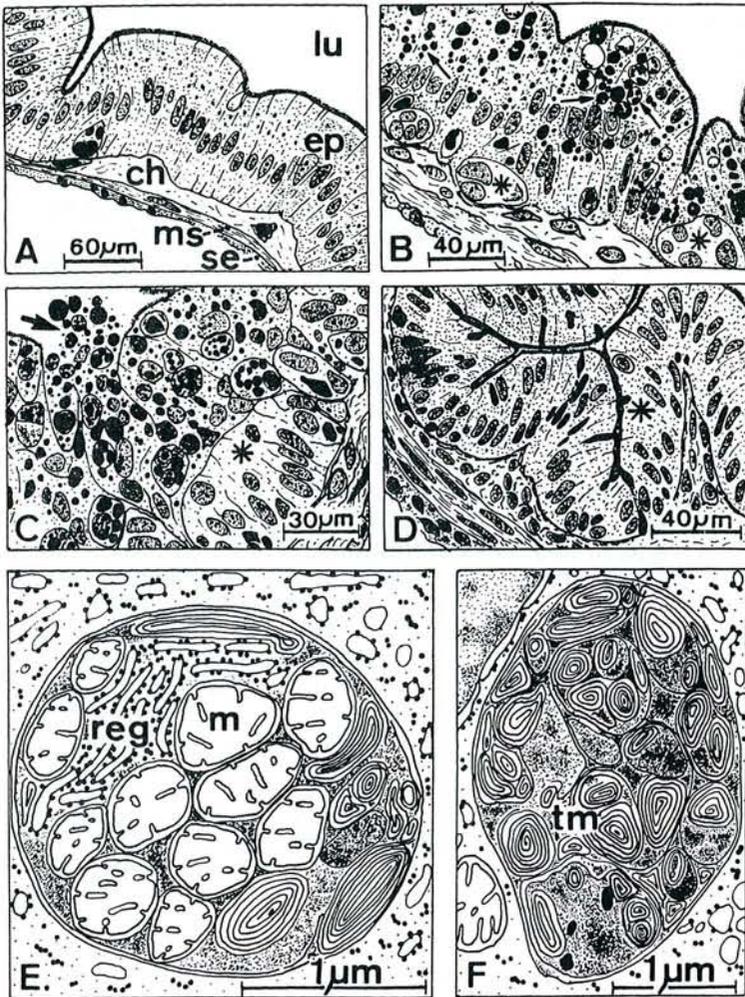


Figure 1: Intestin de têtard de *Discoglossus pictus*. A-D: micrographies photoniques. A: prémétamorphose. B: début de la métamorphose. Des lysosomes (flèches) apparaissent dans l'épithélium initial, sous lequel des cellules embryonnaires se multiplient (astérisques). C: milieu de la métamorphose. L'épithélium initial en dégénérescence est évacué dans la lumière intestinale (flèche), cependant que les cellules des îlots sous-épithéliaux prolifèrent (astérisque). D: fin de la métamorphose. Epithélium néoformé vilieux (astérisque). E et F: micrographies électroniques. E: début de la métamorphose. Vacuole autophagique de l'épithélium initial. F: début de la métamorphose. Corps résiduel présent dans ce même épithélium et provenant de l'évolution d'une vacuole autophagique. ch: chorion; ep: épithélium initial; lu: lumière intestinale; m: mitochondrie; ms: musculature; reg: réticulum endoplasmique granulaire; se: séreuse; tm: tourbillon membranaire. (J. Hourdry et A. Beaumont, 1985).

De nouvelles réponses immunitaires sont observées après la métamorphose, en relation avec l'apparition de nouveaux antigènes d'histocompatibilité et d'une population de lymphocytes T et B néoformés, à propriétés immunes différentes. Ces réponses deviennent également plus intenses, ce qui confirme le rejet plus rapide d'un allogreffe. Simultanément, le taux des immunoglobulines s'élève dans le plasma, et tout particulièrement celui des immunoglobulines G.

IV. QUELQUES RECHERCHES ACTUELLES SUR LA MÉTAMORPHOSE DES AMPHIBIENS

A. Approche méthodologique

Les diverses réponses cellulaires répertoriées au cours de la métamorphose sont reliées à l'expression de gènes. Beaucoup de travaux actuels sur le développement des Amphibiens portent sur les profils des expressions géniques, lors des stades successifs et en différents endroits de l'organisme.

Les progrès considérables réalisés par la génétique moléculaire nous ont permis d'affiner nos connaissances sur les produits d'expression des gènes, qu'il s'agisse des messagers transcrits ou des protéines codées. A partir de gènes clonés, des séquences nucléotidiques radioactives, capables de s'associer à des messagers et de les mettre en évidence (radiosondes moléculaires), ont été construites. Sur coupes, les messagers sont visualisés par hybridation *in situ*, après application d'une radioprobe, puis réalisation d'un protocole radioautographique. Par la technique des «Northern blots», les messagers sont séparés par électrophorèse, transférés sur un filtre, hybridés avec une radioprobe et mis en évidence par radioautographie.

Les protéines codées sont immunoprécipitées au moyen d'anticorps monoclonaux spécifiques. Le marquage des protéines par un radioprécipitateur, ou de l'anticorps par une substance chromogène ou fluorescente en lumière ultraviolette, permet la visualisation du précipité. Ce dernier forme des bandes sur un électrophorégramme (technique du «Western- blot») ou signale l'emplacement des protéines sur coupes (immunocytochimie, immunofluorescence).

L'Amphibien le plus fréquemment utilisé dans les laboratoires est le Xénope. Cette espèce n'est peut-être pas le meilleur représentant de la classe des Amphibiens, par son mode de vie strictement aquatique et par sa physiologie très marginale qui rappelle parfois celle des Poissons. Néanmoins, sa reproduction aisée, son élevage facile et, surtout, l'existence de nombreux gènes clonés chez cette espèce, compatibles avec la construction de sondes homologues beaucoup plus sûres, en font un animal de prédilection.

L'utilisation conjointe de ces techniques d'ordre moléculaire a permis de souligner l'intervention d'un cortège sans cesse accru de gènes, au cours du développement, et de démontrer que leur expression est à l'origine des réponses cellulaires précédemment évoquées.

Néanmoins, si la larve en métamorphose peut constituer un matériel de choix pour la recherche d'expressions géniques au moyen d'outils moléculaires, beaucoup de travaux de cet ordre se situent encore chez l'embryon, dont la relative simplicité favorise l'analyse.

B. Contrôle de la prolifération et de la différenciation cellulaires par les proto-oncogènes

Chez de nombreuses espèces, il est maintenant démontré que l'activité des gènes de structure est contrôlée par des gènes de régulation, qui interviennent tout au long du développement. Parmi ces gènes de régulation, les proto-oncogènes (ou oncogènes cellulaires ou c-oncogènes) président au développement normal de l'organisme, en maintenant un équilibre entre les phases de prolifération et de différenciation cellulaires (Bishop, 1983). Leur dérèglement par mutation, après action d'un agent cancérogène, peut les transformer en oncogènes délétères, induisant une prolifération anarchique et l'apparition d'une tumeur maligne. Les proto-oncogènes, qui représentent une famille de gènes très conservés sur le plan phylogénétique, sont nommés par référence à la tumeur associée. Le gène *c-myc*, par exemple, doit son nom à la myélocytomatose aviaire induite par le virus MC 49.

Lors du développement du Xénope, l'existence des phases de prolifération et de différenciation cellulaires suggère un contrôle de ces phases par les proto-oncogènes. Une corrélation entre l'expression du gène *c-myc* et la prolifération a été mise en évidence. Méchali et coll. (1989) ont démontré que les protéines *c-myc* sont nécessaires à la segmentation, au stade morula. Les observations effectuées à des stades plus tardifs ont confirmé une telle corrélation, en associant la présence de nombreux messagers et une forte activité proliférative, comme on peut le constater au stade bourgeon caudal (épiderme, vésicules optiques,...) ou chez une jeune larve (épithélium intestinal, cristallin,...) (Hourdry *et al.*, 1988).

Une implication du gène *c-myc* dans le processus de différenciation cellulaire est également suggérée par la forte expression du gène dans les tissus et/ou organes cités précédemment, dont la destinée est déjà très orientée.

Dans les ovocytes, les produits d'expression du gène *c-myc* sont très stables et s'accumulent pendant plusieurs mois dans le cytoplasme. Très tardivement, après la fécondation, ces produits d'expression d'origine maternelle participent au contrôle de la prolifération cellulaire chez le jeune embryon. Au cours de l'embryogenèse, de nouveaux produits sont exprimés à partir des gènes *c-myc* de l'organisme engendré, et ils se substituent aux produits d'expression maternels qui disparaissent progressivement.

Diverses observations ont également confirmé une intervention des proto-oncogènes *c-ras* et *c-fos* dans les processus de prolifération et de différenciation cellulaires, à la fois chez l'embryon et chez la larve (Mohun *et al.*, 1989; Andéol *et al.*, 1990).

Les rares travaux concernant l'expression des proto-oncogènes pendant la métamorphose soulignent leur implication, lors des réponses de

prolifération et de différenciation qui s'installent dans les tissus néoformés (Mohun *et al.*, 1989). Cette crise morphogénétique semble *a priori* très prometteuse pour analyser l'expression de tels gènes, ce que nous avons commencé de réaliser au niveau des épithéliums gastrique et intestinal avec les gènes *c-myc* et *c-ras*.

C. L'adhésion cellulaire

Chez les Vertébrés, les cellules en contact se reconnaissent grâce à des molécules d'adhésion glycoprotéiques portées par leur surface (cell adhesion molecules ou CAMs), qui contrôlent la morphogenèse. Ces facteurs empêcheraient la poursuite des divisions des cellules et favoriseraient leur différenciation. L'un d'entre eux a d'abord été signalé dans le tissu nerveux, d'où son nom (N-CAM). Cette molécule appartient à la famille des immunoglobulines G (Edelman, 1987). Elle se résout en une série de polypeptides, dont les proportions varient dans les tissus avec le stade de développement, en relation avec une modulation probable de la fonction adhésive et morphogénétique de la molécule N-CAM.

Chez le Xénope, la N-CAM a été visualisée par immunofluorescence, au moyen d'anticorps anti N-CAM (Levi *et al.*, 1990). Lors de la métamorphose, l'expression de son gène demeure élevée dans le système nerveux central, tandis que d'importants remaniements affectent le cerveau. Une telle expression peut être également provoquée par la thyroxine dans le foie de têtards en prémétamorphose, alors que l'organe subit une réorganisation structurale et métabolique.

D'autres molécules d'adhésion cellulaire, comme les cadhérines, sont plus particulièrement remarquées dans les épithéliums qui s'organisent. Chez le Xénope en métamorphose, une E-cadhérine est visualisée dans certains épithéliums très remaniés, où interfèrent des phases d'histolyse et d'histogénèse, comme les épithéliums intestinal ou cutané (Levi *et al.*, 1991).

D. Les récepteurs des hormones thyroïdiennes

Baucoup de travaux portent actuellement sur ces récepteurs protéiques, à localisation nucléaire et à haute conservation phylogénétique, qui sont codés par les proto-oncogènes *c-erb-A*. Ceux-ci appartiennent à une famille de gènes connue pour exprimer aussi les récepteurs d'autres signaux de développement, dont les hormones stéroïdes, la vitamine D3 ou l'acide rétinoïque.

Chez le Xénope, les messagers des récepteurs des hormones thyroïdiennes s'accumulent dans les cellules du têtard, bien avant sa métamorphose (Baker et Tata, 1990; Yaoita et Brown, 1990). L'apparition de ces messagers dans les cellules de la très jeune larve marque le moment où celles-ci deviennent compétentes, c'est-à-dire capables de répondre aux hormones.

Suite à leur positionnement sur les récepteurs, les hormones thyroïdiennes exercent un contrôle des gènes, qu'elles activent ou répriment, et préparent les réponses cellulaires observées à la

métamorphose (Hourdry et Beaumont, 1985). Les protéines réceptrices pourraient se lier à des éléments définis du génome (éléments de réponse des hormones thyroïdiennes), ce qui entraînerait une régulation des expressions géniques, dont celles de proto-oncogènes (*c-myc*, *c-fos*,...).

V. CONCLUSION

Diverses réponses cellulaires sous-tendent le changement de plan d'organisation que constitue la métamorphose des Amphibiens. Ces réponses sont provoquées par un ensemble de signaux, parmi lesquels les hormones thyroïdiennes occupent une place centrale en modulant l'expression des gènes.

Les récents progrès de la biologie moléculaire ont introduit dans les laboratoires des outils très précieux (sondes, anticorps,...), permettant une meilleure analyse du développement. Les travaux actuels d'ordre moléculaire portent en grande partie sur les stades précoces (embryons, jeunes larves), dont la très relative simplicité favorise les observations. En revanche, les crises morphogénétiques comme la métamorphose offrent encore un large champ d'investigation. Le rôle prépondérant des proto-oncogènes et des facteurs d'adhésion cellulaires, dont l'activité semble modulée par les hormones thyroïdiennes, est maintenant annoncé. De nouveaux axes de recherches sont aussi apparus, qui établissent un contrôle du plan d'organisation par des facteurs de croissance ou des gènes homéotiques. En bref, une approche supplémentaire de la métamorphose, et ce n'est pas là la moindre de ses qualités, est rendue possible par les apports de la biologie moléculaire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDÉOL, Y., GUSSE, M. et MÉCHALI, M. (1990) - Characterization and expression of a *Xenopus* ras during oogenesis and development. *Develop. Biol.*, 139: 24-34.

BAKER, B.S. et TATA, J.R. (1990) - Accumulation of proto-oncogene *c-erb-A* related transcripts during *Xenopus* development: association with early acquisition of response to thyroid hormone and estrogen. *EMBO J.*, 9: 879-885.

BISHOP, J.M. (1983) - Cellular oncogenes and retroviruses. *Annu. Rev. Biochem.*, 52: 301-354.

EDELMAN, G.M. (1987) - CAMs and Igs: cell adhesion and the evolutionary origins of immunity. *Immunol. Rev.*, 100: 12-44

HOUDRY, J. et BEAUMONT, A. (1985) - *Les métamorphoses des Amphibiens*. Masson / Singer-Polignac, Paris.

HOUDRY, J., BRULFERT, A., GUSSE, M., SCHOEVAERT, D., TAYLOR, M.V. et MÉCHALI, M. (1988) - Localization of *c-myc* expression during oogenesis and embryonic development in *Xenopus laevis*. *Development*, 104: 631-641.

LEVI, G., BRODERS, F., DUNON, D., EDELMAN, G.M. et THIERY, J.P. (1990) - Thyroxine-dependent modulations of the expression of the neural cell adhesion molecule N-CAM during *Xenopus laevis* metamorphosis. *Development*, 109: 681-692.

LEVI, G., GUMBINER, B. et THIERY, J.P. (1991) - The distribution of E-cadherin during *Xenopus laevis* development. *Development*, 111: 159-169.

MÉCHALI, M., EVAN, G. et GUSSE, M. (1989) - Rôle de la protéine *c-myc* dans le développement embryonnaire précoce chez le Xénope. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, 308: 213-218.

MOHUN, T.J., GARRETT, N. et TAYLOR, M.V. (1989) - Temporal and tissue-specific expression of the proto-oncogene *c-fos* during development in *Xenopus laevis*. *Development*, 107: 835-846.

YAOITA, Y. et BROWN, D.D. (1990) - A correlation of thyroid hormone receptor gene expression with amphibian metamorphosis. *Genes and Development*, 4: 1917-1924.

J. HOURDRY
Laboratoire Biologie du développement des Vertébrés inférieurs
Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay
Bâtiment 441, 91405 ORSAY-Cedex (France)

LA NÉOTÉNIE DANS LE GENRE *TRITURUS* : MYTHES ET RÉALITÉS

par

Michel BREUIL

Résumé - L'absence de métamorphose avec acquisition de la maturité sexuelle (néoténie totale = pédogenèse) se rencontre principalement chez *Triturus alpestris*, *T. vulgaris* et *T. helveticus*. Traditionnellement (voir par exemple Duellman et Trueb, 1986), on associe la néoténie à des milieux aquatiques stables entourés par des milieux terrestres hostiles (lacs oligotrophes d'altitude). Ce portrait-robot est loin de représenter la réalité. Chez ces trois espèces, la néoténie apparaît dans des milieux aquatiques instables voire temporaires entourés soit par des milieux favorables soit «désfavorables». Un milieu terrestre peut être hostile en surface et tout à fait favorable en profondeur. Ceci est particulièrement vrai dans les reliefs karstiques, aux cavités souterraines développées, ou dans tout milieu où les terriers de mammifères sont nombreux. Cette observation et d'autres arguments sont suffisants pour diminuer le rôle de l'hostilité du milieu terrestre comme facteur sélectionnant les individus génétiquement incapables de se métamorphoser. La néoténie dans les lacs oligotrophes serait due à un ralentissement voire un blocage du système endocrinien par des facteurs écologiques (froid, faible luminosité) occasionné par la fréquentation du fond des lacs dans la journée. Dans les milieux instables le déterminisme de la néoténie n'est pas établi. La néoténie peut aussi avoir une base génétique plus ou moins influençable par les facteurs du milieu. Le plus souvent les tritons néoténiques se métamorphosent rapidement en aquarium (1 mois), mais dans une même population, dans les mêmes conditions d'élevage, la variabilité est très grande. L'état néoténique augmente la variation phénotypique de la population, les néoténiques apparaissent avantagés en milieu aquatique sur les métamorphosés par leur plus grande aptitude à se déplacer et à stationner dans la colonne d'eau et donc à exploiter de nouvelles ressources alimentaires.

Mots-clés : *Triturus*. Néoténie. Déterminisme. Écologie. Adaptation. Population.

Summary - The phenomenon of attaining sexual maturity while retaining the larval phenotype (total neoteny or paedogenesis) is met mainly in three european newt species: *Triturus alpestris*, *T. vulgaris*, *T. helveticus*. The traditional view of the phenomenon is to associate neoteny with stable and fish-free aquatic medium surrounded by harsh terrestrial habitat as in oligotrophic lakes (see E. G. Duellman and Trueb, 1986). This picture is far from the truth. In these species, neoteny also occurs in unpredictable and temporary water bodies surrounded by harsh or favorable terrestrial medium. A harsh surface terrestrial medium could be propitious in depth, this is true in limestone countries or in grounds dug by mammal burrows. So this line of argumentation is sufficient to minimize the terrestrial medium hostility as the factor leading to the selection of genetical individuals unable to undertake metamorphosis. Neoteny in oligotrophic lakes would be induced by a slow down indeed a failure of the endocrin system by ecological factors (cold, low brightness) at the bottom of the lake. In unpredictable water bodies, neoteny determinism is not clear. Neoteny has also a genetical basis the expression of which can be influenced more or less by ecological factors. Most of the time metamorphosis occurs in about one month in breeding rooms, but sometimes the newts never metamorphose. Neoteny increases population phenotypical variability, thus neotenic individuals seem to get an advantage on metamorphosed ones by their greatest ability to regulate their position in the water column and thus to prey on new food resources.

Key-words : *Triturus*. Neoteny. Determinism. Ecology. Adaptation. Population.

Manuscrit accepté le 7 février 1992

I. INTRODUCTION

Le terme de néoténie a été introduit par Kollmann en 1884 dans trois publications différentes (Kollmann, 1884 a, b et c). La première rédigée a été achevée en août 1883 et publiée en allemand dans le tome 1883 du «*Verhandl. Naturf. Ges.*» à Bâle qui serait paru en 1884 d'après Dubois (1979), en 1882 d'après Smith (1951) et en 1885 d'après Gould (1977). Une version française a été écrite en octobre 1883 dans le tome 1883/84 du «*Rec. Zool. Suisse*» paru en 1884. Cette dernière version correspond à la traduction du texte allemand avec quelques modifications mineures. Une communication a été présentée le 20 août 1883 à l'Association française pour l'avancement des sciences et publiée dans ses *Comptes Rendus* en 1884 avec des remarques de Lataste (1884).

Pour Kollmann, ce terme s'applique d'abord aux têtards d'anoures qui prolongent leur séjour dans l'eau. Puis est abordée la comparaison avec le célèbre axolotl qui n'a poussé son développement que jusqu'à l'état de pérennibranche. L'hypothèse de l'atavisme proposée par Weissmann (cité par Kollmann) est écartée «car l'amblystome doit passer par la phase larvaire comme le font tous les tritons. S'il s'arrête en ce point de son développement normal, si l'axolotl oublie de passer à la vie terrestre, ce n'est pas un atavisme dans le sens strict du terme». La persistance de cet état larvaire ne correspond pas aux yeux de Kollmann à un arrêt de développement «car il implique l'idée d'une cause pathologique, et la localisation à certains organes (bec de lièvre, gueule de loup, spina bifida, etc.)». Cette vision de l'arrêt de développement me paraît néanmoins bien restrictive; Kollmann réserve ce terme à des organes isolés et non pas à l'ensemble de l'organisme. «La persistance d'un état inférieur de l'ontogénèse chez des vertébrés aussi élevés dans l'échelle est un fait biologique absolument nouveau et donc les notions existantes (atavisme, arrêt du développement) ne cadrent que d'une manière très incomplète, et c'est faire naître de nouvelles difficultés que de chercher à en faire ici l'application. C'est pourquoi j'ai proposé le terme de néoténie (de néos = jeune et de teneia = retenir) pour indiquer la rétention d'une phase de développement». Comme on le voit la définition du terme de néoténie se précise au cours de la pensée de Kollmann. C'est d'abord la conservation de la forme larvaire, puis la rétention d'une phase du développement et enfin la persistance de l'état imparfait de larve. Trois formulations qui désignent le même phénomène à savoir un arrêt de développement où à première vue, tous les organes sont touchés à l'exception des gonades qui peuvent être capables de produire des gamètes. L'individu est alors un adulte fonctionnel.

Au cours du développement ontogénique, l'espèce *Ambystoma mexicanum* passe par trois phases : (1) la phase larvaire où l'individu est immature, (2) la phase d'Axolotl, c'est-à-dire une forme larvaire capable de se reproduire, décrite au départ sous le nom de *Siredon mexicanum* et enfin (3) la forme métamorphosée connue sous le nom d'Ambystome. A propos de ces transformations, Kollmann écrit: «Dans certaines circonstances, cet animal peut oublier la dernière phase de son ontogénie, et se contenter de conserver celle de *Siredon*». Ainsi, Kollmann est amené

à distinguer une néoténie totale qui correspond à l'acquisition de la maturité sexuelle chez des larves, d'une néoténie partielle ne conduisant pas à la reproduction. On notera que Dubois (1979) en s'appuyant sur l'étymologie du terme considère que les appellations de Kollmann ne sont pas logiques. En effet, un individu capable de se reproduire possède des gonades fonctionnelles, c'est-à-dire le caractère adulte par excellence. Ainsi, suivant cet auteur, on ne peut considérer qu'il est totalement juvénile et donc le qualificatif de néoténie totale ne devrait être employé que pour les individus ne possédant aucun caractère adulte. La néoténie totale de Dubois (1979) correspond à la néoténie partielle de Kollmann (1884 a, b et c) et inversement!

Les facteurs responsables de la néoténie ne sont pas clairement envisagés par Kollmann, si ce n'est l'arrivée précoce de l'hiver et une altitude élevée, autrement dit, de basses températures. Il évoque l'existence de conditions internes et externes qui exercent une grande influence sur les urodèles. Kollmann suppose que la néoténie est due à une force organique (vitalisme?) qui peut être que partielle - c'est-à-dire ne pas s'exprimer dans toute sa potentialité - et amener simplement à une hibernation des larves sans pour autant qu'il y ait arrêt de développement, ou totale et conduire à la maturité sexuelle. La néoténie est une propriété des organismes qui pourrait entrer en action à un stade quelconque du développement aussi bien chez les animaux que chez les végétaux. Cette dernière intuition de Kollmann est des plus justes, la persistance d'une partie d'un état inférieur de l'ontogenèse chez des êtres vivants plus évolués est un des mécanismes actuellement considérés comme des plus importants dans l'évolution des êtres vivants. Il suffit de voir le regain d'intérêt dans cette approche de la biologie de l'évolution provoqué par la sortie de «Ontogeny and Phylogeny» de Gould (1977).

Camerano a été le premier auteur à suivre Kollmann et à appliquer le terme de néoténie. Il put même développer la pensée de Kollmann d'autant mieux qu'il avait consacré deux importants travaux à la vie branchiale et au développement des amphibiens (Camerano, 1883 a et b; 1884 a et b). Camerano (1884 a) écrit «Chez beaucoup d'Amphibies la période durant laquelle ils portent des branchies se prolonge dans certaines circonstances d'une façon indéfinie. C'est cette prolongation anormale que l'auteur propose de désigner sous le terme de néoténie». Camerano suggère que «la néoténie n'est pas un arrêt de développement parce que les organes qui annoncent l'arrivée de l'âge adulte sont parfaitement développés et peuvent entrer en fonctions (en ce sens, Camerano est en désaccord avec Kollmann). La néoténie consiste purement dans le fait que l'animal quoique bien adulte porte encore comme organe larvaire des branchies». En fait, ces tritons sexuellement matures, peuvent posséder d'autres caractéristiques larvaires, les branchies n'étant pas les seuls traits à être conservés mais ce sont les plus visibles. L'animal apparaît comme une mosaïque de caractères métamorphosés et de caractères larvaires avec toutes les proportions possibles. Pour Camerano (1884 a), «la vie aquatique prolongée outre mesure dans ce cas-là amène à des changements, dans les organes locomoteurs, dans la couleur, dans les formes du corps, etc., en faisant ainsi passer l'animal de la forme terrestre

à la forme aquatique, en lui faisant ainsi repasser par une marche rétrograde l'échelle phylogénétique. La néoténie résulte donc d'une adaptation de l'espèce au milieu ambiant, ce qui devient par là une cause de métamorphose régressive... On peut faire passer les amphibiens de la vie branchiale à la vie pulmonaire, ou vice versa». (sic!).

Il n'est pas dans notre propos de discuter de toutes les définitions données par la suite au terme de néoténie, d'autres l'ont déjà fait. Pour les Urodèles européens, on pourra consulter: Schreiber (1933); Gallien (1952); Fuhn (1963); Delsol (1954); Rocek (1974); Gabrion (1976); Gould (1977); Dubois (1979 et 1986). Afin d'éviter toute confusion, nous emploierons le terme de néoténie dans le sens de Kollmann avec la synonymie suivante: néoténie partielle = hibernation des larves sans acquisition de la maturité sexuelle, néoténie totale = pédogénèse, c'est-à-dire larves sexuellement mûres. Comme nous le verrons par la suite, l'emploi de ce terme pose quelques problèmes particulièrement délicats. En effet, l'état néoténique (paedomorphisme, Dubois, 1986) peut provenir d'un retard du développement somatique par rapport au moment de l'acquisition de la maturité sexuelle qui apparaît alors en temps normal ou inversement d'une acquisition plus précoce de la maturité sexuelle. Comme nous le montrerons par la suite, la signification de ces deux phénomènes n'est pas la même. Il est bien évident que dans une population où la néoténie totale est présente, elle est associée à la néoténie partielle.

L'objet de cet article est de faire le point sur le déterminisme de la néoténie en s'intéressant plus particulièrement aux populations où la néoténie est stable dans le temps, en nous concentrant principalement sur la variété des milieux dans lesquels le phénomène de la néoténie est rencontré. La confrontation des différents cas de néoténie observés chez *T. alpestris* et chez *T. vulgaris* dans les Alpes, les Balkans et la péninsule Italienne ainsi que chez *T. helveticus* dans le sud-est de la France amène à des conclusions qui s'opposent parfois aux interprétations classiquement proposées. La raison en est fort simple, les populations néoténiques ne sont pas cantonnées à un seul type de milieu comme on le lit trop souvent. Bien qu'elles soient principalement localisées à la région méditerranéenne, il existe d'autres populations de tritons néoténiques qui semblent permanentes: en Allemagne pour *Triturus alpestris* (Henlé, 1983) et *Triturus helveticus* (Van Gelder, 1973), en Hongrie pour le *Triturus vulgaris* (Dely, 1967). La néoténie est un problème avant tout d'ordre écologique (même si celle-ci a parfois un déterminisme génétique) et c'est par l'étude de l'écologie de ces populations que des éléments précis de réponse pourront être apportés. Les études de laboratoire sur le système endocrinien devraient amener à établir de manière précise l'interaction entre celui-ci et les facteurs du milieu ou dans le cas d'une néoténie à déterminisme génétique quels sont le ou les niveaux d'action des gènes impliqués dans son non fonctionnement. En matière de néoténie chez les tritons les situations sont différentes et il faut se méfier des généralisations abusives. Cet article n'aborde pas tous les aspects de la néoténie dans le genre *Triturus*. Les problèmes de déséquilibre de la *sex-ratio*, des relations entre néoténiques et métamorphosés d'une même population, de la dynamique des populations, de la métamorphose dans leur milieu naturel,

de leur système endocrinien, de leur morpho-anatomie, de l'apparition sporadique d'individus néoténiques, de la labilité du phénomène... seront envisagés dans un travail ultérieur en cours d'élaboration.

II. DÉTERMINISMES DE LA MÉTAMORPHOSE ET DE LA NÉOTÉNIE

C'est l'hormone thyroïdienne qui est responsable de la métamorphose des tritons (comme de tous les Amphibiens). Sa production par la thyroïde et l'augmentation de sa concentration plasmatique déclenche la métamorphose. Elle agit directement au niveau du génome en activant le fonctionnement de certains gènes ou au contraire en inhibant d'autres. Son action ne peut avoir lieu que si elle se fixe sur des récepteurs membranaires et par la suite se trouve transférée sur des récepteurs nucléaires. Ceux-ci doivent être présents en quantité suffisante pour déclencher la métamorphose de la cellule-cible, c'est-à-dire la modification de l'expression de certains de ces gènes (voir Hourdry et Beaumont, 1985). En théorie, toutes les étapes antérieures à la fixation de la thyroxine sur les récepteurs nucléaires peuvent présenter un dysfonctionnement. On ne peut non plus écarter l'absence de reconnaissance des séquences géniques à réguler par le complexe récepteur-thyroxine. Cependant cette dernière hypothèse peut être rejetée dans la majorité des cas puisque les tritons néoténiques conservent la possibilité de se métamorphoser en présence de thyroxine exogène comme l'ont montré Hadzimahmutovic-Tvrkovic (1960) et Pocrnjic (1968) sur *T. alpestris montenegrinus*. Les différentes études réalisées sur le système endocrinien des tritons néoténiques révèlent, à une exception près (Von Ebner, 1877), l'existence d'une thyroïde inactive se caractérisant par une taille réduite (Kuhn, 1925; Hartwig et Rotmann, 1940; Seliskar et Pehani, 1941, Pocrnjic, 1962 (cité par Pocrnjic, 1968), Andreone *et al.*, 1991; Breuil et Briançon, inédits). Cette inactivité peut être due à une des trois causes suivantes bloquant une, voire plusieurs étapes, des réactions biochimiques amenant à la libération progressive d'une quantité de plus en plus importante de thyroxine: (1) mutation amenant à la production d'une enzyme toujours inefficace et rendant inactif l'axe hypothalamo-hypophyso-thyroïdien, (2) facteur épigénétique bloquant ou ralentissant le fonctionnement de cet axe et (3) mutation qui suivant les conditions du milieu amènera le fonctionnement ou le non fonctionnement de cet axe endocrinien. Cette dernière hypothèse correspond à la notion de terrain génétique favorable à l'apparition de la néoténie. Rien *a priori* n'implique que tous les cas de néoténie soient imputables à une seule et unique cause. De plus, au sein d'une même population, le déterminisme de la néoténie peut être différent d'un individu à l'autre. Ainsi, dans une population de tritons pédogéniques, on pourrait rencontrer au moins trois catégories d'individus selon leur comportement métamorphique: (1) des individus qui se métamorphoseront quelles que soient les conditions du milieu, (2) des individus qui seront toujours néoténiques et (3) des individus qui se métamorphoseront suivant les conditions du milieu. Ainsi, plus les populations vivent dans un milieu froid, plus le taux de néoténie devrait être élevé puisque les individus du troisième groupe deviendront pédogéniques par effet de milieu.

III. LA NÉOTÉNIE : UNE RÉPONSE ADAPTATIVE À L'HOSTILITÉ DU MILIEU TERRESTRE ?

Le point important est de cerner les facteurs responsables du phénomène de la néoténie. La seconde hypothèse envisagée ci-dessus correspond aux premières explications proposées: manque d'iode qui empêche la synthèse de thyroxine (Champy et Demay, 1950), facteur antithyroïdien (Dodd et Callan, 1955), températures basses diminuant la vitesse de développement (Camerano, 1883 a, Despax, 1920, Smith, 1951, 1973), mais surtout abaissant la sensibilité des tissus périphériques à la thyroxine (voir par exemple Hourdry et Beaumont, 1985). Elles sont jugées «mechanistic and non evolutionary» par Gould (1977) bien que cet auteur reconnaisse qu'elles puissent éventuellement intervenir, «but leave open the issue of whether any adaptative significance can be ascribed to consistent patterns in the frequency of paedomorphosis». Sprules (1974) brosse à propos des *Ambystoma* un tableau des conditions écologiques dans lesquelles la néoténie totale se rencontre. Ainsi, le portrait-robot des milieux abritant des populations néoténiques correspondrait à des points d'eau entourés par un environnement terrestre hostile avec des fluctuations importantes de la température, un manque de gîtes terrestres et de nourriture, une faible humidité, un milieu aquatique permanent et stable, dépourvu de poissons. Ce tableau brossé par Sprules (1974) s'appliquerait aussi, d'après Duellmann et Trueb (1986), à plusieurs espèces de *Triturus*. Ces auteurs écrivent: «but in each species (of *Triturus*) neoteny occurs in population living in permanent water in harsh terrestrial environments». Pour *Triturus alpestris* Gould (1977) et Sprules (1974) s'appuient sur Wilbur et Collins (1973): «On the plains of France and Italy the newt *Triturus alpestris* metamorphoses, but at high altitude neoteny is common». Ce passage aurait été emprunté à Steward (1969); en fait il provient de Smith (1951) et a été tronqué du morceau suivant «due presumably to the cold, the development of the tadpole is greatly retarded, and after long residence there a breed has evolved in which neoteny is common». A lire Smith, la néoténie serait d'abord due à un effet épigénétique (le froid), puis à l'apparition d'une lignée, à la suite d'une mutation où la néoténie deviendrait un caractère fixé. Autrement dit, un effet Baldwin non déclaré ou une assimilation génétique (Matsuda, 1982). Quoi qu'il en soit, en Italie, contrairement à ce qu'affirme Smith (1951 et 1973), la néoténie peut se rencontrer à de basses altitudes (Camerano, 1883 a). Depuis les travaux de Camerano, de nouvelles populations de *T. a. apuanus* néoténiques vivant à de basses altitudes sont connues (Andreone, 1990) et certaines d'entre elles occupent des milieux aquatiques instables voire temporaires (Andreone et Dore, sous presse; Andreone *et al.*, sous presse). Il en est de même pour *T. a. inexpectatus* (Dubois et Breuil, 1983)(fig.1). Dans les Balkans, la néoténie apparaît chez *T. alpestris* et *T. vulgaris*, ces populations habitent parfois dans des milieux aquatiques instables à des altitudes inférieures à 850 m (voir p. 17). Il est dommage que de telles images erronées (hostilité du milieu terrestre, stabilité du milieu aquatique) reposant sur d'anciennes données soient colportées dans la littérature sans examen critique et fassent par la suite autorité.



Figure 1: Lago dei Duo Uomini, Calabre, Italie, 1077 m. C'est un lac temporaire situé au fond d'une cuvette entourée d'une forêt de feuillus. C'est la localité type de *T. a. inexpectatus* Dubois & Breuil 1983. Cette sous-espèce présente une tendance à la néoténie. *T. italicus* et *T. carnifex* se reproduisent aussi dans ce lac mais se métamorphosent normalement. Dans cette localité, ce n'est pas le milieu terrestre qui est hostile mais le milieu aquatique !



Figure 2: Mare de Vitoio, Garfagnana, Italie, 550 m. C'est un abreuvoir artificiel d'au moins un mètre de profondeur qui abrite des *T. a. apuanus* néoténiques. Ce milieu aquatique est envahi par la végétation. Des tritons crêtes se métamorphosent normalement s'y reproduisent. La température peut sans doute atteindre des valeurs élevées en été ce qui est favorable à la métamorphose. Le milieu terrestre est formé d'une prairie au pied du village.

Comme on vient de le voir, l'hypothèse proposant le blocage direct de la métamorphose par les facteurs du milieu ne fait pas l'unanimité. Le milieu n'aurait pas vraiment son mot à dire dans cette altération du cycle de développement; elle est trop mécaniste. On lui préfère souvent le tout puissant pouvoir des gènes sur le développement. Autrement dit une néoténie à déterminisme héréditaire sur laquelle le milieu n'aurait aucune prise.

Pour des auteurs nord-américains comme Wilbur et Collins, Gould, Duellmann et Trueb, la néoténie n'apparaît pas comme la conséquence de la vie dans un milieu donné, générateur de contraintes de développement. Elle apparaît comme le résultat de la sélection naturelle favorisant, c'est-à-dire donnant de plus grandes chances de reproduction, à des animaux à moeurs plus aquatiques qui évitent ainsi d'aller mourir d'inanition ou de déshydratation dans un milieu terrestre qui leur est hostile.

Parmi les mutations créant le polymorphisme génétique, il doit en exister qui amènent à des perturbations du fonctionnement de l'axe hypothalamo-hypophyso-thyroïdien; le résultat est l'absence de libération en quantité suffisante de thyroxine (T4 et T3) dans le milieu sanguin et donc l'absence de métamorphose. De la même manière, il peut exister une perturbation, d'origine génétique, au niveau des cellules des tissus périphériques qui deviennent incapables d'agir sur leurs gènes impliqués dans la métamorphose. Comme toute mutation qui se respecte, la fréquence d'apparition reste faible. On pourrait interpréter ainsi les tritons pédogéniques trouvés sporadiquement dans différents milieux. Par leur fréquence d'apparition, ces tritons néoténiques font penser aux individus présentant des anomalies de pigmentation (albinisme, flavisme, mélanisme...) dont l'origine génétique semble indéniable. De plus, on rencontre avec une fréquence plus faible des tritons néoténiques albinos qui semblent présenter une néoténie stable, c'est-à-dire persistante en dehors du biotope originel (Schreitmüller, 1923). Dans cette situation on pourrait évoquer un dysfonctionnement au niveau de l'hypophyse touchant la libération de TSH et de MSH.

Pour que cette mutation provoquant la néoténie (quel que soit son niveau d'action) se répande dans la population, il faut que son porteur possède un avantage sélectif sur les individus métamorphosés ou alors qu'elle apparaisse dans une population d'effectif réduit. Dans cette dernière situation, sa diffusion dans la population, par le jeu des phénomènes aléatoires, peut se faire indépendamment de tout avantage sélectif que ce soit par rapport au milieu terrestre ou par rapport au milieu aquatique. A en croire Sprules, Gould et bien d'autres, l'avantage implicite du néoténique chez les Ambystomes et donc les tritons résulterait dans l'augmentation de la durée de vie liée à la disparition de la mortalité en milieu terrestre puisqu'il ne semble pas exister de différences dans l'âge d'acquisition de la maturité sexuelle entre les métamorphosés et les néoténiques d'une même population (Sprules, *in* Gould, 1977). Par une étude squelette-chronologique, Smirina et Sofianidou (1985) ont montré que les tritons métamorphosés et néoténiques du lac Dracolimi dans les monts du Pinde en Grèce (Timphi, voir Breuil et Parent, 1988) ont une durée de vie qui atteint 6-7 ans. C'est une valeur inférieure à celle trouvée par Breuil (1986) (9-10 ans) pour des populations de triton alpestre à cycle



Figure 3: Lac de Beranne. Parc National des Ecrins, France, 2346 m. Lac oligotrophe de 2 à 3 m de profondeur entouré par des éboulis rocheux et de la pelouse alpine rase battue par des vents parfois violents. Les tritons alpestres adultes métamorphosés de ce lac semblent hiberner pour l'essentiel dans l'eau comme nous l'avons observé dans tous les lacs d'altitude du Parc National des Ecrins. Les larves ne se métamorphosent qu'après une ou deux hibernations. La pédogenèse n'est pas connue dans cette station où le milieu terrestre apparaît hostile !



Figure 4: Jezeru. Parc National du Triglav, Slovénie, 1450 m. Lac de 8 m de profondeur situé au fond d'une cuvette entourée de forêt de conifères. Ce lac abritait des tritons alpestres métamorphosés et néoténiques ainsi que *T. vulgaris* et *T. carnifex* se métamorphosant normalement (Seliskar et Pehani, 1935). Les tritons alpestres néoténiques fréquentaient les zones les plus profondes du lac. Les tritons ont été détruits par un alevinage à la fin des années 1930. Dans cette localité, ni le milieu terrestre, ni le milieu aquatique ne sont défavorables aux tritons.

normal des Alpes vivant à altitude égale dans des lacs oligotrophes entourés par des milieux terrestres dont l'hostilité apparente n'a rien à envier aux précédents (fig. 3). Avec la même technique, Andreone *et al.* (sous presse) ont montré que les populations de tritons néoténiques ont des âges moyens inférieurs (2,9 à 3,5 ans) à ceux de populations de tritons métamorphosés (4,2 à 7,8 ans). Nos observations sur le triton alpestre du lac de la Cabane (fig. 9 et 10) et des lacs d'altitudes du Parc national des Ecrins (Breuil, 1986) sont globalement en accord avec cette idée. De plus, les tritons métamorphosés, aussi bien mâles que femelles du lac de la Cabane, semblent légèrement plus petits que les pédogéniques, mais la différence n'est pas significative. Nos observations actuelles en aquarium montrent que certains individus néoténiques immatures âgés de deux ans entreprennent une métamorphose plus ou moins rapide⁽¹⁾ et acquièrent progressivement, en automne et durant l'hiver, les caractères sexuels secondaires. Après dix mois de captivité, la métamorphose de ces individus n'est toujours pas achevée. Les jeunes mâles possèdent la coloration des métamorphosés sexuellement matures mais exhibent encore des arcs branchiaux bien développés. Ces observations sont tout à fait en accord avec celles d'Andreone *et al.* (sous presse). Nous pensons que cette maturité sexuelle précoce est due à une alimentation importante et variée tout au long de l'année entraînant une croissance plus rapide que celle des tritons allant à terre. En toute rigueur, il faudrait être capable de préciser le parcours ontogénique d'un triton métamorphosé, c'est-à-dire pouvoir préciser l'âge auquel il s'est métamorphosé. Si l'on admet que la longueur totale est bien corrélée avec l'âge pour des animaux ayant le même cycle (Breuil, 1986), on en déduit que les néoténiques et les métamorphosés d'une même population ont une espérance de vie voisine (Smirina et Sofianidou, 1985). Ainsi, la disparition de la mortalité liée à la vie en milieu terrestre ne semble pas être un avantage des néoténiques sur les métamorphosés. Ceci est d'autant plus vrai que l'on rencontre des populations néoténiques de triton alpestre dans des milieux aquatiques oligotrophes, eutrophes, stables, instables, voire temporaires entourés par des milieux terrestres des plus favorables (forêts humides, prairies sur relief karstique)(fig. 3, 4, 5, 6, 7, 11, 12). Ceci est également vérifié pour *T. vulgaris* en Yougoslavie (Kalezic *et al.*, 1990). De plus, dans ces milieux terrestres réputés hostiles de Yougoslavie, on rencontre aussi bien des populations de triton ayant un cycle normal que des populations néoténiques (Breuil et Guillaume, 1985; Dzukic *et al.*, 1990). L'hostilité du milieu terrestre est une caractéristique écologique des plus mal définies d'autant plus que les informations sur la biologie des tritons durant leur phase terrestre font défaut.

Les naturalistes s'intéressant aux urodèles le savent bien, il est très difficile de trouver des tritons âgés métamorphosés en milieu terrestre. Tout au plus, à force de soulever des pierres ou des troncs, on rencontre autour des points d'eau quelques individus sporadiques. Leur nombre n'a rien à voir avec ce que l'on est en droit d'attendre au vu de la taille de la population aquatique. C'est dans les forêts humides de conifères du Monténégro que nous avons trouvé le plus de tritons en phase terrestre.

(1) Après dix mois de captivité, la métamorphose n'est toujours pas achevée. Les jeunes mâles possèdent la coloration des métamorphosés sexuellement matures mais exhibent encore des branchies encore bien développées.



Figure 5: Dracolimni du Smolikas, Monts du Pinde, Grèce, 2200 m. C'est un lac oligotrophe d'environ 4 m de profondeur. Les tritons (*T. a. veluchiensis*) n'apparaissent en nombre qu'après le coucher du soleil ou quand le temps est couvert. Chez les adultes, les trois quarts des individus sont pédogéniques. Les larves demeurent au fond (au froid et à l'obscurité) jusqu'à leur maturité. Dans une petite mare située à 1,5 km et à la même altitude, des tritons alpestres se reproduisent, mais à l'exception de quelques larves ayant hiberné, la néoténie n'est pas rencontrée. C'est le même type de milieu terrestre qui entoure ces deux milieux aquatiques.

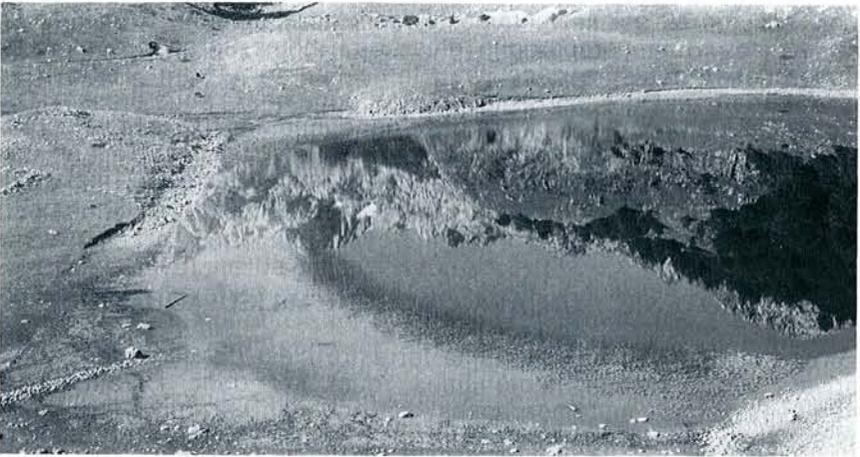


Figure 6: Bukumirsko Jezero, Monténégro, Yougoslavie, 1430 m. Lac oligotrophe mais riche en plancton d'au moins 10 m de profondeur situé au fond d'une petite vallée partiellement entourée de conifères. Ce lac constitue la localité-type de *T. a. montenegrinus* Radovanovic 1951. Cette sous-espèce est considérée comme entièrement néoténique. Quelques rares tritons alpestres normalement métamorphosés vivent dans ce lac. Breuil et Guillaume (1985) considèrent que ce taxon est à inclure dans la sous-espèce *alpestris*. Les tritons néoténiques se cachent durant le jour dans les éboulis de la zone littorale et au fond. Ils se développent au froid et à l'obscurité (Breuil et Thuot, 1983).

Que le milieu aquatique soit situé en prairie alpine, au milieu d'éboulis de rochers ou entouré par des forêts, les tritons en phase terrestre sont le plus souvent inaccessibles. Ils sortent la nuit, de manière irrégulière, rarement quand il pleut contrairement aux salamandres à moins que leur gîte ne soit complètement inondé. Ils passent leur temps dans les galeries de rongeurs, ou d'autres animaux creusant un terrier. En relief karstique recouvert par des prairies alpines, nous en avons observé des dizaines dans les réseaux souterrains. Dans ceux-ci, ils trouvent une température plus fraîche qu'en surface, une humidité convenable, un abri contre le gel et une profusion d'invertébrés, principalement des vers de terre dont ils font une très grande consommation. Ils y sont actifs la nuit, mais aussi le jour. Telles sont les observations que nous avons pu faire, entre autres, autour d'une mare dans la région parisienne et en captivité dans un aquaterrarium extérieur aménagé à cet effet. Cependant, on ne peut nier le fait que les milieux terrestres puissent être hostiles en surface. La découverte de cadavres de tritons métamorphosés sous des pierres, voire en surface autour des lacs à population pédogénique l'atteste (Breuil, 1986; Breuil et Parent, 1988; Breuil, inédit). Comme nous venons de le voir, les tritons et les ambystomes sont des animaux qui vivent sous terre à l'abri de tous les malheurs dont les menacent Wilbur et Collins, Sprules, Gould, Duellmann et Trueb et leurs nombreux disciples.

Le portrait classique des biotopes à population néoténique de tritons ne se caractérise pas par les facteurs du milieu terrestre qu'on lui prête. Dans ces milieux d'altitude, l'adoption d'une vie entièrement aquatique, par le phénomène de la néoténie, ne nous paraît pas être un avantage décisif par rapport aux tritons qui se métamorphosent normalement. En effet, dans certains lacs une proportion plus ou moins grande de tritons métamorphosés demeure dans l'eau toute l'année (Thorn, 1969; Breuil, 1986; Andreone et Dore, sous presse; Andreone *et al.*, sous presse). Dans les situations où la néoténie a une base génétique, les facteurs sélectifs, si ils existent, faisant évoluer la population vers la néoténie ne nous paraissent pas devoir être cherchés dans le milieu terrestre, mais plutôt dans le milieu aquatique.

IV. LA NÉOTÉNIE : UN AVANTAGE EN MILIEU AQUATIQUE ?

Si une diminution de la mortalité terrestre n'est pas le facteur sélectif favorisant les individus néoténiques, quel est donc l'avantage des néoténiques sur les métamorphosés? La question est loin d'être simple. Trois espèces de triton (*T. alpestris*, *T. vulgaris*, *T. helveticus*) forment des populations néoténiques. Comme celles-ci fréquentent des milieux aquatiques allant de la mare artificielle eutrophe, voire dystrophe au lac oligotrophe de plusieurs km², milieux pouvant être stables ou temporaires, les avantages des néoténiques, si avantage il y a, ne sont peut-être pas les mêmes d'une espèce à l'autre, voire d'une population à l'autre. Ainsi, nous allons aborder le problème de la biologie des populations néoténiques par milieu et par taxon.

A. Lacs oligotrophes

Comme nous l'avons vu ci-dessus, c'est la découverte des premières populations de triton alpestre néoténique dans des lacs de montagne qui est à l'origine du portrait-robot de la néoténie dans le genre *Triturus*. S'il est vrai que chez cette espèce, la néoténie est souvent associée à ce type de milieu, force est de reconnaître que ce n'est pas la situation générale. Dans les Alpes dinariques, d'après les données de Dzukic *et al.* (1990) et nos propres observations, sur les 22 populations néoténiques de triton alpestre actuellement connues, seules 15 vivent dans ce type de milieu. Les sept autres peuplent des points d'eau eutrophes naturels ou artificiels du karst dinarique à des altitudes inférieures à 850 m. Dans les monts du Pinde, deux ensembles de population néoténique sont connus (Breuil et Parent, 1988). Chacun est formé d'un lac glaciaire oligotrophe à environ 2000 m d'altitude. Curieusement, chacun de ces lacs porte le nom de Dracolimni. L'un est associé à une zone marécageuse, l'autre (fig. 5) à une mare. Le taux de néoténie est très important dans les lacs et environ 10 fois plus faible dans les milieux associés. Depuis nos travaux (Breuil et Parent, 1988), de nombreuses recherches ont été entreprises par les naturalistes grecs qui ont amené à la découverte de nouvelles localités de triton alpestre (Adamakopoulos *et al.*, 1987; Adamakopoulos et Hadjirvassanis, 1988). Le Dracolimni du Tymphi et un lac voisin (Rizina) ont été victimes d'une mort en masse; 300 et 700 tritons, larves, néoténiques, métamorphosés ont été découverts en avril 1988 dans l'eau libre de glace dans chacun de ces lacs (Papaioannou, 1988). Un phénomène de ce type a déjà été signalé en France (Le Parco *et al.*, 1981). Les causes de ces mortalités ne sont pas connues, mais on a suggéré l'apport de pesticides ou d'autres substances toxiques par les vents. De plus, mais sans lien direct avec ces mortalités, les craintes que nous avons exprimées à maintes reprises (Breuil, 1985) se sont avérées fondées. Ainsi, Dracolimni du Tymphi a été aleviné en truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*) (Papaioannou, 1988). Il est donc à craindre que cette population disparaisse complètement comme bon nombre d'autres populations néoténiques des Balkans.

En Italie, les populations néoténiques de triton alpestre habitent aussi une grande diversité de milieux naturels, artificiels (Breuil, 1986)(fig. 2), permanents et stables (Lanza, 1948, 1956, Andreone, 1990), à niveau variable voire temporaire (fig. 3) (Dubois et Breuil, 1983, Dubois, 1983, Andreone, 1990, Andreone *et al.*, sous presse). La néoténie y est exceptionnelle chez *T. vulgaris* (Lanza, 1983). Dans les péninsules Italienne et Balkanique, le triton alpestre peut cohabiter avec *T. vulgaris* et *T. carnifex* ou *T. dobrogicus*. Soit une des espèces est néoténique, soit aucune des deux, mais pour l'instant on ne connaît pas de situation où les deux espèces syntopiques forment des populations néoténiques. Cependant, Kalezic et Dzukic (1990) rapportent la découverte d'un *T. vulgaris* néoténique et d'un *T. carnifex* néoténique dans la même mare eutrophe.

Ces constatations d'ordre écologique nous ont amené à rechercher dans le milieu aquatique des différences de comportement entre les tritons alpestres néoténiques et les tritons alpestres métamorphosés. Dans les

lacs oligotrophes, l'éventuel avantage des néoténiques sur les métamorphosés aurait pu être découvert par Seliskar et Pehani (1935) (fig. 4). Breuil et Thuot (1983) (fig. 6), Breuil (1986), Breuil et Parent (1988) ont précisé les grandes lignes de l'écologie des populations néoténiques de triton alpestre balkanique. La néoténie est avant tout un phénomène naturel dont la diversité de la phénoménologie empêche l'existence d'une explication unique. Si chez *Triturus*, pour les cas étudiés de ce point de vue, la néoténie apparaît comme un blocage de la fonction thyroïdienne, il reste à déterminer précisément, au niveau endocrinien supérieur, les facteurs de ce blocage et l'influence du milieu sur l'axe hypothalamo-hypophysio-thyroïdien.

Des études biométriques (Rocek, 1974; Dzucic, 1981; Tucic *et al.*, 1985; Durovic, 1988), souvent dissociées du contexte écologique de la néoténie, ont mis en évidence que les dimensions qui montraient la plus grande variabilité entre les néoténiques et les métamorphosés étaient celles touchant à la locomotion et à la forme de la tête. En effet, toutes les études biométriques et morphologiques réalisées chez les tritons néoténiques, *T. alpestris* (Kalezic *et al.*, 1989; Kalezic *et al.*, 1990, Andreone, 1990), *T. vulgaris* (Tucic et Kalezic, 1984; Tucic *et al.*, 1985; Kalezic *et al.*, 1990), *T. helveticus* (Gabrion, 1976) mettent en évidence, une grande largeur de la tête, mais aussi une petite ouverture buccale, des membres grêles, une queue élevée avec des crêtes dorsale et ventrale, autrement dit la conservation de certains caractères larvaires. Ainsi, pour Tucic *et al.* (1985), Kalezic *et al.* (1989), la néoténie augmente la variation phénotypique de l'espèce et donc élargit sa niche écologique, ce qui diminuerait la compétition intraspécifique. Nous sommes tout à fait d'accord avec ce point de vue. Ces mêmes auteurs supposent donc que la néoténie facultative est apparue comme un moyen évolutif qui minimise la compétition intra spécifique. Ceci reste à démontrer en précisant l'avantage que possèdent les néoténiques sur les formes métamorphosées et le déterminisme de cette néoténie (contrainte du milieu, déterminisme génétique, interaction des deux facteurs précédents). Le triton alpestre métamorphosé, tout comme le triton crêté, vit sur le fond des pièces d'eau; là il n'exploite que les invertébrés vivant sur et dans la vase. Il chasse principalement à l'odorat, mais les autres sens peuvent intervenir. Il se nourrit également en surface. Pour moi, l'avantage de l'état néoténique dans les lacs oligotrophes réside dans la capacité qu'ont ces animaux à exploiter trophiquement toute la colonne d'eau du lac (Breuil, 1986). La petite bouche des néoténiques associée à la présence des fentes branchiales ouvertes facilitent la prise alimentaire en pleine eau. Ainsi, l'ouverture brusque de la bouche, crée une dépression à l'origine d'un courant d'eau chargé de plancton. Comme la cavité buccale a une petite ouverture, l'eau entre très rapidement dans celle-ci et ressort par les fentes branchiales. *Triturus vulgaris* est capable également de chasser à vue en pleine eau comme l'alpestre néoténique, ce que ne font pas *Triturus cristatus*, *T. helveticus* et *T. marmoratus*. Cette opinion est en partie partagée par Reilly (1987) qui considère que la néoténie aurait une certaine valeur adaptative si elle amenait un avantage pour une nutrition aquatique ou un moyen d'éviter un environnement terrestre peu favorable.

Les observations de Seliskar et Pehani (1935) apportent des éléments

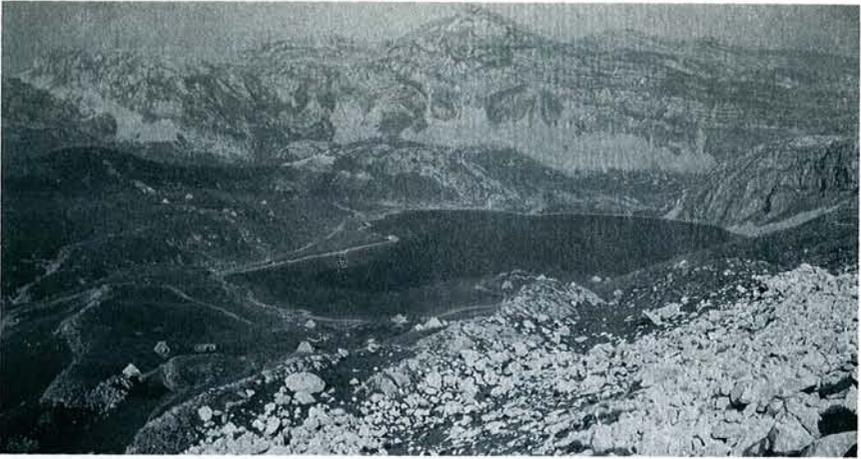


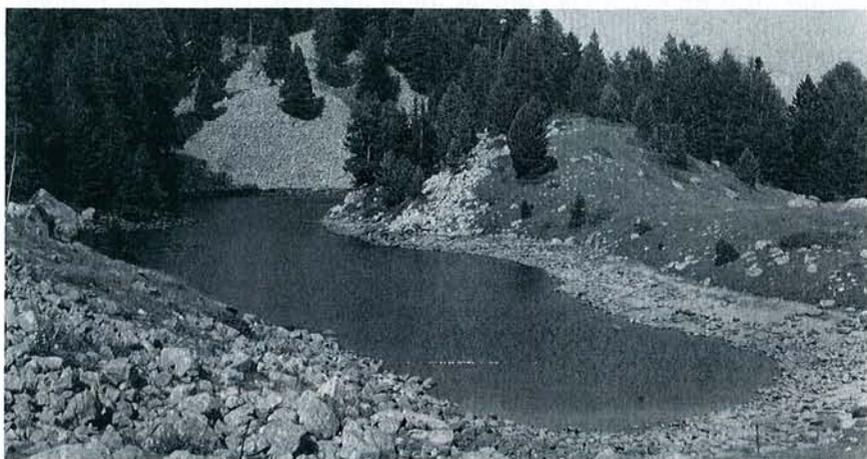
Figure 7: Kapetanovo Jezero, Monténégro, Yougoslavie, 1678 m. Lac oligotrophe de grande dimension d'au moins 20 m de profondeur. C'est la localité type de *T. a. piperianus* que l'on rencontre également dans le lac Manito (1773 m) situé juste au-dessus de lui. Ces deux lacs se situent dans un karst recouvert d'une pelouse alpine rase. Les tritons alpestres normalement métamorphosés se rencontrent dans ces deux lacs et dans les mares et ruisseaux karstiques les entourant. La population de Kapetanovo Jezero a été détruite par un alevinage à la fin des années 1970. Celle de Manito existe toujours. Les tritons néoténiques de ce lac se rencontrent plus en profondeur que les métamorphosés. Là encore, ce sont les conditions du milieu aquatique qui entraînent l'absence de métamorphose.



Figure 8: Mare située à quelques centaines de mètres de Kapetanovo Jezero, 1600 m. Dans ce type de mare se reproduisent des tritons alpestres qui se métamorphosent normalement. Les jeunes et les adultes métamorphosés s'enfoncent dans les crevasses et le réseau karstique souterrain. Le milieu terrestre est le même que celui entourant Kapetanovo et Manito Jezero. Dans ce cas-là, on voit mal comment les tritons néoténiques seraient sélectionnés par rapport à l'hostilité du milieu terrestre. Breuil et Guillaume (1985) ont montré que les néoténiques de ces lacs, les larves et les métamorphosés syntopiques et sympatriques présentaient les mêmes fréquences alléliques.

intéressants sur les différences dans la biologie entre les tritons métamorphosés et néoténiques. La population qu'ils ont étudiée fréquentait un lac eutrophe des Alpes Juliennes (Slovénie) (fig. 4). Les tritons alpestres cohabitaient avec des *T. cristatus* et des *T. vulgaris* se métamorphosant normalement. L'alevinage du lac a détruit la communauté d'Urodèles (Breuil et Thuot, 1983, Breuil, 1985). D'une manière générale les tritons néoténiques se trouvaient à une plus grande profondeur que les tritons métamorphosés qui étaient vus plus fréquemment en surface prélever de l'air. La dissection de ces tritons a montré des différences spectaculaires dans la couleur de l'appareil génital. Chez les femelles néoténiques, les oeufs étaient brun-orangé; chez les métamorphosés, ils étaient clairs, légèrement jaunâtres. Les corps gras, aussi bien chez les mâles que les femelles prenaient une teinte orangé chez les néoténiques, safran clair chez les métamorphosés. Ces différences de coloration furent attribuées à une nourriture riche en plancton. Cette impression a été confirmée par l'étude des contenus stomacaux. Les tritons néoténiques consommaient essentiellement des *Daphnia* et des *Bosmina* (Crustacés, Cladocères) qui vivent en pleine eau, mais aussi, en moindre quantité, des habitants de la vase (*Sialis*, *Chironomus*, Ephémères, Trichoptères, *Pisidium*...). En revanche, les métamorphosés se nourrissaient d'invertébrés benthiques vivant le plus souvent près de la rive et des insectes aériens tombés accidentellement dans l'eau. Le plancton n'était capturé qu'occasionnellement par les métamorphosés. Les deux formes prélevaient des oeufs et aussi des larves de tritons. Ces observations montrent clairement la séparation écologique de ces deux phases ontogéniques; elles ne fréquentaient pas exactement les mêmes biotopes et n'avaient pas la même alimentation.

La séparation écologique des deux formes a été aussi observée au lac Bukumir (localité type de *T. a. montenegrinus*) par Pocrnjic (1968) et Breuil et Thuot (1983) (fig. 6). Cette population semble contenir un taux très faible d'animaux métamorphosés 3-4% pour Radovanovic (1951), 14-15% pour Kalezic *et al.* (1989). Ces différences peuvent s'expliquer par des conditions climatiques qui certaines années sont plus favorables à la métamorphose des larves. Au lac Manito (Monténégro), on observe un taux de métamorphosés très nettement supérieur (75% d'après Kalezic *et al.*, 1989) pour un lac écologiquement équivalent, mais situé environ 300 m plus haut. Nous avons interprété ce fait par l'apport massif d'individus se métamorphosant dans les petits trous d'eau bordant les bords du lac (Breuil et Guillaume, 1985) (fig. 7 et 8). De toute manière, il est très difficile d'estimer le taux de néoténie dans une population puisqu'une grande partie des individus néoténiques et des larves reste cachée au fond du lac aussi bien de jour que de nuit (Breuil et Thuot, 1983; Breuil, 1986; Breuil et Parent, 1988). Le cas le plus spectaculaire est fourni par l'extraordinaire population du Dracolimni du Smolikas (fig. 5) où, par grand soleil, tous les individus métamorphosés, pédogéniques, larves se cantonnent au fond du lac et ne commencent à remonter vers les berges que vers 18h à l'exception des individus les plus petits qui restent au fond (Breuil et Parent, 1988). Il est à noter que ce lac est le seul que nous connaissons où les berges sont dépourvues de végétation, de blocs de rochers, d'anfractuosités dans la berge dans lesquelles les tritons peuvent se



Figures 9 et 10: Lac de la Cabane, Seyne-les-Alpes, France, 1995 m. C'est un lac oligotrophe, riche en plancton, à niveau variable, susceptible de s'assécher certaines années. Il est composé de deux parties. Au premier plan, une partie peu profonde d'environ deux mètres, au second plan, au niveau des sapins, une partie profonde atteignant 11 m en pleine eau, séparée de la première par un éboulis. Sur la photographie du bas, il ne reste que deux mètres d'eau dans la partie profonde. Le lac se situe dans une cuvette d'éboulis entourée par une pelouse alpine rase et une forêt de sapins. Les trois quarts des tritons alpestres vivant dans ce lac sont néoténiques. Ils demeurent au fond du lac quand la luminosité est trop forte et remontent sur les bords avec la diminution de celle-ci. Ils se développent dans des conditions peu favorables à la métamorphose. C'est dans ce massif que les derniers *T. a. apuanus* de France ont été trouvés. Les tritons du Lac de la Cabane possèdent des allèles de *T. a. apuanus* (Breuil, 1986), mais ceux-ci sont néanmoins des *T. a. alpestris*.

dissimuler durant le jour. Dans cette population le taux de néoténie serait de $22/95 \times 100 = 74\%$. La présence de ces trois catégories d'individus au fond du lac semble se présenter comme une exception à la tendance générale mise en évidence chez le triton alpestre. Dans cette population, les individus adultes qui se sont métamorphosés à partir d'individus pédogéniques se comportent en fait comme les individus dont ils sont issus. Ils sont encore éthologiquement néoténiques. Une différence importante réside dans le fait que ce lac dépourvu de végétation ne comporte que très peu de plancton. Nos observations sur le comportement alimentaire et l'analyse des déjections montrent clairement que toutes ces catégories de tritons se nourrissent d'invertébrés benthiques (principalement des petits mollusques bivalves) alors que dans la mare voisine (Micrilimni) où la métamorphose dans l'année est le phénomène normal, ce sont les limnées qui sont principalement consommées. Faute de plancton, l'état néoténique ne présenterait pas d'avantage en milieu aquatique; le milieu terrestre étant quant à lui composé par une pelouse qui est fréquentée par temps pluvieux par les tritons (Sfikas, *in litt.*, 1982). A la limite, c'est le milieu aquatique qui serait plutôt hostile, en effet nous avons pu y observer *Natrix tessellata* en nombre important ainsi que *N. natrix* beaucoup plus rare (Breuil et Parent, 1988).

Les larves de petite dimension restent au fond du lac où elles trouvent de la nourriture en plus ou moins grande quantité. Elles se développent donc au froid et avec peu de lumière. Cette absence de larves de l'année, alors que des larves de 20-25 mm sont présentes en grand nombre à Micrilimni, laisse supposer leur localisation au fond du lac. Seliskar et Pehani (1935) étaient déjà arrivés à des conclusions similaires. Nous serions tentés d'expliquer le phénomène de la néoténie dans ce lac par des contraintes écologiques: lucifugie, et développement au froid sans pour autant rejeter l'hypothèse d'une base génétique, qui serait peut-être à mettre en relation avec cette lucifugie très prononcée. Nous avons déjà proposé cette hypothèse (Breuil et Thuot, 1983). A l'époque, nous ne connaissions pas les différents travaux de M. Svob (1965) qui a montré que la conjonction d'une basse température en présence d'une faible luminosité entrave la métamorphose de *T. a. montenegrinus*, alors que l'obscurité seule à température de 18-20° C entraîne la mort des animaux. Le développement au froid assurerait une résistance des tritons néoténiques aux effets d'un dysfonctionnement du système neuroendocrinien causé par une croissance dans un milieu peu éclairé.

Depuis 1980, nous suivons régulièrement la population de *Triturus alpestris alpestris* la plus méridionale de France actuellement connue (fig. 9 et 10). Celle-ci est néoténique et possède des allèles de *T. a. apuanus* (Breuil, 1986). Elle occupe un lac oligotrophe dont le niveau varie certaines années de plus de 9 m (1981) pour une profondeur maximale que nous avons estimée à environ 11 m. En pleine eau, à la fin du printemps sa surface occupe environ 5000 m², alors qu'à la fin de l'été elle tombe à moins de 1000. Il n'est pas exclu que certaines années, le lac puisse connaître un assèchement total. La nappe d'eau se situe dans une dépression délimitée, sur plus de 90% de son périmètre, par des éboulis formant un obstacle quasi infranchissable pour les tritons. Sur 580 adultes mesurés vivants, 456 étaient néoténiques soit un taux de néoténie de 79%.

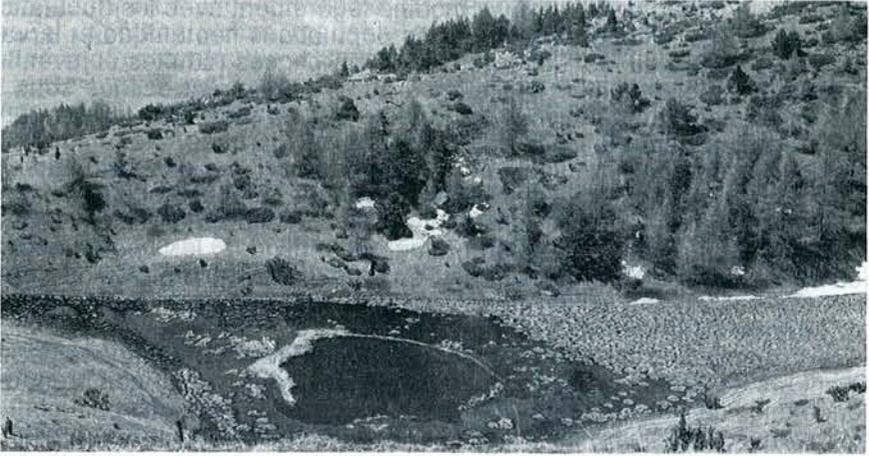


Figure 11: Lac Faudon, Parc National des Ecrins, France, 1560 m. C'est un lac profond de 3-4 m, tendant à la dystrophie. Il est sujet à de grandes variations de son étendue. Fin septembre, il se résout à sa partie centrale. La population de triton alpestre de ce lac montre des tendances à la néoténie et présente des points communs morphologiques, génétiques et éthologiques avec les tritons alpestres du Lac de la Cabane. Le milieu terrestre est loin d'être défavorable, les tritons alpestres se métamorphosent normalement dans de petites mares entourées par le même milieu terrestre (Breuil, 1986).



Figure 12: Zminicko Jezero, Parc National du Durmitor, Yougoslavie, 1285 m. Lac eutrophe envahi par une végétation centrale de Potamot. C'est la localité type de *Triturus alpestris serdarus* Radovanovic, 1961. Ce taxon néoténique est considéré comme synonyme de *T. a. alpestris* par Breuil et Guillaume (1985). Il existe des Tritons alpestres métamorphosés dans ce lac. *T. vulgaris* se reproduit également dans ce lac, mais se métamorphose normalement. Le milieu terrestre environnant est formé par des paturages et une forêt de Conifères où les amphibiens sont très abondants. On est loin de l'hostilité du milieu terrestre et du lac oligotrophe !

La biologie de cette population se modifie légèrement avec les fluctuations du niveau du lac. Quand il est plein, les populations néoténique et larvaire occupent le centre du lac. Les tritons métamorphosés (adultes et juvéniles) fréquentent essentiellement les berges où ils demeurent cachés sous les blocs de rocher. Quand le niveau de l'eau est au plus bas, la séparation des différentes catégories de triton est moins marquée. Néanmoins, les métamorphosés sont principalement cantonnés à l'une des extrémités du lac, là où le vent concentre les insectes aériens tombés accidentellement dans l'eau. Les néoténiques occupent tout le volume du lac. Les contenus stomacaux confirment cette ségrégation des individus, les néoténiques se nourrissent aussi bien en pleine eau qu'en surface, qu'au fond ou sur les bords du lac, alors que les métamorphosés ont une aire de nourrissage plus littorale (Breuil, 1986).

Deux approches différentes et complémentaires ont été menées par des chercheurs de Sarajevo sur *T. alpestris montenegrinus* pour comprendre le phénomène de la néoténie. La première concerne principalement le phénomène de la neurosécrétion (travaux de M. Svob 1963 et 1965), la seconde s'intéresse au phénomène respiratoire en relation avec la thyroïde (travaux de Pocrnjic 1968). Sans entrer dans le détail de toutes ces recherches, plus de 30 articles, les résultats obtenus vont dans le sens d'une néoténie à déterminisme écologique. Le froid et le peu de lumière reçue empêchent même la métamorphose des néoténiques en présence de thyral qui la provoque dans des conditions standard. La respiration des tritons néoténiques est plus performante que celle des métamorphosés. Quelle que soit la température, entre 10° et 25° C, la participation de l'oxygène atmosphérique compte pour 50% chez les néoténiques alors que chez les métamorphosés, elle dépasse 75%. Cette différence de comportement respiratoire a été interprétée comme reflétant la différence d'activité de la thyroïde entre tritons métamorphosés et néoténiques. Des observations en captivité faites par Seliskar et Pehani (1935) ont montré que les tritons alpestres néoténiques de Slovénie remontaient moins souvent à la surface que les métamorphosés. Ces auteurs en ont conclu que la respiration branchiale compensait l'utilisation d'oxygène atmosphérique si la teneur en oxygène dissous était suffisante, c'est-à-dire à de basses températures. Avec l'augmentation de la température, la fréquence de la prise d'air en surface augmente. L'état néoténique limiterait les remontées respiratoires, ce qui constituerait un avantage en supprimant cette phase où ils sont particulièrement détectables par les prédateurs.

Dans ces lacs oligotrophes, la néoténie apparaît donc comme directement conditionnée par les facteurs du milieu. La conservation du phénotype larvaire améliore les possibilités d'exploitation des différentes zones du lac et limite les remontées respiratoires.

B. Néoténie et milieux aquatiques variables

La présence de populations néoténiques dans des milieux aquatiques eutrophes, qu'ils soient artificiels ou naturels et plus ou moins stables ne se satisfait pas *a priori* du schéma proposé ci-dessus. L'«explication»

envisagée par Dzukic et Kalezic (1984) pour une population de triton alpestre «neoteny... has probably evolved and been maintained under conditions of unfavourable aquatic and terrestrial environments» n'explique rien... Ce type d'explication est repris pour les populations de *T. vulgaris* du karst dinarique (Kalezic et Dzukic, 1985 et 1986; Tucic *et al.*, 1985; Kalezic *et al.*, 1990) et pour d'autres populations de *T. alpestris* de la même région (Kalezic *et al.*, 1990).

La légendaire hostilité du milieu terrestre est un élément sur lequel nous ne reviendrons pas. Avec sa quarantaine de populations néoténiques touchant *T. vulgaris* et *T. alpestris* (Dzukic *et al.*, 1990), la Yougoslavie est le pays le plus intéressant pour l'étude de ce phénomène. Les travaux d'Andreone (1990) en Italie mettent en évidence une situation proche, mais seules *T. a. apuanus* et *T. a. inexpectatus* montrent une absence régulière de métamorphose. La néoténie est aussi connue en Italie chez *T. a. alpestris* (De Fillipi, 1861; Camerano, 1883 a). Une constance des populations néoténiques est qu'il n'y a en principe qu'une espèce de triton néoténique par lac formant des populations néoténiques. A notre connaissance, il n'existe qu'une vraie exception (Gislen et Kauri, 1959; Dolmen, 1978). Le cas étudié par Zeller (1899) est un peu surfait et correspond à un milieu exceptionnel. Cet auteur rapporte la découverte dans un trou d'eau d'une briquetterie de *T. alpestris*, de *T. vulgaris* et de *T. cristatus* néoténiques. Ce trou d'eau, délimité par des murs verticaux de briques, possède un volume d'eau d'origine pluviale de 120-130 m³, pour une profondeur d'environ 3 mètres. La verticalité des murs aurait empêché les tritons de sortir. Sur les 28 tritons capturés, tous étant néoténiques, on note 15 *T. vulgaris* (45-85 mm), 12 *T. alpestris* (60-90 mm) et un *T. cristatus* de 62 mm. Les âges de ces animaux seraient compris entre 1 et 3-4 ans. Une femelle pédogénique de *T. alpestris* pondit 183 oeufs dont 107 donnèrent des larves qui se métamorphosèrent normalement entre la mi-août et la fin septembre. La femelle se métamorphosa rapidement en aquarium. Pour Zeller, cette absence de métamorphose «serait due à l'escarpement des bords qui empêche les larves de sortir de l'eau et les force, en quelque sorte à choisir pour leur développement la voie qui les conduirait à la néoténie». Pour Giltay (1932), c'est «rechercher une solution nettement finaliste qui impliquerait chez la larve la prémonition au cours de sa métamorphose des difficultés qu'elle rencontrera lorsque sa métamorphose sera terminée!»

La cohabitation d'une espèce de triton néoténique avec une, voire deux, espèces de triton se métamorphosant normalement est un point sur lequel il n'a pas assez été insisté et toute interprétation des populations néoténiques doit intégrer cette donnée. En Yougoslavie, dans les lacs oligotrophes d'altitude moyenne où *T. alpestris* cohabite avec *T. vulgaris* (3 localités), seul l'alpestre est néoténique et seule cette espèce fréquente le fond des lacs, *T. vulgaris* étant plus littoral (Seliskar et Pehani, 1935; Breuil, obs. pers. au lac Zminick (fig. 12), localité type de *T. a. serdarus* = *T. a. alpestris* Breuil et Guillaume, 1985). En revanche dans les milieux eutrophes de petite dimension, à première vue homogènes dans leur volume, une telle séparation n'apparaît pas (Dzukic et Kalezic, 1984). Un cas est connu en Yougoslavie où *T. vulgaris* néoténique cohabite avec *T. alpestris* métamorphosé (Dzukic et Kalezic, 1983). D'une manière

générale, dans le karst dinarique, *T. alpestris* et *T. vulgaris* semblent s'exclure. Dans le Larzac, *T. helveticus* vit avec *T. marmoratus*, seul *T. helveticus* est néoténique (Gabrion, 1976).

Ces milieux eutroques se caractérisent par des températures élevées en été (pouvant atteindre 28° C sur le Causse du Larzac), une végétation très abondante, une transparence variable, une profondeur pouvant atteindre 4 m. Ces différents milieux aquatiques peuvent s'assécher certaines années: dans les Alpes dinariques (Dzukic *et al.*, 1990, pour *T. vulgaris*, Kalezic *et al.*, 1990 pour *T. alpestris*), en Italie (Dubois et Breuil, 1983; Dubois, 1983; Andreone, 1990; Andreone *et al.*, sous presse pour *T. alpestris*). Il en est de même dans le Causse du Larzac où une des mares étudiées par Gabrion (1976) contenant un des plus fort taux de néoténie de *T. helveticus* de la région était complètement asséchée fin juillet 1991 (Breuil, obs. pers.)

Quels sont les facteurs qui dans ces milieux instables font qu'une larve va continuer sa croissance sans se métamorphoser ou au contraire la réaliser? Le problème se pose au sein d'une espèce et entre espèces syntopiques. En effet seules *T. alpestris*, *T. vulgaris* et *T. helveticus* engendrent des individus néoténiques alors que *T. marmoratus* ne le fait jamais (deux cas de néoténie partielle, sont connus (Gabrion, 1976, Wolterstorff, 1896) et *T. cristatus* exceptionnellement (Von Ebner, 1877; Kuhn, 1925; Gislén et Kauri, 1959; Kalezic et Dzukic, 1990)

V. DISCUSSION. NÉOTÉNIE: CONTRAINTES DE DÉVELOPPEMENT OU SÉLECTION DARWINIENNE?

Affirmer qu'une espèce ou une population est bien adaptée à son milieu est une évidence. Le développement, la croissance, la métamorphose, l'acquisition de la maturité sexuelle, la durée de vie sont fortement influencés par les facteurs extérieurs. Ainsi, chez le triton alpestre du Parc National des Ecrins, nous avons pu observer dans deux mares contiguës de caractéristiques écologiques, différentes des tritons qui présentaient une différence significative de taille (Breuil, 1986). D'une manière générale, les tritons alpestres d'altitude se reproduisant dans des lacs oligotrophes dépassent par leur taille nettement supérieure (c'est-à-dire vivent plus longtemps) ceux se reproduisant dans des milieux plus chauds et plus variables. Ainsi, des facteurs comme le froid, la nourriture peuvent directement influencer la biologie, la morphologie et le cycle de développement d'une population. Andreone (1990) est arrivé à des conclusions similaires; les stratégies de reproduction des tritons varient suivant les conditions locales.

Dzukic *et al.* (1990) reconnaissent l'existence de trois types de cycles ontogéniques chez les tritons :

1 - La larve se métamorphose l'année de sa naissance, le jeune triton devient terrestre et devient sexuellement mature après un nombre d'années variable.

2 - La larve grandit, atteint la maturité sexuelle et par la suite se métamorphose, l'animal devient un adulte terrestre qui retourne plus tard à l'eau pour se reproduire.

3 - La larve poursuit sa croissance, devient sexuellement mature et ne se métamorphose pas. A ces trois cycles, j'en ajouterai un quatrième: les larves hibernent, une voire deux années, mais se métamorphosent avant ou pendant l'acquisition de la maturité sexuelle. Pour Dzukic *et al.* (1990), le troisième cycle correspondrait à celui rencontré chez le triton alpestre des lacs d'altitude, où la pédogenèse serait inscrite dans le génotype. Ces quatre cycles sont à mettre en parallèle avec les cycles établis par Sexton et Bizer (1978) sur des *Ambystoma tigrinum* des montagnes du Colorado. Ces auteurs reconnaissent l'existence du cycle normal caractérisé par une seule classe de larves, un deuxième cycle altéré avec deux classes de larves et enfin un troisième cycle avec trois ou quatre classes, parmi lesquelles des *Ambystomes* se métamorphosent alors que d'autres restent pédogéniques. Il est intéressant de remarquer que les premières explications yougoslaves de la néoténie dans les lacs de montagnes proposées dans les années 1960-1970 (voir par exemple Svob, 1965 et Pocrnijc 1968) faisaient appel à une inhibition de la métamorphose par des facteurs écologiques alors que la tendance actuelle (voir les différents travaux de Dzukic, 1981; Dzukic et Kalezic, 1983 et 1984; Dzukic *et al.*, 1990; Kalezic et Dzukic, 1985, 1986 et 1990; Kalezic *et al.*, 1989 et 1990; Tucic et Kalezic, 1984; Tucic *et al.*, 1985) est résolument sélectionniste! Il faut bien vivre avec son temps! Duellmann et Trueb (1986) considèrent que la néoténie dans le genre *Triturus* est une acquisition récente, peut-être une réponse adaptative aux changements climatiques du Pléistocène et du post-Glaciaire.

Admettre que certaines populations deviennent néoténiques par l'action directe du milieu ne revient pas à rejeter l'existence d'une base génétique rendant compte de certains cas de néoténie. De nombreuses observations montrent qu'il existe des tritons incapables de se métamorphoser quelles que soient les conditions du milieu. Ainsi, la persistance de l'état néoténique lorsque les animaux sont élevés dans des conditions standard constitue un argument allant dans le sens d'une faible inhibition de la métamorphose par le milieu. De même la transmission héréditaire du phénotype dans des croisements expérimentaux réalisés en conditions standard plaide en faveur de l'existence d'une base génétique.

La durée de la conservation du phénotype larvaire varie de manière spectaculaire. En effet, celle-ci dépend des espèces, des populations et des individus. D'une manière générale, les individus pédogéniques trouvés sporadiquement dans les populations ont tendance à présenter une néoténie stable, ces tritons conservent leur phénotype néoténique pendant plusieurs années. Ceci est encore plus marqué pour les néoténiques albinos (Schreitmüller, 1923; De Marees van Swinderen, 1929). En revanche, dans les populations pédogéniques de *T. alpestris* et de *T. vulgaris*, le comportement des animaux par rapport à la métamorphose est *a priori* des plus imprévisibles. Certains se métamorphosent complètement dans le mois qui suit leur arrivée au laboratoire (Andreone et Sindaco, 1987), au bout de 50 jours (Bernini et Mezzadri, 1990), d'autres au bout d'une année, voire de plusieurs (Breuil, 1986). Ainsi, la persistance de l'état néoténique plusieurs années en élevage est un des arguments qui a été utilisé pour élever les populations néoténiques au rang de sous-espèce, *Triturus vulgaris tataiensis*, Dely, 1967; *T. a. montenegrinus*

Radovanovic, 1951; *T. a. piperianus* et *T. a. serdarus* Radovanovic, 1961. Cependant, la métamorphose en conditions standard débouche soit sur un animal parfaitement viable, soit au contraire sur un animal qui succombe à celle-ci. Quelques-uns garderont leur robe larvaire pendant plusieurs années, soit sans montrer de signes morphologiques de métamorphose, soit en entamant une métamorphose très lente se traduisant par l'acquisition progressive des couleurs typiques des adultes métamorphosés. La conservation des branchies demeure le signe le plus évident de cet état néoténique et parfois le seul caractère larvaire restant. Ces différents aspects de la néoténie seront développés ultérieurement (Breuil, en préparation). Dans leur milieu naturel, on remarque une différence importante entre le degré de métamorphose du triton alpestre, où dans une même population, on observe des individus apparemment adultes mais qui sont morphologiquement entièrement larvaires et des individus métamorphosés qui ne possèdent plus que des reliquats d'arcs branchiaux. En revanche, dans les populations de *T. vulgaris*, les néoténiques sont morphologiquement très larvaires (Dzucic *et al.*, 1990), il en est de même pour celles de *T. helveticus* (Gabrion, 1976, Breuil, obs. pers.). Ces différentes constatations, suggèrent que la néoténie de *T. alpestris* diffère de celle de *T. helveticus* et de *T. vulgaris* autrement dit, ces néoténies n'ont sans doute pas le même déterminisme.

En captivité, dans des conditions standard, les tritons palmés du Larzac se métamorphosent à brève échéance (1 mois). La majorité d'entre eux ne survit pas à cette transformation. Les individus décèdent au cours de la métamorphose. Ils présentent une bouche constamment ouverte. Cependant, quelques-uns ne montrent toujours pas de signes de métamorphose après 10 mois. Un individu répertorié comme femelle sur la base de ses caractères sexuels externes a acquis une différenciation mâle (robe nuptiale) et possède un goître thyroïdien qui est devenu de plus en plus volumineux. Il a fini par mourir 2 mois après l'apparition du goître. La néoténie avec goître n'a été signalée pour l'instant qu'une seule fois (Dodd et Callan, 1955). Bien que comparable, la situation est légèrement différente chez les *T. alpestris* du lac de la Cabane. Certains d'entre eux entament une métamorphose beaucoup plus lente que chez l'espèce précédente. D'autres demeurent complètement larvaires. Quelle que soit leur taille, tous les tritons alpestres du lac de la Cabane survivent à la métamorphose. Parmi les larves d'une cohorte, certaines se métamorphosent rapidement en aquarium alors que d'autres atteindront la maturité sexuelle sans se métamorphoser. Plus un individu est âgé, plus sa probabilité de métamorphose dans les conditions naturelles devient faible (Breuil et Thuot, 1983). Parmi les individus de même âge, la différence de réaction serait imputable à une particularité génétique sur laquelle le milieu exerce plus ou moins son action. Cette différenciation diffère d'une espèce à l'autre puisque *T. alpestris* et *T. vulgaris* ne sont pas néoténiques en syntopie à moins que l'état néoténique d'une des espèces inhébe, par l'intermédiaire de substances diffusibles, la néoténie de l'autre, ou au contraire accélère sa métamorphose.

Dans les milieux eutrophes plus ou moins stables, la persistance de la capacité à se métamorphoser serait avantageuse si le milieu aquatique venait à s'assécher. Vu sous cet angle, la population optimise la

fréquentation de sa niche écologique. Devant cette double hostilité des milieux (Dzukic et Kalezic, 1983, Dzukic *et al.*, 1990, Kalezic *et al.*, 1990), la sélection naturelle entretiendrait cette possibilité de se métamorphoser à volonté. Nous ne sommes pas convaincus par cette explication bien qu'en théorie elle puisse exister. Gould (1977) associe la pédogenèse (= néoténie totale), qui provient d'un retard du développement somatique par rapport au développement germinatif, à la vie dans des milieux stables et la progenerèse, c'est-à-dire l'acquisition précoce de la maturité sexuelle, à des milieux instables. Morphologiquement, peut-être à l'exception de la taille, le résultat est le même, les animaux présentent des caractères larvaires associés à la possibilité de se reproduire; ils sont donc adultes. Malheureusement, de nombreux auteurs (Gallien, 1952, Gabrion, 1976,...) emploient le terme d'adulte pour désigner un triton métamorphosé, parfois non mature, ce qui est source de confusion. Pour les tritons néoténiques vivant dans les milieux instables, il serait souhaitable de connaître l'âge de l'acquisition de la maturité sexuelle ce qui apporterait des informations autres que la longévité, et de le comparer à celui des métamorphosés de la même population et des tritons des populations voisines se métamorphosant normalement. Andreone *et al.* (sous presse) ont établi l'âge moyen de différentes populations de *T. alpestris*; les populations néoténiques de milieux instables de petite dimension vivent en moyenne 3,2 ans contre 6 ans pour des populations à métamorphose normale vivant dans des milieux comparables. Des observations inédites réalisées en 1991 sur la population de triton alpestre du lac de la Cabane montrent la possibilité d'une acquisition précoce de la maturité sexuelle chez certains individus néoténiques particulièrement voraces. Cette croissance accélérée pourrait amener à une maturité sexuelle plus rapide. C'est ce que semblent indiquer les résultats d'Andreone *et al.* (sous presse). Tant que l'on ne connaît pas le trajet ontogénique d'un triton néoténique (progenerèse ou pédogenèse, *sensu* Gould, 1977), nous pensons qu'il est préférable de parler de néoténie totale, mot qui désigne l'état d'un animal sexuellement mature encore pourvu de caractères typiques de la phase larvaire.

Certaines années, il apparaît des populations de tritons néoténiques qui se caractérisent par leur non persistance, par leur labilité (Fuhn, 1963). Ainsi, les tritons néoténiques sont présents en grand nombre pendant une ou quelques années puis, ils se métamorphosent spontanément. La population reprend alors un cycle normal. Ces cas sont essentiellement connus chez *T. vulgaris* (Boettger et Schwarz, 1928, Hartwig et Rotmann, 1940, Fuhn, 1963) et chez *T. helveticus* (Giltay, 1932, Dodd et Callan, 1955). Les taux de néoténie calculés par Gabrion (1976) dans le Larzac varient d'une année à l'autre. Ainsi, durant l'été 1991, nous avons étudié ces populations de *Triturus helveticus*; certaines ont vu leur taux de néoténie diminuer de manière significative, mais surtout quelques lavognes (= mares artificielles servant d'abreuvoirs à moutons) étaient complètement asséchées et donc dépourvues de tritons alors qu'elles abritaient il y a quelques années des populations néoténiques. Dans certaines d'entre elles, de jeunes tritons métamorphosés (20-24 mm) se dissimulaient dans les craquelures de la vase du fond. En conséquence, dans les prochaines années, ces mares seront dépourvues de tritons néoténiques. Ces cas

relativement rares de néoténie labile sont néanmoins très instructifs. Ils montrent que certaines années, il existe un facteur du milieu ayant une valeur inhabituelle qui, à lui seul est capable d'empêcher la métamorphose. En Yougoslavie toutes les populations néoténiques de *T. vulgaris* et de *T. alpestris* vivant dans des milieux eutrophes se situent dans l'étage subméditerranéen (Dzukic *et al.*, 1990). Celles de *T. helveticus* du Larzac peuplent des milieux artificiels eutrophes dans des conditions climatiques et écologiques similaires à celles des Dinarides; on ne peut donc rejeter *a priori* l'existence d'un ou plusieurs facteurs écologiques particuliers liés au relief karstique, et donc au climat subméditerranéen, qui bloqueraient la métamorphose. Gabrion (1976) a trouvé une corrélation positive entre le taux de néoténie et le rapport $K^+/(Ca^{++} + Mg^{++})$. Cet excès de K^+ par rapport aux autres cations entraînerait la néoténie par la libération de prolactine dont les effets sont antagonistes de ceux de la thyroxine. On peut supposer que *T. vulgaris* et *T. alpestris* n'ont pas la même sensibilité à ces facteurs inhibiteurs puisque leur néoténie apparaît pour l'instant comme exclusive. L'analyse développée dans ce paragraphe nous semble plus s'accorder avec les faits. Pour Fuhn (1963), la possibilité de se métamorphoser après avoir été néoténique et la capacité à devenir néoténique ne semblent pas être une caractéristique de certaines populations, mais une caractéristique de l'espèce. Pour moi, la question demeure toujours ouverte.

Les croisements de tritons néoténiques en laboratoire ont montré que dans certaines situations l'état néoténique peut être interprété comme se transmettant suivant un modèle mendélien simple. L'allèle néoténique apparaît récessif sur l'allèle métamorphosé (De Fremery, 1925; De Marees van Swinderen, 1929). Les observations de Camerano (1889) sur la sous-espèce *T. alpestris apuanus* vont également dans ce sens; des individus métamorphosés issus d'une population pédogénique ont donné naissance à des tritons pédogéniques dans un milieu naturel où les conditions écologiques étaient favorables à la métamorphose. Ces transmissions héréditaires de la néoténie concernent des adultes présentant une néoténie stable, c'est-à-dire qui se conserve en dehors du milieu d'origine. Cependant, de nombreuses tentatives de croisements montrent la non transmissibilité de certaines formes de néoténie en conditions standard, ceci est particulièrement vrai pour les néoténies dites labiles où les tritons se métamorphosent très rapidement après transport au laboratoire : *T. alpestris* (Seliskar et Pehani, 1935), *T. vulgaris* (Hartwig et Rotmann, 1940), *T. helveticus* (Gabrion, 1976).

En France, la néoténie du triton alpestre se localise dans le sud-est des Alpes. Plusieurs populations présentant le phénomène sont connues (Le Parco *et al.*, 1981; Breuil, 1986). Les populations néoténiques y fréquentent toutes sortes de milieux: lac oligotrophe (1995 m), étang envahi par la végétation (1100 m), lac dystrophe (1560 m), réservoirs artificiels (1400-1500 m). Chaque fois que nous avons observé la néoténie totale (la simple hibernation des larves est un phénomène quasi-systématique en altitude), nous l'avons trouvée associée à la présence d'allèles que nous avons considérés comme caractérisant la sous-espèce *apuanus*. Or dans cette sous-espèce, tout au moins dans certaines populations et chez certains individus, la néoténie semble déterminée

génétiqnement (Camerano, 1889). Elle s'exprime alors indépendamment des conditions de milieu (Breuil, 1986). Dans les milieux temporaires, quand ceux-ci s'assèchent, la métamorphose commence, les individus néoténiques devenus terrestres poursuivent leur vie à terre ou meurent des suites de leur métamorphose ou éventuellement de l'hostilité en surface du milieu terrestre. En revanche, pour les populations du triton alpestre du Monténégro, la néoténie semble conditionnée par les facteurs du milieu et non pas par une base génétique déterminante. En effet, les tritons sont néoténiques dans les lacs oligotrophes et se métamorphosent normalement dans tous les trous d'eau situés aux alentours (c'est-à-dire entourés par le même milieu terrestre). Breuil et Guillaume (1985) ont montré que les sous-populations de néoténiques et de métamorphosés semblaient génétiquement homogènes et que les néoténiques et les métamorphosés pouvaient se croiser entre elles.

VI. CONCLUSION

L'interprétation du phénomène de la néoténie ne fait pas l'unanimité pour la simple raison qu'il existe de nombreuses situations différentes qui tiennent aux espèces concernées et aux différents milieux qu'elles fréquentent. Ainsi, il y a lieu de faire la distinction entre le simple retard de métamorphose, qui se traduit par une hibernation des larves imputable aux conditions climatiques (= néoténie partielle de Kollmann) (ponte tardive, nourriture peu abondante, température faible) et l'éventuelle acquisition de la maturité sexuelle avec conservation de tout ou partie des caractéristiques larvaires (= néoténie totale de Kollmann). L'hibernation larvaire est un phénomène très courant pour les tritons alpestres de montagne, l'acquisition de la maturité sexuelle est déjà beaucoup plus rare.

La présence de la néoténie peut être une caractéristique permanente de la population, ou au contraire, les tritons néoténiques n'apparaissent en masse que certaines années; dans cette dernière situation, la néoténie est dite labile à l'échelle de la population (Fuhn, 1963). Dans les populations où la néoténie est stable dans le temps, on observe néanmoins que certains tritons se métamorphosent aussi dans leur milieu naturel, pour ceux-ci elle peut être qualifiée de labile à l'échelle de l'individu. Cette métamorphose correspond à une reprise de l'activité thyroïdienne, reprise dont on ignore le facteur déclenchant.

Transférés au laboratoire, certains tritons, particulièrement ceux issus de populations à néoténie stable dans le temps ou les tritons néoténiques apparaissant sporadiquement dans les populations, demeurent avec leurs attributs larvaires toute leur vie. D'autres se métamorphosent progressivement sans problèmes, d'autres enfin se métamorphosent et meurent. Pour ceux qui demeurent néoténiques, la néoténie est stable, pour ceux qui se métamorphosent, elle est labile, enfin pour ceux qui ne survivent pas au déroulement de la métamorphose, il demeure un problème non élucidé. L'induction de la métamorphose par de la thyroxine exogène en conditions standard s'accompagne de la métamorphose, les tissus des néoténiques sont encore compétents, la néoténie n'est pas absolue

(Schreiber, 1933) comme chez le Protée qui se montre récalcitrant à toute métamorphose complète.

Dans une même population, on peut rencontrer tous les cas de figure, ce qui semble être une des raisons de la divergence des interprétations proposées. L'augmentation du nombre connu de populations néoténiques montre la diversité des situations écologiques rencontrées et donc l'inadéquation d'une théorie unique visant à expliquer l'apparition et le maintien des populations néoténiques. Nous pensons que pour les populations de triton alpestre des Balkans vivant dans des lacs oligotrophes, la néoténie est une conséquence de la vie dans des milieux froids et obscurs et non pas le résultat de la sélection de forme génétiquement néoténiques par rapport à l'hostilité du milieu terrestre. Ceci n'exclut pas l'existence d'un avantage trophique de la condition néoténique sur la condition métamorphosée dans un lac oligotrophe. En revanche, diverses observations suggèrent qu'en Italie, dans certaines populations, la néoténie relève d'une base génétique.

La néoténie dans des milieux eutrophes à niveau variable, voire pouvant s'assécher se localise essentiellement au relief karstique de climat subméditerranéen. Il y a lieu de rechercher une explication à cette corrélation. L'assèchement occasionnel de certains milieux aquatiques habités par des tritons néoténiques apparaît comme une observation surprenante. Pour le triton alpestre, nous l'avions signalé dès 1983 en Calabre (Dubois et Breuil, 1983) et nous l'avions aussi suggéré pour une population de Grèce en 1980 (Breuil et Parent, 1988). Depuis, ce type de constatation a été rapporté de Yougoslavie pour le triton alpestre et le triton vulgaire (Dzukic *et al.*, 1990; Kalezic *et al.*, 1990) et pour le triton palmé dans le sud-est de la France (obs. pers.). En Italie, Andreone (1990), Andreone *et al.* (sous presse) signalent quelques populations où l'estivation d'adultes branchifères est possible à la suite de l'assèchement complet de certains points d'eau soumis à une forte évaporation estivale. Nous espérons que ces données feront tomber le mythe de la stabilité du milieu aquatique.

Les populations néoténiques apparaissent à nos yeux soit comme une conséquence de la vie dans certains milieux, soit comme le résultat de la propagation d'une anomalie héréditaire de la métamorphose dont l'expression pourrait dépendre plus ou moins des conditions du milieu. Indépendamment de la cause de la néoténie, le triton alpestre néoténique exploite facilement tout le volume d'eau des lacs oligotrophes, ce que ne fait pas le triton métamorphosé. Pour les tritons vivant en milieu encombré par la végétation, nous ne pensons pas que ceci soit un avantage décisif. En revanche, quelle que soit la nature du milieu considéré, le fait de remonter moins souvent en surface peut diminuer l'impact de certains prédateurs et donc avantager les adultes branchifères.

L'état néoténique amène à une prolongation de la vie aquatique et à une diminution de la longueur des périodes de moindre activité. Ainsi, dans certains milieux la croissance pourrait être plus rapide qu'à terre et la maturité sexuelle atteinte plus précocement que chez les tritons se métamorphosant sans hibernation larvaire. Nous ne pensons pas que l'hostilité du milieu terrestre soit le facteur sélectif décisif qui canalise une population vers l'état néoténique; ce n'est pas parce que le milieu apparaît

impropre en surface à la vie batrachologique qu'il le demeure en profondeur. Pour terminer ce panorama de la néoténie dans le genre *Triturus*, rappelons que ce qui est vrai pour une espèce ou une population ne l'est pas forcément pour une autre et ne constitue donc pas un fait à portée générale

Remerciements - Nous remercions Jacques Hourdry de nous avoir invité à présenter ces quelques idées à l'occasion des journées du 20^e anniversaire de la Société Herpétologique de France qui se sont tenues à Orsay en juin 1991 et les relecteurs anonymes pour la qualité et la pertinence des remarques faites. Nous tenons également à remercier MM. Jean-Luc Pernodet pour l'aide apportée pour la réalisation de cet article, Georges Henri Parent pour la traduction des articles en néerlandais, Pierre Charrau pour la traduction de certains passages d'articles en allemand et Franco Andreone qui au moment où nous terminions cet article, a eu la gentillesse de nous faire parvenir ses derniers travaux et particulièrement ceux sous presse ce qui nous a permis d'étoffer ce travail. Les photographies des lacs balkaniques ont été faites grâce à l'aide de la Société Kodak que nous remercions.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMAKOPOULOS, T. et HADJIRVASSANIS, V. (1988) - Contribution to the study of the distribution of the Alpine Newt (*Triturus alpestris*) in Greece. *H. Physis, La Nature (Athènes)*, 41: 7-10, 34.
- ADAMAKOPOULOS, T., MATSOUKAS, P. et HADJIRVASSANIS, V. (1987) - La nature montagnaise du Péloponnèse et sa protection. 1. Description, impact, protection. 2. La flore. 3. La faune. *H. Physis, La Nature (Athènes)*, 39: 9-26.
- ANDREONE, F. (1990) - Variabilità morfologica e riproduttiva in popolazioni di *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) (Amphibia, Urodela, Salamandridae). Tesi di Dottorato di Ricerca, Bologna. 331 pp.
- ANDREONE, F. et SINDACO, R. (1987) - Sulla presenza e la neotenia de *Triturus alpestris apuanus* (Bonaparte 1839) nelle Collina di Torino (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*, 5: 103-112.
- ANDREONE, F., DORE, B. et USAI, P. (1991) - Histological and ecological aspects of neoteny in *Triturus alpestris apuanus* (Bonaparte). In: *Symposium on the evolution of terrestrial vertebrates*, G. Ghineta et al. (Eds.), U.Z.I., Modena, 4, 413-420 pp.
- ANDREONE, F., GIACOMA, C., CAVALLOTO, L. et FRANCILLON-VELLOT, H. (sous presse) - Le cycle reproducteur de *Triturus alpestris*: influence des facteurs externes. In: *Actes du colloque d'Ecologie et Biogéographie alpines*, La Thuile, 1990.
- ANDREONE, F. et DORE, B. (sous presse) - Adaptation of the reproductive cycle in *Triturus alpestris apuanus* to an unpredictable habitat. *Amphibia-Reptilia*.
- BERNINI, F. et MEZZADRI, S. (1990) - Su una popolazione di *Triturus alpestris* (Bonaparte, 1839) in Pianura (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Atti. Soc. ital. Sci. nat. Mus. Civ. Stor. nat. Milano*, (1989), 130: 253-259.

- BOETTGER, C.R. et SCHWARZ, E. (1928) - Ueber neotenische Larven des Teichmolches (*Triturus vulgaris*, L.). *Zool. Anz.*, 78: 174-176.
- BREUIL, M. (1985) - Etudes des mesures possibles pour assurer la protection des biotopes de triton alpestre dans la zone centrale et la zone périphérique du Parc National des Écrins. Rapport du marché d'études N° 69/84: i-iii + 1-31 + 1 pl. h. t.
- BREUIL, M. (1986) - Biologie et différenciation génétique des populations de Triton alpestre (*Triturus alpestris*) (Amphibia Caudata) dans le sud-est de la France et en Italie. Thèse 3ème cycle, Paris XI-Orsay, i-xiii + 196. pp.
- BREUIL, M. et THUOT, M. (1983) - Etho-ecology of neotenic alpine newt *Triturus alpestris montenegrinus* Radovanovic, 1951 in lake Bukumir (Montenegro, Yugoslavia): Examination of lake communities features and proposal of an ecological determinism for neoteny. *Glas. Republ. Zavoda Zast. Prirode-Prirodnjackog Muzeja*, Titograd, 16: 85-96.
- BREUIL, M., GUILLAUME, C.-P. (1985) - Etudes de quelques populations de tritons alpestres néoténiques (*Triturus alpestris*) (Amphibia Caudata Salamandridae) du sud de la Yougoslavie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1984, 109: 377-389.
- BREUIL, M. et PARENT, G.H. (1988) - Essai de caractérisation des populations de Triton alpestre hellénique. I. Historique et nouvelles localités d'observation. *Alytes*, 1987, 6: 131-151.
- CAMERANO, L. (1883 a) - Ricerche intorno alla vita branchiale degli Anfibi. *Mem. R. Acad. Sc. Torino (Ser. II)*, 35: 405-466, pls I-II.
- CAMERANO, L. (1883 b) - Intorno alla neotenia ed allo sviluppo degli Anfibi. *Atti. Acad. Sci. Torino*, 19: 84-93.
- CAMERANO, L. (1884 a) - Sur le développement des Amphibiens et sur ce que l'on a nommé chez eux la néoténie. *Arch. Ital. Biol.*, 5: 27-28.
- CAMERANO, L. (1884 b) - Recherches sur la prolongation de la période branchiale chez les Amphibiens. *Arch. Ital. Biol.*, 5: 29-36.
- CAMERANO, L. (1889) - Ulteriori osservazioni intorno alla Neotenia negli Anfibi. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Torino*, 4 (56): 1-4.
- CHAMPY, C. et DEMAY, M. (1950) - Un axolotl de *Triton palmatus*. *C. R. Soc. Biol.*, 144: 43-44.
- DE FILLIPI, P. (1861) - Sulla larva del *Triton alpestris*. *Arch. Zool. Anat. Fis. Genova*, 1: 206-211.
- DE FREMERY, P. (1925) - Neotenische Salamanders. *Tijd. Neder. Dierkde. Vereein.*, 2ème série, 19: cxli-cxlii.
- DELSOL, M. (1954) - Un mécanisme évolutif riche en suggestion: la Néoténie chez les Batraciens. *Rev. gén. Scie.*, 61: tiré à part non paginé, 10 pp.
- DELY, O.G. (1967) - Neure Angaben zur Kenntnis des neotenischen Teichmolches (*Triturus vulgaris*, L.). *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.*, 13: 253-270.
- DE MAREES VAN SWINDEREN, J.W. (1929) - Neotenischalbinotische Exemplare von *Triton taeniatus* Laur. *Tijdschr. Nederl. Dierkund. Ver.*, (3 ser.), 1: 95-96.
- DESPAX, R. (1920) - Contribution à l'étude de la faune pyrénéenne: le Triton palmé dans les Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 48: 47-55.

- DODD, J.M. et CALLAN, H.G. (1955) - Neoteny with goiter in *Triturus helveticus*. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 96: 121-128.
- DOLMEN, D. (1978) - De neotene salamanderne («skrattaborrene») ved Stensele. *Fauna och Flora*, 73: 171-177.
- DUBOIS, A. (1983) - Le Triton alpestre de Calabre: une forme rare et menacée d'extinction. *Alytes* 2: 55-62.
- DUBOIS, A. (1979) - Néoténie et pédogenèse. A propos d'une anomalie de développement chez *Bombina variegata* (Amphibiens Anoures). *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, (4) 1 (A): 537-546.
- DUBOIS, A. (1986) - Neoteny and associated terms. *Alytes*, (1985), 4: 122-130.
- DUBOIS, A. et BREUIL, M. (1983) - Découverte de *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) en Calabre (sud de l'Italie). *Alytes*, 2: 9-18.
- DUELLMAN, W.E. et TRUEB, L. (1986) - Biology of Amphibians. Mc Graw Hill, New-York, i-xx + 1-670.
- DUROVIC, E. (1988) - Novi podaci o rasprostranjenju i morfoloskim karakteristikama *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) (Amphibia: Urodela) u Bosni i Hercegovini. *Glas. zem. Muz. B. i H. (N. S.), Sarajevo*, (1986/87), 25-26: 201-210.
- DZUKIC, G. (1981) - Prvi nalaz neotenicne populacije malog mrmolja *Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758) u Jugoslaviji. *Glas. republ. zavoda zast. prirode Prir. muz. Titograd*, 14: 71-77.
- DZUKIC, G. et KALEZIC, M.L. (1983) - Novi nalaz neotenicnog primerka *Triturus vulgaris* (L.) u Jugoslaviji. *Arh. biol. Nauka, Beograd*, 35: 11-12.
- DZUKIC, G. et KALEZIC, M.L. (1984) - Neoteny in the alpine newt population from the submediterranean area of Yugoslavia. *Alytes*, 3: 11-19.
- DZUKIC, G., KALEZIC, M.L., TVRTLJIVOC, M. et DKPRVOC, A. (1990) - An overview of the occurrence of paedomorphosis in Yugoslavian newt (*Triturus*, Salamandridae) populations. *Brit. Herpetol. Soc. Bull.*, (34): 16-22.
- EBNER, V. Von. (1877) - Ueber einen *Triton cristatus* Laur. mit bleibenden Kiemen. *Mitt. naturwiss. Ver. Steier.*, 1877: (cité par Kuhn).
- FUHN, I. (1963) - Sur un nouveau cas de néoténie en masse du Triton vulgaire (*Triturus v. vulgaris* L.). *Vest. Cs. spol. zool.*, 27: 62-69.
- GABRION, J., (1976) - La néoténie chez *Triturus helveticus* Raz. Etude morphofonctionnelle de la fonction thyroïdienne. Doctorat ès sciences, Université des sciences et techniques du Languedoc. i-xxvi + 1-499 + 1-83 pp.
- GALLIEN, L. (1952) - Physiologie du développement et taxonomie. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 83: 65-83.
- GELDER, J.J. Van. (1973) - Ecological observations on Amphibia in the Netherlands. II. *Triturus helveticus* Razoumowsky: migration, hibernation and neoteny. *Netherlands J. Zool.*, 23: 86-108.
- GILTAY, L. (1932) - Note sur quelques larves néoténiques de *Molge palmata* Schneid., trouvées en Campine anversoise. *Bull. Mus. royal. Hist. nat. Belg.*, 8 (24): 1-9.

GISLEN, T. et KAURI, H. (1959) - Zoogeography of the Swedish Amphibians and Reptiles with Notes on their Growth and Ecology. *Acta Vertebratica*, 1: 193-397.

GOULD, S.J.(1977) - Ontogeny and Phylogeny. Belknap Press, Harvard University Press, i-xvi + 1-501.

HADZIMAHMUTOVIC-TVRTKOVIC, R., (1960) - O. djelovanju tiroksina na metamorfozu bukumirskog tritona (*Triturus alpestris montenegrinus* Radovan.) (Effect of Thyroxin on Metamorphosis of the Bukumirsko Jezero Newt (*Triturus alpestris montenegrinus* Radovan.). *God. Biol. Inst. Sarajevo*, 1/2: 11-16.

HARTWIG, M. et ROTMANN, E. (1940) - Experimentelle Untersuchungen an einem Massenaufreten von neotenen *Triton taeniatus*. *Arch. Entwickl. Organismen, Berlin*, 140: 195-251.

HENLE, K. (1983)- Eine neue neotene Populationen des Bergmolches *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) (Caudata, salamandridae). *Salamandra*, 19:151-157.

HOURLY, J. et BEAUMONT, A. (1985) - Les métamorphoses des Amphibiens. Masson, Paris, i-xii + 1-273.

KALEZIC, M.L. et DZUKIC, G. (1985) - Ecological Aspects of the Smooth newt (*Triturus vulgaris*) Paedomorphosis from Montenegro. *Arhiv. biol. Nauka*, 37: 43-50.

KALEZIC, M.L. et DZUKIC, G. (1986) - The frequent occurrence of Paedomorphosis in the Smooth Newt (*Triturus vulgaris*) populations from the submediterranean Area of Yugoslavia. *Amphibia-Reptilia*, 7: 86-89.

KALEZIC, M.L., DZUKIC, G., POPADIC, A. (1989) - Paedomorphosis in Yugoslav Alpine Newt (*Triturus alpestris*): morphometric variability and sex ratio. *Arh. biol. Nauka Beograd*, 41: 67-79.

KALEZIC, M.L. et DZUKIC, G. (1990) - Evidences for paedomorphosis in the crested newt, *Triturus cristatus* Complex (Salamandridae, Urodela). *Glas. Priir. Muz. Ser. B Beograd*, 45: 127-132.

KALEZIC, M.L., DZUKIC, G., TVRTKOVIC, N. (1990) - Newts (*Triturus*, Salamandridae, Urodela) of the Bukovica and Ravni Kotari Regions (Yugoslavia). *Spixiana*, 13: 329-338.

KOLLMANN, J. (1884 a) - Das Ueberwintern von europäischen Frosch und Tritonen Larven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl. *Verh. Naturf. Ges. Basel*, 1883: 387-398.

KOLLMANN, J. (1884 b) - L'hivernage des larves de Grenouilles européennes et de Tritons. La métamorphose de l'Axolotl mexicain. *C. R. Assoc. fr. Avanc. Sci.*, 12 (1883): 567-570, 570-571: remarques de LATASTE.

KOLLMANN, J. (1884 c) - L'hivernage des larves de grenouilles et de tritons d'Europe et la métamorphose de l'Axolotl du Mexique. *Rec. Zool. Suisse*, 1: 75-89.

KUHN, O. (1925) - Schilddrüsenfunktion und Neotenie bei Urodelen. *Biol. Zbl.*, 45: 483-495.

LANZA, B. (1948) - Brevi notizie etologiche, ecologiche e corologiche su alcuni Anfibi e Rettili della Toscana e del Modenese. *Atti Soc. Sci. nat., Milano*, 87: 172-184.

LANZA, B. (1956) - Notizie etologiche, ecologiche su alcuni anfibi e rettili del l'Italia centrale e della Sardegna con cenni sulla probabile presenza di un urodela nelle acque della grotta del Bue Marino (Nuoro). *Monitore zool. ita.*, 4: 300-308.

- LANZA, B. (1983) - Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane 27. Anfibi, Rettili (Amphibia, Reptilia). Consiglio Nazionale delle Ricerche, Roma, 196 pp.
- LATASTE, F., (1884) - Remarques. *C. R. Ass. fr. Avanc. Sci.*, 12: 570-571.
- LE PARCO, Y., CARTON, Y. et THOUVENY, Y. (1981) - Recherches préliminaires sur la dynamique et la génétique des populations de *Triturus alpestris* Laurenti, dans le Parc National des Ecrins. *Trav. Scient. Parc. Nat. Ecrins*, 1: 177-206.
- MATSUDA, R. (1982) - The evolutionary process in talitrid amphipods and salamanders in changing environments, with a discussion of «genetic assimilation» and some other evolutionary concepts. *Can. J. Zool.*, 60: 733-749.
- PAPAIIOANNOU, C. (1988) - An unusual phenomenon in two alpine lakes. *H Physis (La Nature)*, Athènes, 42: 12-14, 31.
- POCRNJIC, Z. (1968) - Thyroid activity and its significance for neotenia and thermal adaptation of oxygen consumption in the Alpine Newt. *Arh. biol. Nauka*, 20: 25-38.
- RADOVANOVIC, M. (1951) - A new race of the Alpine Newt from Yugoslavia. *Brit. J. Herpetol.*, 1: 93-97.
- RADOVANOVIC, M. (1961) - Neue Fundorte neotenischer Bergmolche in Jugoslawien. *Zool. Anz.*, 166: 206-218.
- REILLY, S.M. (1987) - Ontogeny of the hyobranchial apparatus in the salamanders *Ambystoma talpoideum* (Ambystomatidae) and *Notophthalmus viridescens* (Salamandridae). The ecological morphology of two neotenic strategies. *J. Morphol.*, 191:205-214.
- ROCEK, Z. (1974) - Beitrag zur Erkennung der Neotenie des Alpenmolches *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) (Amphibia: Urodela). *Vest. Cs. spol. zool.*, 38: 285-294.
- SCHREIBER, G. (1933) - Il problema delle neotenia assoluta. *Arch. Zool. ital.*, 19 (Suppl.): 27: 181-215.
- SCHREITMULLER, W. (1923) - Total melanotische Zauneidechsen (*Lacerta agilis*, L.) und neotenische, albinotische larven von *Triton vulgaris* subsp. typica L. (kleiner Teich-oder Streifenmolch). *Arch. Naturgesch.*, 89, A (8): 122-126.
- SELISKAR, A. et PEHANI, H. (1935) - Limnologische Beiträge zum problem der Amphibien Neotenie (Beobachtungen an Tritonen der Triglavseen). *Verh. Internat. Ver. Limnol. Beograd*, 7: 263-294.
- SELISKAR, A. et PEHANI, H. (1941) - Activity of the Incretory Glands in the Triglav Newt. *Zbor. Prir. Druz. Ljubljana*, 2: 119-128. Cité par POCRNJIC Z. (1968).
- SEXTON, O.J. et BIZER, J.R. (1978) - Life history patterns of *Ambystoma tigrinum* in montane Colorado. *Amer. Midl. Nat.*, 99:101-108.
- SMIRINA, E. et SOFIANIDOU, T. (1985) - On life span of the neotenic and metamorphosed Alpine Newt (*Triturus alpestris*) from high mountains of Greece. *Zool. Jh.*, 64: 311-315.
- SMITH, M.A. (1951) - The British Amphibians and Reptiles. Collins, 1ère édition, 20. i-xiv + 1-322.
- SMITH, M.A. (1973) - The British Amphibians and Reptiles. Collins, 5ème édition, 20. i-xiv +1-322.

- SPRULES, G.W. (1974) - The adaptative significance of paedogenesis in North American species of *Ambystoma* (Amphibia: Caudata): an hypothesis. *Can. J. Zool.*, 52: 393-408
- STEWART, J.W. (1969) - The Tailed Amphibians of Europe. David et Charles, Newton Abbot, 1- 180.
- SVOB, M. (1963) - Beiträge zur Untersuchung der Neurosekretion bei *Triturus alpestris montenegrinus*. *Bull. Sci. Acad. R.S.F. Yougoslavie*, 8: 17.
- SVOB, M. (1965)- Neurosekretion in *Triturus alpestris montenegrinus* Radov. und Ihre Korrelation mit des Neotenie. *Bull. Sci. Acad. R.S.F. Yougoslavie (A)* 10: 379-381.
- THORN, R. (1969) - Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Lechevalier, Paris, 35. i-v + 6-376.
- TUCIC, N. et KALEZIC, M.L. (1984) - Morphological variation within and among populations of the smooth newt, variation in *Triturus vulgaris*. *Biosistematika*, 10: 45-48.
- TUCIC, N., KALEZIC, M.L. et DZUKIC, G. (1985) - Morphometric variability in the *Triturus vulgaris* population with facultative paedomorphosis. *Zool. Anz.*, 215: 102-108.
- WILBUR, H.M. et COLLINS, J.P. (1973) - Ecological Aspect of Amphibians Metamorphosis. *Science*, 182: 1305-1314.
- WOLTERSTORFF, W. (1896) - Ueber einen Fall von Neotenie bei *Triton marmoratus* Latr. *Bl. Aquar. Terrar. Kde*, 7: 181-183, + figs 2 et3 p.129.
- ZELLER, E. (1899) - Zur Neotenie der Tritonen. *Jhette Ver. Vaterl. Naturkd. Württemberg*, 55: 23-35.

Michel BREUIL
 Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
 Muséum national d'Histoire naturelle
 25, rue Cuvier
 75005 PARIS (France)

SIGNIFICATION DU COLLIER CHEZ LES AMPHIBIENS GYMNOPHIONES

par

Jean LESCURE et Sabine RENOUS

Résumé - Chez les Gymnophiones, on distingue, en arrière de la tête, une région particulière ou collier, formée de deux anneaux plus larges que ceux du tronc, apparaissant plus tardivement au cours du développement et ne présentant pas la correspondance 1 anneau primaire / 1 vertèbre. Les anneaux du collier recouvrent la musculature du plancher buccal et la jonction crânio-vertébrale. Ils correspondent à la région branchiale des embryons et des larves. D'un point de vue morphologique, le collier des Gymnophiones peut être interprété comme une amorce du cou des Amniotes. Il joue le rôle d'un cou véritable sur le plan fonctionnel.

Mots-clés : Gymnophiones. Collier. Cou. Morphologie.

Summary - The Gymnophiona show behind the head two annuli wider than trunk primaries annuli that define the collars. The collars are a particular morphological region and their annulation appears later than on trunk in the ontogeny and have not the typical reciprocal relation 1 primary annuli / 1 vertebra. They cover the musculature of the buccal floor and the cranio-vertebral joint. The collars of the Gymnophiona correspond to the branchial region of embryos and larvae. They may be looked as an incipient neck region, especially on a functional point of view.

Key-words : Gymnophiona. Collars. Neck. Morphology.

I. INTRODUCTION

Il est communément admis que les Amphibiens ont un cou extrêmement réduit parce qu'ils n'ont qu'une seule vertèbre cervicale, l'atlas. Cependant, depuis Taylor (1968), on distingue, chez les Gymnophiones, qui n'ont ni membres ni ceintures, une région spécifique, le collier, formé de deux anneaux généralement plus larges que les anneaux primaires du tronc. Taylor (1968) et les auteurs anglo-saxons, excepté Breckenridge *et al.* (1987), écrivent «collars» au pluriel dans le sens que les deux premiers anneaux sont appelés collier. Nous avons préféré utiliser le terme de collier au singulier (Lescure *et al.*, 1986) pour bien définir une région morphologique particulière (tête, collier, tronc, région postcloacale) et mieux évoquer la comparaison avec le cou. Les anneaux du collier recouvrent des vertèbres qui joueraient le rôle de «cervicales» chez ces animaux plus ou moins fouisseurs, dont la tête et la région vertébrale immédiatement postérieure sont plus mobiles que le reste du corps et subissent plus de stress que chez les autres Amphibiens (Taylor, 1977).

Manuscrit accepté le 7 février 1992

II. LE COU DES VERTÉBRÉS

Chez les tétrapodes, le cœur, inclus dans une cavité coelomique close, le péricarde, occupe la partie antérieure du coelome et se situe en arrière de la région branchiale. Il est précédé de deux régions dépourvues de coelome, la tête et le cou. Ce dernier, propre aux Amniotes, semble-t-il, constitue une zone intermédiaire entre la tête et le tronc et résulte essentiellement d'une modification de la région branchiale au cours de l'évolution. Durant le développement embryonnaire des Amniotes, l'apparition de la courbure nucale, liée à l'édification de l'encéphale, laquelle augmente la croissance de la région dorsale, tend à refouler les arcs branchiaux latéralement et vers l'avant. Le mésenchyme, qui provient des somites post-otiques, s'interpose entre la pointe du péricarde et l'ébauche mandibulaire. Il se développe et représente l'amorce du cou, tandis que les arcs branchiaux régressent. Le segment cervical de la colonne vertébrale forme le squelette du cou. En effet, en même temps que se modifie la région branchiale, se dessine nettement chez les premiers Vertébrés terrestres une articulation crânio-vertébrale et un début de différenciation régionale de la colonne vertébrale. Le recul de la ceinture pectorale, qui se détache du crâne, favorise l'individualisation d'une région du cou, encore peu développée et surtout peu flexible, parce que soutenue par un seul élément squelettique, l'atlas.

Bien que d'origines, phylogénétique et embryologique, claires, la région du cou reste difficile à définir sur le plan morphologique. Son statut de zone charnière est insuffisant, si nous tenons compte de l'aspect évolutif et de l'extrême complexité de l'appareil branchial et de ses dérivés (squelette, muscles, vaisseaux, nerfs crâniens, glandes endocrines, etc.). A titre d'exemple, les vaisseaux acquièrent dans cette région une organisation originale émanant de celle des arcs aortiques, branches segmentaires détachées des aortes ventrales, qui s'élèvent ventro-dorsalement pour doubler les arcs viscéraux, avant de se réunir, de chaque côté du corps, pour constituer les aortes dorso-latérales. De ce fait, la région du cou peut être considérée comme celle des vertèbres cervicales, des carotides communes, des muscles du système hyoïdien, en relation avec la spécialisation du squelette du plancher buccal, ou encore comme celle des muscles responsables de la mobilité de la tête qui joignent le crâne, les vertèbres cervicales et la ceinture scapulaire.

Selon cette définition, le cou manquant chez les Poissons, fait son apparition chez les Amphibiens, mais avec une seule vertèbre cervicale, l'atlas. Il se développe chez les Reptiles qui possèdent 8 ou 9 vertèbres cervicales et un complexe atlas-axis. La limite postérieure de la région cervicale est définie par la première liaison entre l'axe vertébral et la ceinture scapulaire.

Chez les Gymnophiones, 3 à 5 vertèbres antérieures de l'axe vertébral, dont l'atlas, sont responsables d'une mobilité de la tête plus grande que chez les autres Amphibiens. Pour cette raison, Taylor (1977) les considère comme des vertèbres cervicales. Cependant, cette partie antérieure de l'axe vertébral n'a pas le statut morphologique d'une région cervicale mais en joue le rôle sur le plan fonctionnel.

III. LE COLLIER DES GYMNOPHIONES

Les Gymnophiones sont entièrement annelés et deux anneaux plus larges se distinguent en arrière de la tête. Dunn (1942) discerne un système d'anneaux primaires et secondaires. Il constate que les sillons séparant deux anneaux primaires successifs correspondent à l'extrémité des côtes comme les sillons costaux des Urodèles. Il en conclut que le nombre de ces sillons donne le nombre des vertèbres. Taylor (1968) est le premier, à notre connaissance, à distinguer les deux anneaux plus larges en arrière de la tête et à les nommer une fois «colliers nucaux» (p. 16) et les autres fois «colliers» tout court mais il ne les sépare pas des autres anneaux primaires dans son décompte des anneaux. Ceci introduit une erreur dans le rapport du nombre d'anneaux primaires au nombre de vertèbres.

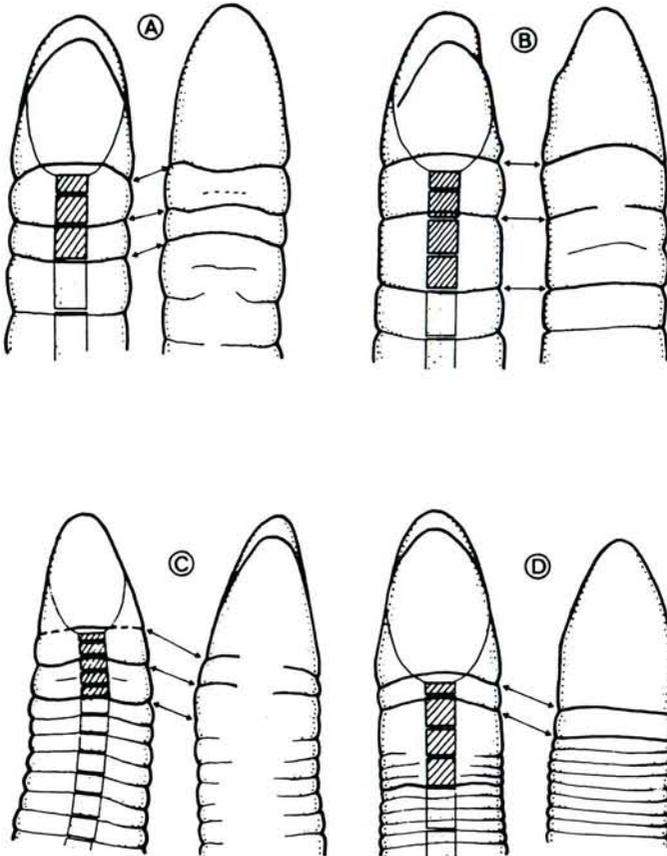


Figure 1 : Structure générale du collier et correspondance avec l'axe vertébral. Les rectangles hachurés représentent les 3, 4 ou 5 vertèbres sous les deux anneaux du collier, qui sont indiqués par des flèches sur les deux faces du corps. A: *Chtonerpeton indistinctum*; B: *Microcaecilia unicolor*; C: *Scolecomorphus uluguruensis*; D: *Rhinatremma bivittatum*; (d'après Renous *et al.*, 1988).

A. Que représente le collier sur le plan morphologique?

Si nous considérons la régionalisation du corps (collier, tronc, extrémité post-cloacale), une correspondance entre un anneau primaire et une vertèbre apparaît sur le tronc; elle n'existe pas au niveau du collier car 3 à 5 vertèbres sont sous-jacentes aux deux anneaux nucaux (Lescure *et al.*, 1986; Renous *et al.*, 1988) (fig. 1).

Nussbaum et Wilkinson (1989) admettent notre affirmation d'une absence de corrélation entre vertèbre et anneau primaire au niveau du collier. D'ailleurs, l'annulation apparaît plus tardivement sur le collier que sur le reste du corps (Sammouri *et al.*, 1990) (fig. 2). Elle ne s'y manifeste qu'après la métamorphose et le passage à la vie terrestre chez *Ichthyophis glutinosus* (Sarasin et Sarasin, 1887-1890; Breckenridge *et al.*, 1987).

Le collier coïncide avec la plus grande partie du système hyobranchial, dont la portion antérieure s'avance entre les deux branches mandibulaires. Il recouvre la musculature du plancher buccal (Naylor et Nussbaum, 1980; Nussbaum et Naylor, 1982), notamment l'interhyoïdien postérieur (Nussbaum, 1983) qui intervient dans la fermeture de la bouche. Sur le plan morphologique, le collier s'avère donc une région distincte du tronc.

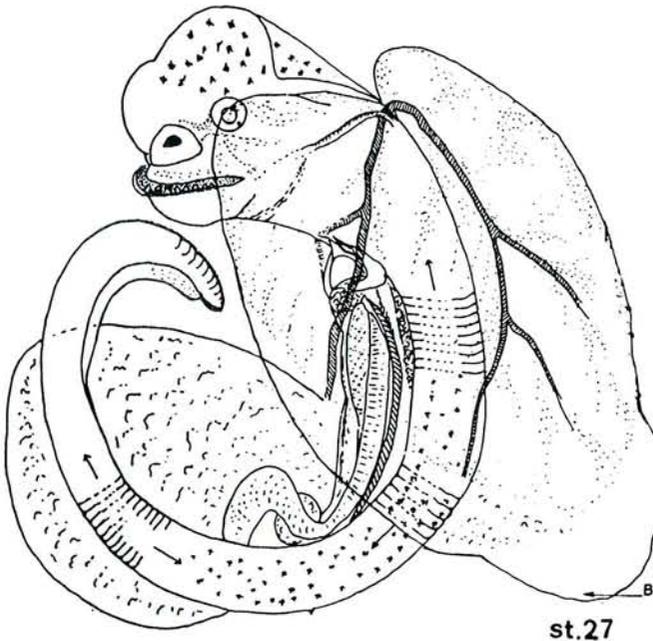


Figure 2 : Vue latérale gauche de l'embryon de *Typhlonectes compressicaudus* au stade 27 (d'après Sammouri *et al.*, 1990). L'annulation progressant vers la partie antérieure du corps sous la branche foliacée (B), est indiquée par une flèche.

B. Que représente le collier sur le plan embryologique?

Au cours du développement embryonnaire, chez les autres Gymnophiones, comme chez les autres Amphibiens, des branchies externes, qui correspondent à des expansions sacculaires, recouvrent les arcs viscéraux et les fentes qui les suivent. Des renflements superficiels soulignent la formation de ces arcs viscéraux (mandibulaire, hyoïdien et branchiaux). Trois fentes viscérales externes, qui se creusent à la surface de l'embryon, rejoignent les poches viscérales internes pour former les fentes branchiales. La première fente fonctionnelle se situe en arrière de l'arc hyoïdien. La première branchie externe coiffe le premier arc branchial et recouvre la deuxième fente branchiale et ainsi de suite pour les deux autres.

Chez les Gymnophiones ovipares à larves aquatiques (ex: *Icthyophis*), les branchies tombent dans les deux jours qui suivent l'éclosion; chez ceux à développement direct, ovovivipares et vivipares, elles tombent généralement avant l'éclosion ou la mise-bas. Chez toutes les espèces étudiées, elles laissent une cicatrice située dans la région du collier, soit entre les deux anneaux nucaux (*Icthyophis glutinosus*, Sarasin et Sarasin, 1887-1890; *Hypogeophis rostratus*, Brauer, 1899; *Sylvacaecilia grandisonæ*, Largen et al., 1972), soit sur le deuxième (*Typhlonectes compressicaudus*, Sammouri et al., 1990) (fig. 3).

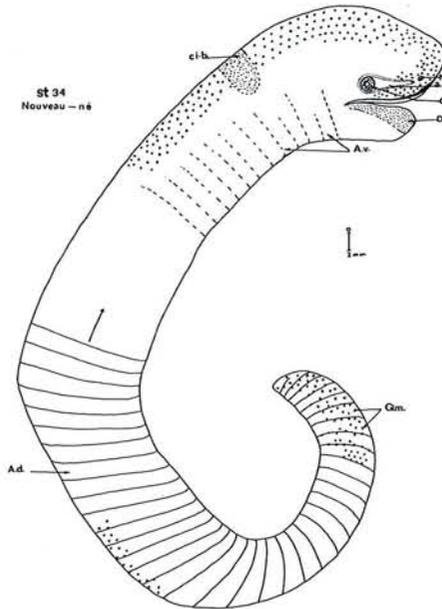


Figure 3 : Nouveau-né (stade 34, vue latérale) de *Typhlonectes compressicaudus* (d'après Sammouri et al., 1990). A.d.: demi-anneau dorsal; A.v.: demi-anneau ventral (les flèches; ci. b: cicatrice des branchies; D: dents; N: narine; O: oeil; a.t.: appareil tentaculaire; G.m: orifice d'une glande muqueuse.

L'emplacement de cette cicatrice et le mode de formation des branchies externes suggèrent que la région du collier dérive de la région branchiale de l'embryon, comme l'avait pressenti Taylor (1968).

IV. CONCLUSIONS

Le collier représente donc une région corporelle originale sur les plans morphologique et embryologique. Les deux anneaux nucaux, qui le composent, se mettent en place tardivement et la chute des branchies y laisse une cicatrice. Il correspond à la région branchiale de l'embryon et recouvre chez l'adulte la musculature hyoïdienne. A ce titre, le collier constitue effectivement l'amorce d'un cou. De plus, l'atlas et les premières vertèbres, situées sous le collier, jouent le rôle d'un véritable cou sur le plan fonctionnel, puisqu'ils assurent la mobilité de la tête. Cependant, en l'absence de jonction sterno-costale, ces vertèbres les plus antérieures de l'axe vertébral, derrière l'atlas, ne peuvent pas être identifiées aux vraies vertèbres cervicales des Amniotes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BRAUER, A. (1899) - Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. II. Die Entwicklung der äussern Form. *Zool. Jahrb. Anat.*, 12: 477-508, pl. 22-25.

BRECKENRIDGE, W.R., NATHANAEL, S. et PEREIRA, L. (1987) - Some aspects of the biology and development of *Ichthyophis glutinosus* (Amphibia: Gymnophiona). *J. Zool. London*, 211: 437-449.

DUNN, E.R. (1942) - The American Caecilians. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 91: 439-540.

LARGEN, M.J., MORRIS, P.A. et YALDEN, D.W. (1972) - Observations on the Caecilian *Geotrypetes grandisonae* Taylor (Amphibia: Gymnophiona) from Ethiopia. *Monitor. Zool. Ital.*, suppl. IV, 8: 185-205.

LESCURE, J., RENOUS, S. et GASC, J.P. (1986) - Proposition d'une nouvelle classification des Amphibiens Gymnophiones. 145-177. In Delsol, M., Flatin, J. et Lescure, J., eds. Biologie des Amphibiens. Quelques mises au point des connaissances actuelles sur l'ordre des Gymnophiones. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 43, 177 p.

NAYLOR, B.G. et NUSSBAUM, R.A. (1980) - The trunk musculature of Caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *J. Morphol.*, 166: 250-273.

NUSSBAUM, R.A. (1983) - The evolution of a unique dual jawclosing mechanism in Caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 687: 1-20.

NUSSBAUM, R.A. et NAYLOR, B.G. (1982) - Variations of the trunk musculature of Caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *J. Zool. London*, 198: 383-393.

NUSSBAUM, R.A. et WILKINSON, M. (1989) - On the classification and phylogeny of Caecilians (Amphibia: Gymnophiona), a critical review. *Herpetol. Monogr.*, 3: 1-42.

RENOUS, S., LESCURE, J. et GASC, J.P. (1988) - Patterns of correspondence between skin rings and vertebrae in Gymnophiona (Amphibia). *Morph. Jb.*, 134: 27-52.

SAMMOURI, R., RENOUS, S., EXBRAYAT, J.M. et LESCURE, J. (1990) - Développement embryonnaire de *Typhlonectes compressicaudus* (Amphibia, Gymnophiona). *Annal. Sci. Nat. Zool. Paris*, 13^{ème} sér. 11: 135-163.

SARASIN, R. et SARASIN, F. (1887-1890) - Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des ceylonischen Blindwühle *Ichthyophis glutinosus* L. In: *Ergebniss naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon*. Kreidel's verlag. Wiesbaden, 2, 94 p.

TAYLOR, E.H. (1968) - The Caecilians of the world. A taxonomic review. Lawrence, Univ. Kansas Press. 848 p.

TAYLOR, E.H. (1977) - Comparative Anatomy of Caecilian Anterior vertebrae. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 51 (6): 219-231.

J. LESCURE
Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
57, rue Cuvier,
et
S. RENOUS
Laboratoire d'Anatomie Comparée
55, rue de Buffon,

URA 041137 du CNRS et Muséum national d'Histoire naturelle,
75005 PARIS (France)

LA NUTRITION EMBRYONNAIRE ET LES RELATIONS FOETO-MATERNELLES CHEZ *Typhlonectes compressicaudus* AMPHIBIEN GYMNOPHIONE VIVIPARE

par

Jean-Marie EXBRAYAT et Souad HRAOUI-BLOQUET

Résumé - Le développement intra-utérin de *Typhlonectes compressicaudus* dure six mois environ. La masse vitelline est d'abord résorbée puis une dentition foetale est mise en place, le tube digestif se différencie et devient fonctionnel. L'embryon se nourrit alors des sécrétions utérines, d'oeufs abortifs, d'embryons morts. Au cours du développement, l'épiderme, puis les branchies sont le siège de différenciation de structures amplifiant la surface d'échanges avec l'environnement utérin. Les parois utérines subissent des variations morphologiques liées à l'évolution des embryons. Les organes de réserve des femelles subissent des variations de volume en corrélation avec la taille des embryons.
Mots-clés : Gymnophione. *Typhlonectes compressicaudus*. Embryon. Viviparité.

Summary - Intrauterine development of *Typhlonectes compressicaudus* is about six months long. Vitellus is first reabsorbed then a foetal dentition is observed. Digestive tract is differentiated and becomes functional. The embryo eats uterin secretions, abortif eggs, dead embryos. During the development, first the epidermis, then the gills are covered by structures allowing exchange areas with intrauterine environment to increase. The cell structure of uterine walls is linked to the embryonic evolution. In females, the volume of reserve organs is linked to the embryo's size.

Key-words : Gymnophiona. *Typhlonectes compressicaudus*. Embryo. Viviparity.

I. INTRODUCTION

Les Gymnophiones, Amphibiens serpentiformes répartis dans les zones équatoriales et tropicales, rassemblent environ 170 espèces dont la moitié sont vivipares ou ovovivipares (Taylor, 1968; Wake, 1977). Les travaux consacrés au développement embryonnaire de ces animaux sont peu nombreux et portent sur quelques espèces seulement: *Ichthyophis glutinosus* (Sarasin et Sarasin, 1887-1890; Breckenridge et Jayasinghe, 1979; Breckenridge *et al.*, 1987), *Hypogeophis rostratus* (Brauer, 1897, 1899), *Typhlonectes compressicaudus* (Delsol *et al.*, 1981; Sammouri *et al.*, 1990). Les relations foeto-maternelles pouvant exister chez les espèces vivipares sont peu connues. Seule la présence d'une dentition foetale caractéristique a été mise en évidence par plusieurs auteurs (voir bibliographie in Exbrayat et Delsol, 1988).

Depuis quelques années, de nombreux travaux ont porté sur *Typhlonectes compressicaudus*, espèce sud-américaine aquatique et vivipare (Lescure, 1981). Quelques aspects de la biologie de la reproduction de cette espèce ont été précisés dans des travaux antérieurs

(voir bibliographie in Exbrayat *et al.*, 1986). Le but de cette communication est de faire le point sur les connaissances actuelles portant sur les grands traits du développement embryonnaire et les relations intra-utérines entre les embryons et leur mère. Le tableau I schématise les grands événements qui affectent *Typhlonectes compressicaudus* au cours des différentes phases de son développement.

II. REPRODUCTION ET DÉVELOPPEMENT

Les animaux étudiés proviennent d'une population de Guyane française. Ils ont été capturés au cours de diverses missions effectuées grâce à l'aide de la fondation Singer-Polignac (mission Delsol-Lescure, 1979; Delsol, 1980). Les animaux vivent dans les marais et leur cycle sexuel est inféodé aux alternances saisonnières: la copulation s'effectue entre janvier et avril, pendant la saison des pluies; entre juillet et janvier, saison sèche, les animaux restent sexuellement inactifs. Les naissances sont observées entre juillet et octobre, milieu de la saison sèche, après 6 à 7 mois de gestation. Le cycle des femelles est biennal: la première année est consacrée à la gestation, la deuxième année correspond à une phase de repos sexuel (Exbrayat et Delsol, 1985).

Une première table de développement ayant permis de préciser les faits les plus marquants de l'embryogenèse, a été publiée par Delsol *et al.* (1981). Plus récemment, la publication d'une nouvelle table de développement par Sammouri *et al.* (1990) a permis de préciser les détails de l'ontogenèse de *Typhlonectes compressicaudus*.

D'après ces travaux, on peut considérer que le développement de *Typhlonectes compressicaudus* est divisé en trois grandes étapes. La première phase correspond à des embryons pourvus d'une masse vitelline relativement importante. Ces embryons sont entourés d'une gangue muqueuse élaborée par la partie antérieure de l'oviducte (Exbrayat, 1988a). C'est au cours de cette phase que se déroulent les premières étapes du développement: segmentation, gastrulation, neurulation et début de l'organogenèse. Ce sont les stades I et II de Delsol *et al.* (1981) ou 14 à 25 de Sammouri *et al.* (1990). Cette période, d'une durée de deux mois environ (Exbrayat, 1986), se termine par l'éclosion, placée après le stade 26.

La deuxième phase de développement débute après l'éclosion. L'embryon a atteint le stade fœtus. La masse vitelline est alors plus ou moins complètement résorbée. L'animal est libre dans l'utérus où il peut se déplacer. Les branchies vésiculeuses se développent. Cette deuxième phase dure deux mois environ également (Exbrayat, 1986).

Les individus de la troisième phase correspondent à de véritables larves intra-utérines. Les animaux ont l'aspect de petits adultes pourvus d'une paire de branchies vésiculeuses, appliquées contre la paroi utérine. La parturition intervient à la fin de cette période de la vie intra-utérine qui dure également deux mois environ.

Les courbes de croissance des embryons, fœtus et larves ont été tracées. Après une première période de croissance linéaire très faible (jusqu'au stade 26), l'animal entre dans une phase de croissance plus

Phases du développement	Phase embryonnaire	Phase foetale	Phase larvaire	Naissance
Stades selon DELSOL & al. (1981) selon SAMMOURI & al. (1990)	0 0	III ₁ 26	IV ₁ 32	IV ₂ 33
Durée approximative des phases	2 mois	2 mois	2 mois	
Caractéristiques	<ul style="list-style-type: none"> * Fécondation * Segmentation * Gastrulation * Neurulation * Mise en place d'ébauchés d'organes * Ectotrophoblaste 	<ul style="list-style-type: none"> * éclosion * dents foetales * développement des organes * différenciation de l'ectotrophoblaste de la surface branchiale * Masse vitelline presque entièrement résorbée 	<ul style="list-style-type: none"> * croissance linéaire et pondérale importante * branchies vésiculeuses enveloppant l'embryon et appliquées contre la paroi utérine 	<ul style="list-style-type: none"> * résorption des dents foetales
Modes de nutrition	<ul style="list-style-type: none"> * Vitellus. Echanges d'eau et d'éléments minéraux à travers l'ectotrophoblaste (?) 	<ul style="list-style-type: none"> * sécrétions utérines * nutrition buccale * diffusion à travers la branchie ? 	<ul style="list-style-type: none"> * nutrition buccale (embryons morts) * diffusion à travers les branchies 	
Croissance linéaire et pondérale	Faible 5 mg 2 à 3 mm	Rapide 159 mg 25 mm	maximale 4127 mg 104 mm	nouveau-né 4203 mg 133 mm
	17 mg 10 mm	521 mg 42 mm		

Tableau I : Principaux événements affectant le développement de *Typhlonectes compressicaudus*

rapide (stade 27 à 31). Il subit ensuite sa croissance maximale pendant les deux derniers mois de la vie intra-utérine (stades 32 et 33).

Globalement, des oeufs de 2 à 3 mm de diamètre pesant quelques mg conduisent en quelques 6 mois, à des nouveaux-nés mesurant de 120 à 140 mm (et parfois plus!), pesant 4 à 5 g. Par ailleurs, il a été constaté que chaque femelle de 300 à 450 mm de longueur peut donner naissance à 6 à 8 jeunes de cette taille. Compte tenu de la faible quantité des réserves vitellines contenues dans les oeufs, et de la durée de vie intra-utérine relativement longue, il paraît vraisemblable que la mère supplée aux réserves embryonnaires pour permettre le développement des embryons. Différents critères plaident en faveur de cette hypothèse. Ces critères, d'ordre morphologique ou physiologique sont actuellement en cours d'étude. Ils concernent le développement du tube digestif embryonnaire mis en relation avec l'état des voies génitales femelles, la présence de substances nutritives dans les utérus, l'existence de structures permettant l'accroissement des surfaces d'échanges au niveau de l'ectoderme embryonnaire, les variations pondérales des organes de réserves chez les femelles gestantes et le passage d'un traceur radio-actif de la mère aux larves intra-utérines.

III. LE TUBE DIGESTIF EMBRYONNAIRE

Une première approche du développement du tube digestif de *Typhlonectes compressicaudus* est actuellement en cours. Nous pouvons dès à présent préciser quels sont les événements marquants de cette organogenèse, au cours des différentes phases du développement.

A. Phase embryonnaire

Chez les stades les plus jeunes que nous ayons pu observer (stade 23), l'oesophage et l'estomac sont déjà bien en place, bien que tapissés intérieurement d'un épithélium indifférencié. L'estomac s'ouvre sur l'intestin qui repose ventralement sur la masse vitelline entourée de cellules endoblastiques contenant souvent des plaquettes vitellines phagocytées. La paroi dorsale de cet intestin est constituée d'un épithélium stratifié formé de cellules de grande taille pouvant également phagocyter des plaquettes vitellines. Des vaisseaux sanguins vitellins sont appliqués ventralement contre la paroi externe de la masse vitelline.

Le vitellus est progressivement absorbé et digéré par les cellules de la paroi intestinale et, au stade 26 (à l'éclosion), cette masse vitelline est quasiment inexistante.

B. Phase foetale

De nouveaux modes de nutrition apparaissent. On observe d'abord l'ouverture de la bouche. Avant l'éclosion, au stade 23, le pharynx était barré par une membrane. A partir du stade 25, donc juste avant l'éclosion, cette dernière disparaît progressivement. Une dentition foetale est

progressivement mise en place à partir du stade 25. A partir de l'éclosion, le tube digestif se développe, les cellules épithéliales de l'oesophage et de l'estomac se différencient (mais les glandes gastriques n'apparaîtront qu'ultérieurement). Des modifications sont également notées au niveau de l'intestin. Au stade 26, juste après l'éclosion, des entérocytes vont remplacer progressivement les types cellulaires observés précédemment et des cellules calciformes sont également mises en place.

L'examen du contenu du tube digestif des foetus aux stades compris entre l'éclosion et le stade larvaire permet d'apporter des précisions quant à la nutrition exogène: on observe en effet la présence de masses de sécrétions éosinophiles, colorées en bleu par l'azan, mélangées à des plaquettes vitellines, des érythrocytes, des noyaux cellulaires. Certains de ces éléments sont issus de la paroi utérine. En effet, minces et indifférenciées pendant la période de repos sexuel, les voies génitales femelles se développent au début de la période de reproduction. Chaque oviducte se différencie en une portion antérieure tubaire et une portion postérieure utérine. A l'ovulation, l'utérus présente un aspect caverneux, les parois sont tapissées de cellules émettant des sécrétions ou expansions qui deviendront de plus en plus abondantes alors que les embryons atteignent le stade de l'éclosion. Par la suite, ces sécrétions apparaissent moins abondantes. La paroi est dégradée et les cellules épithéliales elles-mêmes sont arrachées. Cette évolution de la paroi utérine est le résultat de l'action des foetus qui, grâce à leur dentition foetale, peuvent arracher les substances et les cellules de la paroi utérine.

C. Phase larvaire

Au stade 32, le tube digestif des larves a évolué. L'oesophage prend un aspect définitif, les glandes gastriques sont mises en place, la détection de l'activité phosphatasique alcaline au niveau du plateau strié de l'épithélium intestinal est le signe de l'activité de cet organe. A ce stade, on observe la présence de masses de grande taille évoquant des structures embryonnaires en cours de digestion à l'intérieur même du tube digestif des larves. Par ailleurs, à la dissection, nous avons pu observer la présence de foetus morts dans la gueule de telles larves.

En revanche, la paroi des utérus n'est plus sécrétrice. Un nouvel épithélium, formé d'un tissu compact et vascularisé, est mis en place. La nutrition exogène à partir des sécrétions utérines ne paraît donc plus possible, bien que les larves possèdent encore une dentition foetale, fortement usée.

IV. LES ÉCHANGES TRANSÉPIDERMIQUES

L'évolution de la surface ectodermique et la différenciation de zones spécialisées tendent à montrer que, outre les échanges nutritifs fortement suggérés par les observations précédentes, l'épiderme représente un site d'échanges de diverses natures entre la mère et les jeunes intra-utérins.

Sammouri *et al.* (1990) ont montré que, pendant la phase embryonnaire, la totalité de l'épiderme est recouverte de cellules émettant des expansions

permettant de développer des surfaces d'échanges. Au stade 22, ces structures sont particulièrement bien développées. A partir de ce stade, l'épiblaste ventral de l'embryon, doublé de la somatopleure, se différencie en une fine membrane aux cellules émettant de nombreuses expansions: c'est l'ectotrophoblaste décrit par Delsol *et al.* (1981, 1986) qui semble correspondre à une zone privilégiée permettant des échanges avec le milieu extraembryonnaire. Cette structure évolue rapidement et n'est plus observable au stade fœtus.

D'autres organes semblent représenter des lieux privilégiés pour les échanges: ce sont les branchies. Chez *Typhlonectes compressicaudus*, les branchies ont une structure bien différente de ce qui est observé chez les larves des Amphibiens Anoures, Urodèles, ou même chez les autres Gymnophiones qu'ils soient ovipares, à développement direct ou vivipares (sauf, dans ce dernier cas, chez tous les Typhlonectidae). Les branchies de *Typhlonectes compressicaudus* résultent de la fusion de trois paires d'expansions externes et affectent la forme d'une paire de lames vésiculeuses qui se développent au cours de l'ontogenèse et qui finiront par isoler l'animal de la paroi utérine en l'enveloppant complètement (Delsol *et al.*, 1981, Sammouri *et al.*, 1990). La croissance linéaire de ces organes suit celle de l'embryon. Au départ, libres autour de ce dernier, les branchies finiront par être accolées contre la paroi utérine alors lisse, au stade larvaire.

L'étude histologique des branchies montre une structure vésiculeuse (Delsol *et al.*, 1986). Les faces épidermiques embryonnaire et utérine sont séparées par un tissu conjonctif à l'intérieur duquel sont observés des fibroblastes parfois très allongés et des vaisseaux sanguins. A certains stades, la vascularisation affleure l'épiderme, ce qui laisse supposer l'existence d'échanges intenses avec le milieu extraembryonnaire. L'examen en microscopie électronique à balayage a permis de montrer l'évolution de la surface branchiale (Exbrayat et Hraoui-Bloquet, 1991). Jusqu'au stade 26, les mêmes types de cellules émettant des expansions trouvées sur tout l'épiderme sont observés. Par la suite, la surface branchiale se différencie. Des cellules de divers types aux expansions arborescentes, avec des ciliatures de formes diverses se développent. Le côté dirigé vers la paroi utérine présente toujours un relief beaucoup plus accentué que le côté dirigé vers l'embryon. Des masses de sécrétions peuvent couvrir certaines zones; des cellules d'origine maternelle ou des plaquettes vitellines sont parfois observées à la surface des branchies. Des ponts cytoplasmiques ont été observés entre la paroi branchiale et l'utérus maternel chez des larves de stades 32 ou 33 (Delsol *et al.*, 1986).

V. QUELQUES ASPECTS DYNAMIQUES DES ÉCHANGES

L'étude volumétrique et pondérale des organes de réserve (foie et corps adipeux) des femelles de *Typhlonectes compressicaudus* a permis de montrer qu'il existait des variations importantes en corrélation étroite avec le développement des embryons (Exbrayat, 1988b). Au début du développement, ces organes ont un volume maximal. Ils régressent de manière très importante à la fin de la gestation, ce qui coïncide avec la phase de croissance larvaire. Chez les femelles en repos sexuel, on

n'observe toutefois que de faibles variations pondérales saisonnières.

Enfin, après injection de thymidine tritiée à des femelles portant des larves intra-utérines, nous avons pu observer la présence de quelques noyaux marqués dans divers tissus des embryons. Cette observation préliminaire nous permet d'affirmer que des passages existent entre la mère et le fœtus.

VI. CONCLUSIONS

L'étude du développement intra-utérin de *Typhlonectes compressicaudus* a révélé plusieurs types d'échanges entre la mère et les embryons. La masse vitelline, relativement peu importante, est rapidement résorbée, bien plus rapidement, par exemple, que chez l'espèce ovipare *Ichthyophis glutinosus*, chez qui elle persiste longtemps après l'éclosion (Breckenridge et Jayasinghe, 1979). Cet épuisement des réserves vitellines conduit l'animal à utiliser très vite un mode de nutrition buccale direct faisant intervenir des adaptations morphologiques fonctionnelles, tant au niveau des embryons (dents fœtales, par exemple) qu'à celui de la mère (sécrétions utérines).

Des structures d'échanges d'un autre type semblent également exister au niveau du revêtement cutané. A partir d'un épiderme peut-être totalement absorbant au début du développement, des zones privilégiées dont la surface au contact du milieu externe est considérablement augmentée, sont progressivement mises en place. Ces zones sont l'ectotrophoblaste et les branchies. Ces dernières sont transformées en organes vésiculeux complexes, et perdent de ce fait l'aspect classique radié et filamenteux que l'on observe chez les autres Amphibiens.

Il est enfin intéressant de noter qu'il existe des corrélations entre les variations pondérales des organes de réserve et la croissance des jeunes animaux intra-utérins.

L'ensemble de ces observations laisse donc supposer qu'il existe de véritables échanges entre la mère et le fœtus, comme chez l'Urodèle *Salamandra atra*, où l'on observe d'ailleurs un mode de nutrition direct des larves intra-utérines par le «magma-utérin», mélange de sécrétions élaborées par les voies génitales et d'œufs abortifs (Vilter, 1986), et pas seulement des échanges de type osmotique ou diffusif, comme c'est le cas chez *Salamandra salamandra*, par exemple (Greven, 1980 a et b).

Des études ultérieures devraient permettre de comprendre l'importance des différents modes d'échanges foeto-maternels mis en place chez cette espèce. Il serait alors intéressant de les comparer à ceux qui existent chez d'autres Gymnophiones vivipares. En effet, chez ces derniers, les fœtus possèdent toujours une dentition foetale leur permettant de se nourrir à partir des sécrétions élaborées par l'utérus maternel (Parker, 1956, Parker et Dunn, 1964, Wake, 1970, 1976, 1977, 1978, 1980). Cependant, la structure particulière des branchies de *Typhlonectes compressicaudus* et qui se retrouve chez les autres membres de la famille des Typhlonectidae (Taylor, 1968, Lescure *et al.*, 1986), n'est jamais observée chez les autres espèces de Gymnophiones vivipares (voir Wake, 1977). De même, l'ectotrophoblaste décrit par Delsol *et al.* (1981) semble particulier à cette espèce, mais nous manquons de références portant sur d'autres espèces

vivipares pour permettre des comparaisons. Il n'en demeure pas moins que *Typhlonectes compressicaudus* et les autres Typhlonectidae semblent présenter un certain nombre d'adaptations morphologiques liées à la gestation, ce qui leur donne une place particulière parmi les autres Gymnophiones vivipares.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BRAUER, A. (1897) - Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. *Zool. Jahrb. Anat.*, 10: 277-472.

BRAUER, A. (1899) - Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. II Der Entwicklung der äussern Form. *Zool. Jahrb. Anat.*, 12: 477-508.

BRECKENRIDGE, W.R. et JAYASINGHE, S. (1979) - Observations on the eggs and larvae of *Ichthyophis glutinosus*. *Ceylon J. Sci. (Bio. Sci.)*, 13 (1-2): 187-202.

BRECKENRIDGE, W.R., NATHANAEL, S. et PEREIRA, L. (1987) - Some aspects of the biology and development of *Ichthyophis glutinosus* (Amphibia : Gymnophiona). *J. Zool. London*, 211: 437-499.

DELSOL, M., FLATIN, J., EXBRAYAT, J.-M. et BONS, J. (1981) - Développement de *Typhlonectes compressicaudus*, Amphibien Apode vivipare. Hypothèses sur sa nutrition embryonnaire et larvaire par un ectotrophoblaste. *C. R. Acad. Sci., Paris, sér. III*, 293: 291-295.

DELSOL, M., EXBRAYAT, J.-M., FLATIN, J. et GUEYDAN-BACONNIER, M. (1986) - Nutrition embryonnaire chez *Typhlonectes compressicaudus* (Duméril et Bibron, 1841), Amphibien Apode vivipare. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 43: 39-54.

EXBRAYAT, J.-M. (1986) - Quelques aspects de la biologie de la reproduction de *Typhlonectes compressicaudus* (Duméril et Bibron, 1841), Amphibien Apode. Thèse Doct. ès Sci. nat., Univ. Paris VI, 308 p.

EXBRAYAT, J.-M. (1988a) - Croissance et cycle des voies génitales femelles de *Typhlonectes compressicaudus* (Duméril et Bibron, 1841), Amphibien Apode vivipare. *Amphibia Reptilia*, 9: 117-134.

EXBRAYAT, J.-M. (1988b) - Variations pondérales des organes de réserve (corps adipeux et foie) chez *Typhlonectes compressicaudus*, Amphibien Apode vivipare, au cours des alternances saisonnières et des cycles de reproduction. *Ann. Sci. nat., Zool.*, Paris, 13^{ème} série, 9: 45-53.

EXBRAYAT, J.-M. et DELSOL, M. (1985) - Reproduction and growth of *Typhlonectes compressicaudus*, a viviparous Gymnophione. *Copeia*, 1985 (4): 950-955.

EXBRAYAT, J.-M. et DELSOL, M. (1988) - Oviparité et développement intra-utérin chez les Gymnophiones. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 45: 27-36.

EXBRAYAT, J.-M., DELSOL, M. et FLATIN, J. (1986) - *Typhlonectes compressicaudus*, Amphibien Apode vivipare de Guyane. In: *Le Littoral guyanais (Sepanguy-Separrit)*, 119-124.

EXBRAYAT, J.-M. et HRAOUI-BLOQUET, S. (1991) - Morphologie de l'épithélium branchial des embryons de *Typhlonectes compressicaudus* (Amphibien Gymnophione) étudié en microscopie électronique à balayage. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 57: 45-52.

GREVEN, H. (1980a) - Ultrastructural investigations of the epidermis and the gill epithelium in the intrauterine larvae of *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Urodela). *Z. Mikr. Anat. Forsch.*, 94 (2): 196-208.

GREVEN, H. (1980b) - Ultrahistochemical and autoradiographic evidence for epithelial transport in the uterus of the ovoviviparous Salamander, *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia Urodela). *Cell. Tissue Res.*, 212: 147-162.

LESCURE, J. (1981) - Les Amphibiens Apodes de Guyane française. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 106 (3): 370.

LESCURE, J., RENOUS, S. et GASC, J.-P. (1986) - Proposition d'une nouvelle classification des Amphibiens Gymnophiones. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 43: 145-177.

PARKER, H.W. (1956) - Viviparous caecilians and amphibian phylogenesis. *Nature*, 178: 250-252.

PARKER, H.W. et DUNN, E.R. (1964) - Dentitional metamorphosis in the Amphibia. *Copeia*, 1964 (1): 75-86.

SAMMOURI, R., RENOUS, S., EXBRAYAT, J.-M. et LESCURE, J. (1990) - Développement embryonnaire de *Typhlonectes compressicaudus* (Amphibia, Gymnophiona). *Ann. Sci. nat., Zool.*, Paris, 13^{ème} sér., 11: 135-163.

SARASIN, R. et SARASIN, F. (1887-1890) - Zur Entwicklungschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle *Ichthyophis glutinosus* L. In: *Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon*. C. W. Kreidel's Verlag, Wiesbaden, 2: 153-263.

TAYLOR, E.H. (1968) - The Caecilians of the world : a taxonomic review. Univ. Kansas Press, Lawrence, Kansas, 848p.

VILTER, V. (1986) - La reproduction de la Salamandre noire (*Salamandra atra*) In: *Traité de Zoologie*, Tome XIV, Batraciens, P.P. Grassé et M. Delsol (édts), fasc. I B: 487-495, Masson, Paris.

WAKE, M.H. (1970) - Evolutionary morphology of the Caecilian urogenital system. Part II: the kidneys and urogenital ducts. *Acta anat.*, 75: 321-358.

WAKE, M.H. (1976) - The development and replacement of teeth in viviparous Caecilians. *J. Morph.*, 148 (1): 33-63.

WAKE, M.H. (1977) - The reproductive biology of Caecilians. An evolutionary perspective. In: *The reproductive biology of Amphibians*. D. H. Taylor and S.I. Guttman (édts): 73-100. Miami, Oxford, Ohio.

WAKE, M.H. (1978) - Comments on the ontogeny of *Typhlonectes obesus* particularly its dentition and feeding. *Papeis avulsos de Zool.*, 32 (1): 1-13.

WAKE, M.H. (1980) - Fetal tooth development and adult replacement in *Dermophis mexicanus* (Amphibia, Gymnophiona): fields versus clones. *J. Morph.*, 166 (2): 203-216.

J.-M. EXBRAYAT et S. HRAOUI-BLOQUET
Lab. de Biologie générale et d'Histologie, Université catholique de Lyon
et
Lab. d'étude du développement postembryonnaire des Vertébrés inférieurs
E.P.H.E., 25 rue du Plat 69288 LYON Cedex 02 (France)

**SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE
DE FRANCE**

Association fondée en 1971

agrée par le Ministère de l'environnement le 23 février 1978

Siège Social

Université de PARIS VII, Labo. Anatomie comparée - 2 Place Jussieu - 75251 PARIS Cedex 05

Secrétariat

Jean-Marie EXBRAYAT - Laboratoire d'Histologie / E.P.H.E - Université catholique de Lyon. 25 rue du
Plat, 69288 LYON Cedex 02.

CONSEIL D'ADMINISTRATION

Président : Jean LESCURE, M.N.H.N. Amphibiens-Reptiles. 25 rue Cuvier, 75005 PARIS

Vice-Présidents : Jean-Pierre BARON, École Maternelle Annexe, Rue de Jericho prolongée,
17000 LA ROCHELLE

Daniel TROMBETTA, 7 Avenue R. Schuman, 77184 EMERAINVILLE

Secrétaire général : Jean-Marie EXBRAYAT (adresse ci-dessus)

Secrétaire adjoint : Patrick DAVID, 14 rue de la Somme - 94230 CACHAN

Trésorier : Bernard EMLINGER, 9 rue de l'Église, Sancy les Meaux, 77580 CRECY-LA-CHAPELLE

Trésorier adjoint : Raymond CHABAUD, B.P. 524, 64105 BAYONNE

Autres membres du conseil : Vincent BELS, Daniel HEUCLIN, Christine MORRIER, Alexandre
TEYNIÉ et Yannick VASSE

Membres d'Honneur : Guy NAULLEAU (CEBC/CNRS/ 79360 CHIZE), Gilbert MATZ (Fac, Sciences,
ANGERS)

ADMISSIONS

Les admissions à la S.H.F. sont décidées par le Conseil d'Administration sur proposition de deux membres de la Société (art. 3 des Statuts). N'envoyez votre cotisation au secrétaire général qu'après avoir reçu l'avis d'admission du conseil.

COTISATIONS 1992 / MEMBERSHIP

Tarifs (France, Europe, Afrique):	Taux annuel	Bulletin	Total
- adhérents de moins de 20 ans	20	+ 60	= 80 FRF
- adhérents de plus de 20 ans	60	+ 60	= 120 FRF
- bienfaiteurs : minimum			= 200 FRF
- membre conjoint			= 60 FRF
Tarifs (Amérique, Asie, Océanie) :	15	+ 15	= 30 US \$

ABONNEMENTS / SUBSCRIPTION to SHF Bulletin

France, Europe, Afrique	= 140 FRF
Amérique, Asie, Océanie	= 35 US \$

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

To our members in America, Asia or Pacific area :

The SHF Bulletin is a quarterly. Our rates include the airmail postage in order to ensure a prompt delivery.

CLUB JUNIOR

Adhésion + Abonnement au journal (La muraille vivante)	= 40 FRF
Abonnement au Bulletin de la SHF (facultatif)	= 60 FRF
Total	= 100 FRF

Modalités de règlement :

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).
3. Nous rappelons que les dons ou cotisations de soutien sont les bienvenus.

Changement d'adresse :

N'omettez pas de signaler sans retard au secrétaire tout changement d'adresse.

BIBLIOTHÈQUE

Les périodiques obtenus par la S.H.F. en échange avec les autres sociétés (liste publiée dans le bulletin) ainsi qu'une bibliothèque de tirés-à-part sont regroupés au Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences, 2 Bld Lavoisier - 49045 Angers Cedex. Les articles de ces périodiques peuvent être consultés sur demande adressée à G. MATZ. En outre, nous demandons aux auteurs d'envoyer leurs travaux récents en 2 exemplaires à cette bibliothèque.

SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE DE FRANCE

Association fondée en 1971
agrée par le Ministère de l'Environnement le 23 février 1978

Siège social

Université de Paris VII, Laboratoire d'Anatomie comparée
2 Place Jussieu - 75251 PARIS Cedex 05

Secrétariat

Jean-Marie EXBRAYAT, Laboratoire d'Histologie / E.P.H.E - Université
catholique de Lyon. 25 rue du Plat, 69288 LYON Cedex 02
Tel : 72.32.50.36
Fax : 72.33.50.19

Trésorier

Raymond CHABAUD, B.P. 524
64105 BAYONNE Cedex

ADRESSES UTILES

Responsable de la rédaction : R. VERNET, École Normale Supérieure, Laboratoire
d'Écologie, 46 rue d'Ulm - 75230 PARIS Cedex 05

Responsable de la commission de protection : J. LESCURE, Laboratoire Amphibiens-
Reptiles, Muséum National d'Histoire Naturelle, 25 rue Cuvier - 75005 PARIS

Responsable de la commission d'ethnoherpétologie et histoire de l'herpétologie :
L. BODSON, 33 rue Bois-l'Evêque - B 4000 LIÈGE, Belgique

Responsable de la commission de terrariophilie : R. SIMON, 12 rue Q.M. Bondon -
29213 PLOUGASTEL

Responsable de la circulaire d'annonces : P. DAVID, 14 rue de la Somme -
94230 CACHAN

Responsable des Archives et de la Bibliothèque : G. MATZ, Université d'Angers,
Laboratoire de Biologie animale, 2 Bld Lavoisier - 49045 ANGERS Cedex

Responsable section parisienne : A. TEYNIÉ, L.N.S.A. Centre de Recherche de JOUY.
78350 JOUY en JOSAS

Responsable de la photothèque SHF : D. HEUCLIN, La Morcière - Vaux en Couhé -
86700 COUHE-VERAC

Responsable du Club Junior SHF : Y. VASSE, 35 rue de Wattignies - 75012 PARIS

Responsable du Groupe Cistude : A. VEYSSET, 3 rue Archimède - 91420 MORANGIS

Responsable du Groupe Venins : J. DETRAIT, 29 rue du Rôle - 91800 BRUNOY

Vente des publications : s'adresser au Trésorier (adresse ci-dessus)

Directeur de la publication:
Roland VERNET
N° commission paritaire 59374