## Bulletin de la Société Herpétologique de France

 $3^{e}$  trimestre 2013 /  $3^{rd}$  quarter 2013

N° 147



ISSN 0754-9962 Bull. Soc. Herp. Fr. (2013) 147

### Bulletin de la Société Herpétologique de France N° 147

Directeur de la Publication/Editor : Claude Pierre GUILLAUME Comité de rédaction/Managing Co-editors :

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

### Comité de lecture/Advisory Editorial Board :

Robert BARBAULT (Paris, France); Aaron M. BAUER (Villanova, Pennsylvania); Liliane BODSON (Liège, Belgique); Donald BRADSHAW (Perth, Australie); Corinne BOUJOT (Paris, France); Maria Helena CAETANO (Lisbonne, Portugal); Max GOYFFON (Paris, France); Robert GUYETANT (Chambéry, France); Ulrich JOGER (Darmstadt, Allemagne); Benedetto LANZA (Florence, Italie); Raymond LECLAIR (Trois-Rivière, Canada); Guy NAULLEAU (Chizé, France); Saïd NOUIRA (Tunis, Tunisie); V. PEREZ-MELLADO (Salamanque, Espagne); Armand DE RICQLES (Paris, France); Zbynek ROCEK (Prague, Tchécoslovaquie).

#### Instructions aux auteurs / Instructions to authors:

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

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

Exemple de présentation de référence bibliographique :

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

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

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

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

### ENVOI DES MANUSCRITS / MANUSCRIPT SENDING

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

Abonnements 2012 (hors cotisations) / Subscriptions to SHF Bulletin (except membership)

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

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

N° 147

Photo de couverture: Iguana iguana mâle de l'île de Saba. Cet iguane endémique se caractérise entre autres par sa coloration noire qui correspondrait à une adaptation à la vie en altitude dans des milieux frais avec de nombreux nuages et du brouillard fréquent. Photo: M. Breuil.

Front cover picture: Male Iguana iguana from Saba. This endemic iguana has a characteristic coloration that could be an adaptation to the life in altitude in cool biotope with numerous clouds and mist. Picture: M. Breuil.

**Photo de 4° de couverture** : Iguane femelle hybride de Grande-Terre observée une première fois en 2007 et capturée en 2012. Cet iguane très original par sa couleur noire résulte très probablement d'un backcross avec un *Iguana delicatissima*, cet individu pourrait aussi être un individu F2. Même individu que celui de la Fig. 10d. Photo M. Breuil.

Back cover picture: Female hybrid Iguana first observed in 2007 then caught in 2012. This very peculiar black iguana is probably the result of a backcross with Iguana delicatissima or the result of a F2 generation. Same individual that the one in Fig. 10d. Picture: M. Breuil.

Imprimerie F. Paillart, 86 chaussée Marcadé, BP30324, 80103 Abbeville Cedex

Mise en page : Valérie GAUDANT (SFI) Dépôt légal : 3° trimestre 2013 Impression : Octobre 2013

# Identification des grenouilles « vertes » *Pelophylax* spp. (Anura, Ranidae) en Wallonie (Belgique) : confrontation de critères morphologiques et acoustiques avec des analyses enzymatiques et d'ADNmt<sup>(1)</sup>\*

par

Christiane PERCSY<sup>(1)</sup> & Nicolas PERCSY<sup>(2)</sup>

(1) UCLouvain – Earth and Life Institute
Chemin du Bon Air, 12 – BE - 1380 Ohain, Belgique
cpercsy@gmail.com
(2) UMons – Faculté d'Architecture et d'Urbanisme
rue d'Havré, 88 – BE - 7000 Mons
nicolas.percsy@umons.ac.be

**Résumé** – En Wallonie, comme dans plusieurs autres régions d'Europe de l'Ouest, des grenouilles vertes (*Pelophylax* spp.) d'origines diverses ont été introduites et se répandent dans la nature. Identifier ces espèces est essentiel pour mesurer l'incidence de leur introduction sur la faune locale. Le présent article vise à confronter les identifications obtenues suivant divers moyens, tant de terrain que de laboratoire : critères morphologiques, analyses bioacoustiques, analyses enzymatiques et d'ADN mitochondrial. Cette confrontation confirme la présence de *Pelophylax* kl. *esculentus*, *P. lessonae*, *P. ridibundus et P.* cf. *bedriagae* (deux haplotypes différents) en Wallonie. Elle permet d'évaluer la validité de divers critères d'identification morphologiques et acoustiques, utilisables notamment sur le terrain. Elle met aussi en évidence l'existence, dans la nature, d'hybridations entre les espèces introduites et les grenouilles vertes indigènes.

**Mots-clés**: *Pelophylax* spp., critères d'identification, analyse bioacoustique, analyse enzymatique, ADN mitochondrial, introgression, introduction d'espèces.

Summary – Identification of the "water frogs" *Pelophylax* spp. (Anura, Ranidae) in Wallonia (Belgium): confrontation of morphological and bioacoustic criteria with enzymatic and mitochondrial-DNA analyses. In Wallonia, as in several other areas of Western Europe, water frogs (*Pelophylax* spp.) from various origins were introduced and spread in nature. Identifying these species is essential in order to measure the incidence of their introduction on local fauna. The aim of this paper is to confront the identifications obtained according to various means, both those used in the field and in the laboratory: morphological criteria, bioacoustic analyses, enzymatic and mitochondrial-DNA analyses. This confrontation confirms the presence in nature, in Wallonia, of *Pelophylax* kl. *esculentus*, *P. lessonae*, *P. ridibundus* and *P.* cf. *bedriagae* (two haplotypes of the latter are present). It enables us to estimate the validity of several morphological and bioacoustic identification criteria that can be used, in particular, in the field. It also highlights the existence of hybridizations, in the wild, between the introduced species and the indigenous green frogs.

**Key-words**: *Pelophylax* spp., identification criteria, bioacoustic analysis, enzymatic analysis, mitochondrial DNA, introgression, alien species.

Une part importante de ces résultats a été présentée au Congrès de la SHF des 25-27 octobre 2007, à Strasbourg.

### I. INTRODUCTION

La systématique des grenouilles vertes, rassemblées aujourd'hui dans le genre *Pelophylax* (Frost *et al.* 2006, Bour *et al.* 2008) est extrêmement complexe. Si, en 1758, Linné ne décrivait qu'une seule espèce, on identifie aujourd'hui quelque 24 taxons, dont 14 sont présents en Europe et sur le pourtour méditerranéen. Leur identification est basée sur trois approches différentes : analyses biométriques (dues à Berger 1966), analyses bioacoustiques (initiées par Wahl 1969) et analyses enzymatiques (par exemple Tunner 1973, Uzzel & Berger 1975) ou d'ADN (par exemple Plötner *et al.* 1994).

Ces diverses caractérisations des taxons ne sont malheureusement guère utilisables sur le terrain... alors que l'observateur expérimenté s'autorise souvent à présumer de l'identification des animaux qu'il observe (voir par exemple Burny & Parent 1985, Günther 1996, ACEMAV 2003a, Plötner 2005, Muratet 2008). De nombreux auteurs utilisent d'ailleurs de telles identifications comme point de départ de leur travaux (Wycherley *et al.* 2002, Percsy & Percsy 2002a,b, 2007, Holsbeek *et al.* 2008, Jooris & Holsbeek 2010,...) tout en sachant qu'elles ne sont pas infaillibles (Pagano & Joly 1999). Notre article confronte ces moyens d'identification « de terrain » à ceux utilisés « en laboratoire », sur base d'échantillons prélevés en Wallonie (Belgique).

En Belgique, deux taxons sont considérés comme indigènes: la Grenouille de Lessona, *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), et la Grenouille verte hybride, *Pelophylax* kl. esculentus (Linnaeus, 1758) (Parent 1984, Günther 1997). Avant 1975, seules existaient quelques mentions isolées de Grenouilles rieuses, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), dues à des introductions par des « ranaculteurs » (Parent 1984). Depuis, la situation a changé, tant en Flandre (Jooris & Holsbeek 2010) qu'en Wallonie (Percsy & Percsy 2007) et à Bruxelles (Percsy 1998, Jooris & Holsbeek 2010). En Wallonie, dans le courant des années 1980, des horticulteurs de plantes aquatiques ont commencé à promouvoir la création de mares de jardin: pour les agrémenter, des grenouilles vertes d'origines diverses ont été commercialisées; elles se sont progressivement répandues dans la nature, en Brabant wallon d'abord, un peu partout dans la région aujourd'hui (Percsy & Percsy 2002a, b).

Le présent article étudie plusieurs populations de grenouilles vertes de Wallonie : il confronte divers moyens d'identification des espèces avec des analyses enzymatiques (effectuées par le Laboratoire d'écologie des hydrosystèmes fluviaux (Prof. Pierre Joly) de l'Université Claude Bernard, Lyon I), et des analyses d'ADN mitochondrial (réalisées par le « Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin », Prof. Jörg Plötner).

D'une part, le résultat de ces analyses est confronté aux identifications que nous avons effectuées préalablement sur le terrain, par le croisement de critères morphologiques et acoustiques observables à distance. Ces critères sont explicités plus loin (§ II.B); nous les avons choisis *a priori* sur base de l'expérience que nous avons acquise antérieurement. La confrontation des identifications ainsi faites avec les résultats des analyses de laboratoire permet alors de valider notre méthode de reconnaissance des taxons; soulignons que celle-ci ne nécessite pas la capture des animaux.

D'autre part, sur base d'un jeu de photographies des grenouilles qui ont fait l'objet d'analyses génétiques, nous évaluons *a posteriori* la fiabilité de chacun des critères morphologiques classiquement avancés dans la littérature pour l'identification des animaux. Cette

évaluation confirme le bien fondé des critères morphologiques choisis *a priori* pour notre méthode d'identification.

Par ailleurs, la confrontation des analyses acoustiques effectuées sur nos enregistrements de chants avec les analyses génétiques permettent de valider la distinction, par le chant, de certains taxons. Cette distinction peut se faire, dans une certaine mesure, à l'oreille ou, plus finement, sur base des paramètres caractéristiques obtenus après utilisation d'un logiciel d'analyse acoustique. L'article discute l'intérêt de divers paramètres acoustiques pour la séparation des taxons et compare les valeurs des paramètres obtenues sur nos échantillons avec celles d'autres auteurs (Schneider & Sinsch 1992, Carrière 1999, Lodé 2001).

Enfin, nos résultats permettent de dégager des informations sur le statut des grenouilles vertes en Wallonie. Celles-ci sont comparées à celles obtenues tout récemment, pour la Flandre (Belgique), dans Holsbeek *et al.* 2008 et Jooris et Holsbeek 2010.

### II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel d'étude collecté est de nature très diverse : notes de terrain, enregistrement des chants, photos et prélèvements de doigts (§ II.A). Ce matériel a servi à l'obtention de résultats selon cinq approches différentes : identification des animaux sur le terrain (§ II.B), analyse de critères morphologiques sur photographies (§ II.C), analyses acoustiques (§ II.D), analyse enzymatique (§ II.E) et analyse d'ADN (§ II.F).

### A. Travail de terrain

- Les grenouilles ont été prélevées sur huit sites pendant leur période de reproduction, en mai et juin 2002. Trois sites ont été choisis dans le bassin de la Lasne, objet de notre étude de 2002 (Percsy & Percsy 2002a) : La Marache (Ohain), Champ des Vignes (Ohain) et Grand Cortil (Rosières). Un autre site est le lieu d'une des plus anciennes introductions de la Grenouille rieuse en Brabant wallon : Manil (Bierges). Le site du Belvédère (Chaumont) est celui dont la population de grenouilles exotiques fut attribuée à *P. bedriagae* (Kok *et al.* 2002). La réserve naturelle de Gentissart (Villers-la-Ville) renferme une grosse population de grenouilles vertes, identifiées *a priori* comme « rieuses », non connectée aux précédentes. Enfin, deux populations ont été choisies en Hainaut, car elles étaient présumées composées exclusivement de *P. lessonae* : Bois de Baudour Ouest et Bois de Baudour Est (Baudour) ; de telles populations sont rares (Burny & Parent 1985, Günther 1997).
- Sur chaque site, une ou plusieurs visites ont été faites l'après-midi, par conditions météorologiques favorables ; les opérations suivantes ont eu lieu successivement :
  - relevé de la température de l'air et de l'eau (à 4 cm et 10 cm de profondeur);
- observation aux jumelles (Swarovski 10 x 42 WB), écoute, prise de notes (couleur générale et dessins, granulosité de la peau, longueur des pattes, couleur des sacs vocaux, type de chant perçu à l'oreille) ; une identification « de terrain » de l'espèce en est déduite (voir § III.A) ;
- enregistrements individuels de chants de mâles en période de reproduction (micro directionnel Sennheiser K 6 et DAT walkman Sony TCD-D7);
  - captures individuelles au filet;

- photographies standardisées avec une échelle métrique de référence (film diapo 100 ASA, Nikon F 100, objectif 105 mm macro) : les animaux capturés sont pris sous divers angles, comme précisé à la figure 1) ;
- prélèvement d'un doigt, conservé dans de la glace sur le terrain, puis congelé à -18°C; sur le site de Gentissart, aucun adulte n'a pu être capturé: seuls quelques œufs d'une ponte ont été prélevés. L'espèce attribuée à cette ponte a été déterminée par l'identification « de terrain » des adultes reproducteurs.
- Au total, sur l'ensemble des sites ci-dessus, une centaine de mâles chanteurs ont été enregistrés et 45 individus furent capturés.

Lorsque le mâle chanteur enregistré a aussi été capturé, nous l'avons noté : nous disons alors qu'il y a « correspondance directe » entre le chant et l'individu capturé. Dans certains cas, l'animal dont le chant a été enregistré n'a pu être capturé ; c'est un individu proche qui l'a été, dont le chant a, par ailleurs, été clairement entendu et jugé identique à celui qui venait d'être enregistré : nous qualifierons cette correspondance de « correspondance indirecte ». Enfin, sur certains sites, les individus capturés n'ont pas été entendus individuellement, mais tous les chants perçus ont été jugés identiques à ceux enregistrés au même moment sur ce site : nous parlerons de « correspondance probable » entre le chant enregistré et l'animal capturé.

• Dans les analyses acoustiques présentées dans cet article, nous avons pris en compte, en plus des enregistrements de mâles chanteurs cités plus haut, quelques enregistrements de l'année précédente, réalisés sur les mêmes sites ou en d'autres lieux (Percsy & Percsy 2002a).

### B. Choix de critères d'identification sur le terrain

Nos identifications sont faites, sans capture des animaux, par une observation visuelle aux jumelles et une écoute du chant des mâles. Pour pouvoir tester notre méthode de reconnaissance des animaux, il importe d'expliciter quels sont les caractères que nous avons utilisés. Parmi les critères classiquement avancés pour distinguer les grenouilles du complexe « ridibundus-lessonae », nous avons retenu les caractères simples, observables à (faible) distance, repris au tableau I.<sup>(1)</sup> En effet, sur base de notre expérience de terrain (acquise antérieurement), ceux-ci nous semblaient a priori suffisants pour identifier les taxons concernés. Nous avons écarté certains caractères tels que la taille de l'animal (valable seulement pour des adultes d'âge similaire), la coloration de l'iris (souvent difficile à évaluer à distance), la corpulence, la forme de la tête et du museau, les dessins et les couleurs du dos de l'animal (car, a priori, ils ne nous paraissaient pas suffisamment fiables).

Comme pour la plupart des groupes taxinomiques, les critères de détermination « de terrain » comportent une marge significative d'erreur et leur fiabilité dépend en partie de l'expérience de l'observateur. Ainsi, l'évaluation approximative des longueurs relatives (pattes/corps, tibia/cuisses) peut se faire à vue, avec un peu d'entraînement. La couleur des sacs vocaux doit être appréciée lorsque les sacs sont bien gonflés : quand ils le sont moins, ils paraissent beaucoup plus foncés. Le troisième des six critères (à savoir la coloration de l'ar-

<sup>(1)</sup> La couleur des sacs vocaux de *P*. kl. *esculentus* figurant au tableau 11 de Percsy & Percsy 2007 est en contradiction avec celle mentionnée à la page 172 du même ouvrage : c'est cette dernière qui est correcte et qui est reprise ici.



**Figure 1 :** Les divers angles de vue sous lesquels chaque individu capturé a été photographié (il s'agit ici de l'exemplaire M7, *Pelophylax* cf. *bedriagae*) : face dorsale, face ventrale, tête de profil, patte arrière repliée, pied arrière avec tubercule métatarsal vu de haut et de profil.

Figure 1: The different view angles from which each animal caught was photographed (the pictures concern sample M7, *Pelophylax* cf. *bedriagae*): upper side, underside, head in profile, bent hind leg, hind foot with metatarsal tubercle from above and in profile.

**Tableau I :** Critères d'identification utilisés sur le terrain.

Table I: Identification criteria used in the field.

	Pelophylax lessonae	P. kl. esculentus	P. ridibundus
Longueur de la patte arrière vs longueur du corps	plus petite	intermédiaire	plus longue
Longueur du tibia vs longueur du fémur	plus petite ou égale	égale	plus longue
Couleur de l'arrière de la cuisse ou de l'aine	souvent présence d'une teinte jaune vif	avec ou sans présence d'une teinte jaune vif	pas de teinte jaune vif
Granulosité de la peau du dos	faible	faible	généralement forte
Sacs vocaux	blancs, parfois teintés de rose	blancs ou gris clair	gris moyen à foncé
Chant	continu, long et uniforme	plus court, modulé	assez court et saccadé

rière des cuisses) est délicat du fait de l'appréciation de la couleur « jaune vif », à ne pas confondre avec un jaune plus verdâtre ou brunâtre. De même, l'évaluation de la granulosité de la peau est subjective : elle reflète la présence plus ou moins importante de pustules sur la peau. Enfin, le dernier critère est acoustique : il donne une description « à l'oreille » du chant, avant toute analyse objective par oscillogramme ou spectrogramme.

Afin de compenser l'imprécision liée à l'évaluation de ces critères, nous posons le diagnostic d'identification sur le terrain lorsqu'au moins quatre des six caractères repris dans le tableau I sont concordants. Le chant nous paraissant le guide le plus sûr, la détermination est *a priori* plus fiable pour les mâles adultes que pour les femelles et les jeunes.

### C. Analyses morphologiques et biométriques

Divers critères morphologiques sont analysés sur photographies, *a posteriori*, indépendamment de la « détermination de terrain ». Les photos des 45 individus que nous avons prises (comme indiqué à la figure 1) permettent deux types d'analyses :

- des analyses biométriques : les images ayant été digitalisées, puis insérées et mises à l'échelle (grâce à l'échelle graduée photographiée) dans le logiciel AutoCAD ; des mesures précises sont faites dans ce logiciel. Ce volet de l'étude (qui concerne notamment la forme du tubercule métatarsal ou sa longueur par rapport à celle du premier orteil) sera abordé dans un autre article :
- une observation *de visu*, sur les mêmes images, des critères morphologiques classiquement avancés pour déterminer, sur le terrain, les grenouilles du complexe « *ridibundus-lessonae* » : la comparaison des photos entre elles et la possibilité de répéter le travail d'analyse plusieurs fois et par des personnes différentes (ici chacun des deux auteurs) permet d'évaluer les caractères plus objectivement que sur le terrain.

Les diverses images (voir Fig. 1) des 45 individus photographiés permettent d'évaluer les sept paramètres qui suivent :

- (1) granulosité de la peau (faible, moyenne, forte);
- (2) longueur relative (à vue) des tibias par rapport aux cuisses (inférieure, égale, supérieure);
- (3) forme de la tête et du museau (plus ou moins large, plus ou moins arrondie);
- (4) coloration du dos : dominance de vert ou de brun ;
- (5) présence ou non d'une ligne vertébrale claire ;
- (6) coloration de l'arrière des cuisses et de l'aine (présence parfois très limitée de jaune vif ou non):
- (7) coloration de l'iris (dominance de noir ou d'or).

La comparaison de la longueur (estimée à vue) d'une patte arrière par rapport à celle du corps n'est pas réalisable sur nos photos, vu l'absence d'image globale de l'animal. L'étirement de la patte le long du corps (comme souvent suggéré dans les livres d'identification, par exemple Arnold & Ovenden 2004), n'a pas été réalisé dans cette étude : d'une part, la méthode présente une imprécision certaine, du fait que cette position de la patte entraîne une torsion difficilement contrôlable de la colonne vertébrale de la grenouille ; d'autre part, nous n'avons pas voulu allonger exagérément le temps total de manipulation des animaux. L'évaluation du rapport longueur de la patte arrière sur longueur du corps sera faite dans un autre article par les mesures prises sur les photos digitalisées.

### D. Analyses acoustiques

D'une part, les chants ont été analysés sur le terrain, afin de les rapprocher (ou non) des types de chants mis en évidence par Carrière 1999. D'autre part, l'enregistrement numérique originel, échantillonné à 48 KHz, a été transféré, sans altération, sur DVD au format « .wav » (32 bits), exploitable sur ordinateur par des programmes d'analyse acoustique.

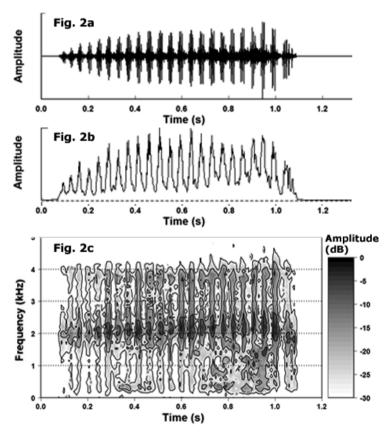
### 1. Les logiciels d'analyse acoustique

Nous avons utilisé trois programmes qui permettent tous trois de générer diverses représentations graphiques des séquences de chant (voir Fig. 2 par exemple) et de calculer divers paramètres acoustiques. Selon les objectifs poursuivis, nous avons utilisé tantôt l'un, tantôt l'autre de ces programmes, chacun pour ses avantages respectifs.

- Audacity (version 1.2.6 pour Windows) de Mazzoni et al. (1999-2012).
- *Praat* (version 5.1.25) de Boersma et Weenink (1992-2010).
- *Seewave* (version 1.4.8) de Sueur *et al.* (2008), nécessitant l'installation préalable du logiciel libre « *R* » (version 2.7.1) dont il est une extension (R Core Team 2008).

### 2. Les diagrammes acoustiques

Nous avons utilisé les représentations graphiques suivantes (Sueur et al. 2008) :



**Figure 2 :** Motif extrait d'un chant de *Pelophylax* kl. *esculentus* (exemplaire A2). **2a :** oscillogramme. **2b :** enveloppe sonore. **2c :** spectrogramme. (Graphes réalisés à l'aide du logiciel Seewave). Figure 2: Call isolated from a call series of *Pelophylax* kl. *esculentus* (sample A2). **2a:** oscillogram. **2b:** amplitude envelope. **2c:** spectrogram. (Graphs obtained with the help of the Seewave program).

- l'oscillogramme d'une séquence sonore, c'est-à-dire le graphe de la variation de pression acoustique en fonction du temps, autour d'une position d'équilibre (Fig. 2a, Fig. 3, Fig. 4b);
- l'**enveloppe sonore** (ou « sonore amplitude » dans Sueur *et al*. 2008) représentant la variation de l'amplitude sonore (positive) en fonction du temps, obtenue par lissage de la courbe de l'oscillogramme (Fig. 2b);
- le **spectrogramme**, qui est la représentation graphique de la distribution spectrale du son : le temps étant en abscisse et la fréquence en ordonnée, l'« intensité sonore », en dB, d'une fréquence donnée, à un instant donné, est représentée par une couleur conventionnelle ou un niveau de gris (Fig. 2c, Fig. 4a). Selon l'usage, le niveau « zéro dB » de référence correspond à l'intensité maximale observée dans l'ensemble des fréquences du spectre sur toute la durée du son ; ainsi, les autres fréquences spectrales apparaissent avec un nombre de décibels négatif par rapport à cette fréquence maximale.

### 3. Caractérisation des chants à partir des diagrammes acoustiques

Les chants enregistrés sont ceux des grenouilles mâles en période de reproduction (et non les simples cris mono-syllabiques « kwak »). De nombreux paramètres, dérivés des diagrammes décrits plus haut, peuvent être utilisés pour analyser ces chants ; le choix de ceux-ci varie selon les auteurs. Nous rappelons ci-dessous ceux qui sont utilisés dans ce travail et qui ont été étudiés dans au moins une des publications suivantes : Schneider et Sinsch 1992, 1999 ; Carrière 1999 ; Lodé 2001 ; Wycherley et al. 2002.

### a. Structure du chant

Les notions qui suivent sont illustrées sur l'oscillogramme d'une grenouille verte *Pelo-phylax ridibundus*, Fig. 3.

- Le **chant** (« call series ») d'un animal est composé de l'ensemble des émissions sonores qu'il produit à la suite les unes des autres (durée : plusieurs secondes).
- Un **motif** (« call ») est une séquence du chant qui, à l'oreille, semble ininterrompue (durée de quelques dixièmes de seconde).
- Une **note** (« pulse group » ou « segment ») est une fraction du motif qui, à l'oreille, paraît élémentaire (durée de quelques centièmes de seconde).

Par exemple, si le chant de *Pelophylax ridibundus* est décrit par « kè-kè-kè-kè-kè-», cette succession de « kè » est le motif et « kè » est la note.

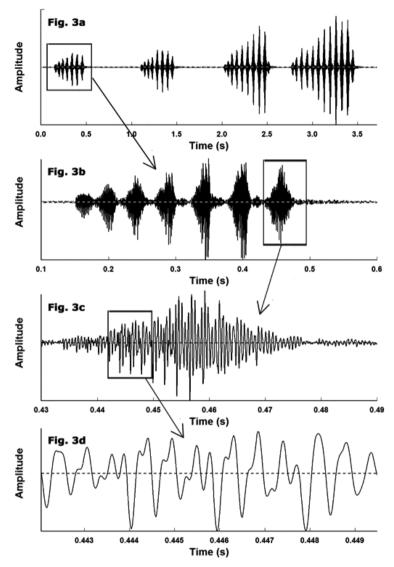
- La note se décompose elle-même en **impulsions** (« pulses ») (durée de l'ordre de quelques millièmes de seconde), discernables sur un oscillogramme ou sur un enregistrement ralenti du chant (Carrière 1999), mais indiscernables à l'oreille : l'oscillogramme d'une impulsion présente la forme d'une oscillation d'amplitude décroissante.
- La notion d'impulsion correspond à celle de **sous-unité** (« subunit ») définie par Wycherley *et al.* (2002). Notons aussi que Lodé (2001) utilise le terme anglais « pulse » dans le sens de « note », contrairement aux autres auteurs.

### b. Paramètres

L'oscillogramme d'un chant livre les paramètres suivants :

m1 = dur'ee d'un motif (exprim'e en ms)

m2 = intervalle entre motifs successifs ou silences (en ms)



**Figure 3 :** Oscillogrammes extraits d'un chant de *Pelophylax ridibundus* (exemplaire H8). **3a** : quatre motifs successifs extraits d'une séquence de chant, apparaissant comme des groupes de notes, séparés par des silences. **3b** : vue agrandie du 1<sup>er</sup> motif, formé de 7 notes apparaissant sous la forme de « paquets » séparés par des silences. **3c** : vue agrandie de la 7<sup>e</sup> note, formée de 17 impulsions se présentant comme des oscillations amorties. **3d** : vue détaillée des impulsions n° 5 à 8. (Graphes réalisés à l'aide du logiciel Seewave).

Figure 3: Oscillograms from a call series of *Pelophylax ridibundus* (sample H8). **3a**: four successive calls from a call series, sounding like pulse groups separated by silences. **3b**: enlarged view of the first pulse group, consisting of seven pulses displayed as "packages" separated by silences. **3c**: enlarged view of the seventh pulse, consisting of 17 damped oscillations. **3d**: detailed view of oscillations number 5 to 8. (Graphs obtained with the help of the Seewave program).

m3 = période du motif (en ms) (= m1 + m2)

s = nombre de notes par motif

n1 = durée d'une note (en ms)

n2 = intervalle entre notes successives (en ms)

n3 = période d'une note (en ms) (= n1 + n2)

= nombre d'impulsions par note

u = nombre de notes d'un motif relativement à la durée du motif (= s / ml), que nous appellerons tempo (en Hz)

v = quotient de la dur'ee du motif par le nombre de notes qui le constituent (en s) (= 1/u).

### c. Utilisation des enveloppes sonores et spectrogrammes

L'**enveloppe sonore** permet d'apprécier la variation de l'intensité sonore au sein d'un motif ou d'une note (*crescendo*, *decrescendo*, modulation,...).

Le **spectrogramme** représente le spectre des fréquences d'un motif. Des paramètres quantitatifs peuvent être définis comme dans le cas des oscillogrammes (par exemple, la valeur de la fréquence dominante du spectre, les différences d'intensité en dB entre fréquences principales,...); leur détermination nécessite parfois des outils d'analyse mathématique plus élaborés (voir par exemple Wycherley *et al.* 2002). Nous utiliserons uniquement ces spectrogrammes de manière qualitative (fréquence dominante, modulation en fréquence).

### E. Électrophorèse de protéines

L'analyse des échantillons prélevés a été effectuée, en 2003, par le Laboratoire d'écologie des hydrosystèmes fluviaux (Prof. Pierre Joly) de l'Université Claude Bernard, Lyon I, en utilisant les *loci* LDH-1 (lactate déshydrogénase) et MPI (mannose phosphate isomérase) (protocole décrit dans Pagano *et al.* 1997) : ces *loci* sont les plus discriminants pour le système « *lessonae – esculentus – ridibundus* » (P. Joly, comm. pers.). Notons que l'analyse du *locus* GPI (glucose phosphate isomérase) a également été effectuée mais n'a pas été interprétée.

### F. Analyse d'ADN mitochondrial

Les haplotypes de nos échantillons ont été déterminés, en 2008, par Torsten Ohst au sein du « Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin » (Prof. Jörg Plötner), par analyse d'ADN mitochondrial : le gène ND3 a été séquencé, comme décrit dans Akin *et al.* 2010.

### III. RÉSULTATS

#### A. Identifications de terrain

Les identifications faites sur le terrain, selon les critères mentionnés au tableau I, sont données dans le tableau II, où elles sont confrontées aux résultats des analyses de laboratoire décrites ci-après. Ces identifications de terrain sont les identifications « spontanées » effectuées avant la capture des animaux et, donc, avant toute autre analyse.

### **B.** Analyses enzymatiques

Les analyses de 37 des 46 échantillons, par les enzymes LDH-1 et MPI, livrent des allèles « *lessonae* » et « *ridibundus* », comme indiqué au tableau II. Néanmoins, l'identification de trois échantillons comporte une incertitude (notée par un « ? ») : pour ceux-ci, la lecture du gel obtenu avec la protéine LDH-1 laisse un doute sur un allèle *c* de *ridibundus* ; de plus, les zymogrammes obtenus pour la GPI de ces échantillons diffèrent clairement de ceux des autres *ridibundus* ; par contre, le *locus* MPI fournit bien des allèles de *ridibundus* (Odile Grolet comm. pers.).

### C. Analyses d'ADN

L'analyse de l'ADN mitochondrial de 45 des 46 échantillons fournit quatre haplotypes distincts. L'un (noté L) est de type *P. lessonae* mais diffère d'autres *P. lessonae* provenant du Nord, du Centre ou de l'Est de l'Europe ; un second (noté C) correspond aux *P. ridibundus* d'Europe centrale ; les deux derniers haplotypes (notés E1 et E2) sont ceux de *P. cf. bedriagae* que l'on trouve tous deux en Anatolie, dans le nord de la Grèce et en Bulgarie (Tab. II) (Torsten Ohst, comm. pers., Akin *et al.* 2010).

### D. Analyses morphologiques

Les critères relatifs à la forme de la tête et du museau se sont avérés peu fiables : l'examen à vue des images à des moments différents, par la même personne, a donné des résultats différents ! Ce critère sera donc étudié ailleurs, par des mesures précises sur les photos digitalisées.

Les six autres caractères mentionnés au § II.C ont été évalués pour chacun des 45 individus analysés génétiquement ; ces évaluations ont été confrontées à l'identification « de synthèse » de ces individus (dernière colonne du tableau II), ce qui livre le tableau III. Notons que nous avons ajouté, dans ce tableau III, la coloration des sacs vocaux, quoique celle-ci ne résulte pas de l'analyse des photographies (mais du travail « de terrain »), vu l'intérêt de ce caractère pour la discussion.

### E. Analyses acoustiques des chants

### 1. À l'oreille sur le terrain

La description du chant des mâles, notée sur le terrain, avant la capture des animaux, nous permet de distinguer deux grands types de chant :

- **chant de type R**: motif haché aux notes bien détachées, en nombre réduit (généralement moins de 10), la durée du motif étant, sauf exception, nettement inférieure à la seconde; on peut le rapprocher des types 1 et 2 de Carrière 1999.
- $\bullet$  chant de type L : motif formé d'une vibration continue de notes denses et nombreuses, d'une durée proche de la seconde.

Une écoute plus attentive et une certaine habitude permet de subdiviser le type L comme suit, dans notre région :

• **type L**<sup>-</sup>: les notes formant le motif sont plus ou moins discernables, le motif est *crescendo* et se termine brusquement ; il se rapproche du type 4 de Carrière 1999.

**Tableau II :** Résultats des identifications de terrain et de laboratoire. Pour l'enzyme LDH-1, les allèles a et c caractérisent le génome *ridibundus*; les autres, le génome *lessonae*. Pour l'enzyme MPI, l'allèle s caractérise le génome *lessonae*; les autres, le génome *ridibundus*. Les analyses d'ADN mitochondrial conduisent à quatre haplotypes : *ridibundus* C, cf. *bedriagae* E1, cf. *bedriagae* E2 et *lessonae* L.

Table II: Field and laboratory identifications. For the LDH-1 enzyme, the alleles a and c characterize the *ridibundus* genome; the others, the *lessonae* genome. For the MPI enzyme, the alleles characterises the *lessonae* genome; the others, the *ridibundus* genome. The mitochondrial DNA analyses lead to four haplotypes: *ridibundus* C, cf. *bedriagae* E1, cf. *bedriagae* E2 and *lessonae* L.

1	0	Identification	Analyse enzymatique		Analyse	0	
Individu	Sexe	de terrain	LDH-1	MPI	Identification	d'ADN	Synthèse
site : La M	site : La Marache 50°40'48"N / 4°26'25"E / 103 m						
A1	immature	P. ridibundus	ac	_	P. ridibundus	С	P. ridibundus
A2	mâle	P. kl. esculentus	ab	SI	P. kl. esculentus	L	P. kl. esculentus
A3	mâle	P. ridibundus	СС	Ш	P. ridibundus	E1	P. cf. bedriagae
A4	mâle	P. ridibundus	ac	Ш	P. ridibundus	E1	P. cf. bedriagae
A5	immature	P. ridibundus	СС	IF	P. ridibundus	E1	P. cf. bedriagae
A6	mâle	P. ridibundus	ac	IF	P. ridibundus	E1	P. cf. bedriagae
site : Gran	d Cortil 50	°43'30"N / 4°32'28	3"E / 48	m			
C1	mâle	P. kl. esculentus	се	SF	P. kl. esculentus	L	P. kl. esculentus
C2	mâle	P. kl. esculentus	се	SI	P. kl. esculentus	E2	nouvel hybride
C3	mâle	P. kl. esculentus	се	SI	P. kl. esculentus	E2	nouvel hybride
C4	mâle	P. kl. esculentus	се	SI	P. kl. esculentus	_	P. kl. esculentus
C5	mâle	P. ridibundus	ac	IF	P. ridibundus	E2	P. cf. bedriagae
C6	immature	P. ridibundus	СС	Ш	P. ridibundus	E2	P. cf. bedriagae
C7	immature	P. ridibundus	ac	IF	P. ridibundus	E2	P. cf. bedriagae
C8	immature	P. ridibundus	СС	IF	P. ridibundus ?	E2	P. cf. bedriagae
site : Gent	issart 50°3	4'11"N / 4°33'58"	E / 144 r	n		·	
E1	embryon	P. ridibundus	ac	_	P. ridibundus	E1	P. cf. bedriagae
site : bois	de Baudoι	ır ouest 50°30'12'	N / 3°49	'50"E	/ 96 m		
F1	femelle	P. lessonae	ee	_	P. lessonae	L	P. lessonae
F2	mâle	P. lessonae	ee	_	P. lessonae	L	P. lessonae
F3	femelle	P. lessonae	ae	SF	P. kl. esculentus	L	P. kl. esculentus
F4	mâle	P. lessonae	ee	_	P. lessonae	L	P. lessonae
site : bois de Baudour est 50°29'57"N / 3°51'30"E / 86 m							
G1	mâle	P. lessonae	_	_	_	L	P. lessonae
G2	mâle	P. lessonae	ae	SI	P. kl. esculentus	L	P. kl. esculentus
G3	mâle	P. lessonae	ee	_	P. lessonae	L	P. lessonae
site : Champ des Vignes 50°41'37"N / 4°28'38"E / 80 m							
H1	mâle	P. ridibundus	ac	IF	P. ridibundus	С	P. ridibundus
H2	immature	P. ridibundus	aa	Ш	P. ridibundus	E1	P. cf. bedriagae
НЗ	immature	P. ridibundus	ac	_	P. ridibundus	E1	P. cf. bedriagae

Tableau II (suite)
Table II (continued)

Individu Sexe Identification		Identification	Analyse enzymatique			Analyse	
inaiviau	Sexe	de terrain	LDH-1	MPI	Identification	d'ADN	Synthèse
H4	mâle	P. ridibundus	ac	IF	P. ridibundus	С	P. ridibundus
H5	mâle	P. ridibundus	ac	IF	P. ridibundus	E1	P. cf. bedriagae
H6	mâle	P. ridibundus	aa	IF	P. ridibundus	E1	P. cf. bedriagae
H7	mâle	P. ridibundus	ac	IF	P. ridibundus	С	P. ridibundus
H8	mâle	P. ridibundus	aa	IF	P. ridibundus	С	P. ridibundus
H9	femelle	P. ridibundus	aa	IF	P. ridibundus	E1	P. cf. bedriagae
H10	immature	P. ridibundus	aa	II	P. ridibundus	С	P. ridibundus
site : Man	il 50°41'54"	'N / 4°35'46" E / 5	54 m				
L1	femelle	P. ridibundus	_	_	_	E1	P. cf. bedriagae
L2	femelle	P. ridibundus	_	-	_	E1	P. cf. bedriagae
L3	mâle	P. ridibundus	ac	IF	P. ridibundus	E1	P. cf. bedriagae
L4	mâle	P. ridibundus	aa	IF	P. ridibundus	E1	P. cf. bedriagae
L5	mâle	P. ridibundus	_	_	_	E1	P. cf. bedriagae
L6	mâle	P. kl. esculentus	ae	SI	P. kl. esculentus	L	P. kl. esculentus
L7	mâle	P. ridibundus	cc	IF	P. ridibundus	E1	P. cf. bedriagae
site : Belv	site : Belvédère 50°40'26"N / 4°42'57"E / 130 m						
M1	mâle	P. ridibundus	_	_	_	E1	P. cf. bedriagae
M2	mâle	P. ridibundus	_	_	_	E1	P. cf. bedriagae
M3	mâle	P. ridibundus	_	_	_	E1	P. cf. bedriagae
M4	femelle	P. ridibundus	_	_	_	E1	P. cf. bedriagae
M5	mâle	P. ridibundus	_	_	_	E1	P. cf. bedriagae
M6	femelle	P. ridibundus	СС	IF	P. ridibundus ?	E1	P. cf. bedriagae
M7	mâle	P. ridibundus	СС	IF	P. ridibundus ?	E1	P. cf. bedriagae

• **type L**<sup>+</sup> : les notes, nombreuses, sont fondues en un « raclement », le motif est modulé en amplitude et en fréquence, il est souvent plus long ; il se rapproche du type 5 de Carrière 1999.

Par contre, les chants de type R de notre région nous sont apparus, à l'oreille, très semblables dans l'ensemble, à une exception près (voir § IV.C.2.c).

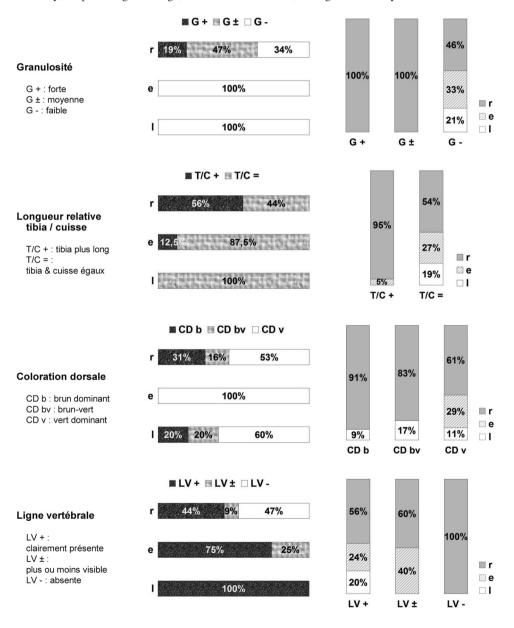
### 2. Analyses bioacoustiques

Une centaine de chants de grenouilles vertes ont été enregistrés sur les huit sites ayant fait l'objet de capture : ces enregistrements ont permis l'analyse de 161 motifs de chant de bonne qualité, provenant de 48 individus. De plus, huit séquences, provenant d'autres sites, ont également été étudiées.

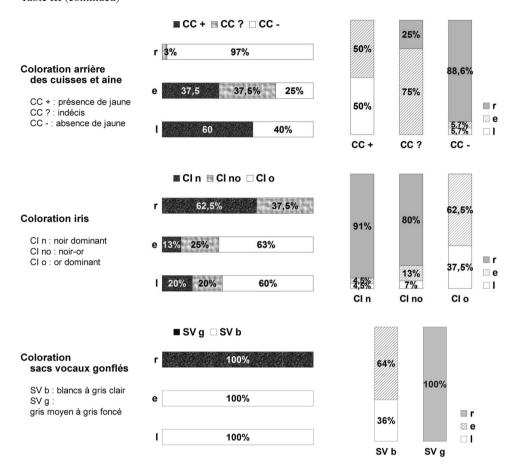
Pour chaque motif de chant, les graphiques et paramètres associés (tels que décrits au § II.D) ont été déterminés. Le grand nombre de données brutes qui en résultent permet

**Tableau III :** Analyse de sept caractères morphologiques. La première colonne fournit, pour chaque taxon, les pourcentages des individus présentant les diverses modalités du caractère observé. La deuxième colonne donne, pour chaque modalité, les pourcentages des individus des divers taxons présentant cette modalité.

Table III: Analysis of seven morphological characters. The first column gives, for each taxon, the percentages of frogs having the various modalities of a given character. The second column gives, for each modality, the percentages of frogs, within the various taxa, having this modality.



### Tableau III (suite) Table III (continued)



d'évaluer objectivement la fiabilité des divers paramètres acoustiques, travail qui, à notre connaissance, n'a pas encore été fait explicitement.

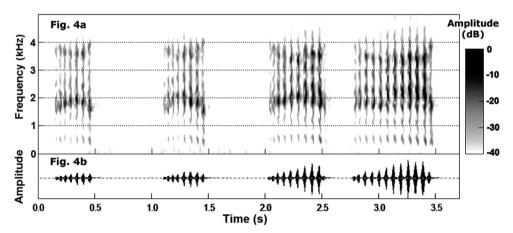
Avant d'aborder cette question, rappelons que Schneider et Sinsch (1992, 1999) ont montré (sur leurs échantillons de *Pelophylax ridibundus* et *P. bedriagae*) que les paramètres n1, n2, n3 et u dépendaient de la température de l'eau, tandis que m1, m2, m3, s et t n'en dépendaient pas significativement. Ce sont donc ces cinq dernières variables qui ont été utilisées par ces auteurs. Malgré sa légère dépendance à la température, le paramètre u (plus exactement, son inverse v) a été employé avec succès par Lodé (2001). Nous l'utiliserons également dans ce travail, sachant que la marge des températures mesurées par Schneider et Sinsch (1999) lors de leurs recherches est de 13° C à 29° C environ, alors que nous avons travaillé sous des températures de 20° C à 25° C (à une exception près).

Nos résultats montrent que l'évaluation, sur un oscillogramme, des paramètres m1, m2, m3, s (et donc u et v) est aisée et précise (sauf fort bruit de fond) : pour les durées, les chiffres

sont valables à moins de 0,01 s près – sauf cas exceptionnel – quelque fois à 0,001 s près. Par contre, estimer n1, n2, n3 est plus délicat. En effet, du fait de la persistance des émissions sonores de l'animal, les intervalles entre notes (ou « silences ») présentent une intensité sonore supérieure au bruit de fond et il n'est pas évident d'évaluer la fin ou le début d'une note (voir Fig. 3). La précision de ces paramètres est donc moindre, ce qui, conjugué à leur caractère dépendant de la température, en réduit l'intérêt.

Pour les mêmes raisons, nous constatons que l'évaluation de la variable *t* n'est pas toujours précise. Toutefois, comme sa valeur varie beaucoup d'une note à l'autre au sein d'un même motif (voir ci-après), l'imprécision de lecture de ce paramètre a peu de conséquence sur son évaluation moyenne. Il pourra donc être utilisé.

Pour les grenouilles vertes étudiées dans ce travail, le chant d'un même individu, enregistré au même moment, donc dans les mêmes conditions, varie le plus souvent significativement. Les motifs d'une même séquence de chant diffèrent fortement par leurs paramètres acoustiques (nombre de notes, durée,...) et par leur fréquence dominante, ainsi que parfois par la modulation en amplitude ou en fréquence. Sur la figure 4 par exemple, on constate la variation importante de la durée des motifs (326 à 702 ms ± 5 ms) et du nombre de notes (7 à 12), ainsi que le changement de la modulation en amplitude de l'enveloppe sonore. On observe également une modification du spectre au fil des motifs : la fréquence dominante devient plus aiguë, passant de 1 875 Hz à 2 063 - 2 344 Hz, la seconde fréquence tend à diminuer, de 3 656 à 3 469 Hz, et la variation en fréquence (*crescendo-decrescendo*) des premiers motifs tend à disparaître. Soulignons que les motifs illustrés ont été choisis plus ou moins au centre de la séquence de chant : les différences seraient encore plus marquées si l'on tenait compte du début du chant (motifs courts et moins sonores) et de la fin (motifs d'abord plus « excités », sonores et longs, puis en extinction et se raccourcissant). Un tel cas n'est pas isolé : il est même fréquent, quel que soit le taxon considéré.



**Figure 4 :** Spectrogrammes (Fig. **4a**) et oscillogrammes (Fig. **4b**) de 4 motifs successifs extraits d'une même séquence de chant de 9 motifs : il s'agit de l'exemplaire H8 de *P. ridibundus* illustré à la figure 3. (Graphes réalisés à l'aide du logiciel Seewave).

Figure 4: Spectrograms (Fig. **4a**) and oscillograms (Fig. **4b**) of four successive pulse groups extracted from a call series of 9 pulse groups of the sample H8 (*P. ridibundus* illustrated in figure 3). (Graphs obtained with the help of the Seewave program).

La variabilité des paramètres acoustiques peut également se manifester au sein même d'un motif : par exemple, les valeurs calculées pour le nombre t d'impulsions de chaque note d'un même motif peuvent s'avérer fortement dispersées. Ainsi, dans le motif de 23 notes de l'exemplaire de P. kl. esculentus illustré à la figure 2, t varie de 4 à 9 (moyenne 6,7 et écart-type 1,2); dans le dernier motif de 12 notes de l'exemplaire H8 de P. ridibundus d'haplotype PC illustré dans les figures PE et PE

Ces résultats confirment la prudence avec laquelle il faut manier ces paramètres : s'il est bien connu que la température influence le chant, il apparaît que d'autres facteurs, moins contrôlables, peuvent également modifier profondément le chant d'un même individu. Ainsi, l'excitation de l'animal, notamment due à la présence de congénères proches, influe fortement sur son chant, au point d'en changer fondamentalement les paramètres bioacoustiques. Ceci nous a conduit à utiliser des valeurs moyennes de ces paramètres, calculées pour chaque individu, comme le font d'ailleurs d'autres auteurs (par exemple Schneider & Sinsch 1992, 1999).

En vertu de ce qui précède, nous prenons en compte, dans le présent travail, les variables suivantes : m1 (durée du motif) et m2 (intervalle entre motifs) exprimés en ms, u (quotient s / m1) en Hz, s (nombre de notes par motif) et t (nombre d'impulsions par note) ; étant la somme de m1 et m2, le paramètre m3 est écarté pour sa redondance.

Les paramètres m1, m2 et s traduisent la perception du chant que peut avoir une oreille exercée ; ils permettent de préciser cette impression par une évaluation aisée sur un oscillogramme ou un spectrogramme.

### IV. DISCUSSION

### A. Confrontation des résultats des divers moyens d'identification

1. Les résultats obtenus par analyse enzymatique et analyse d'ADN sont cohérents, sauf dans deux cas : les échantillons C2 et C3 sont attribués à P. kl. esculentus par l'analyse enzymatique et par l'identification « de terrain », alors qu'ils présentent un ADN mitochondrial de P. ridibundus originaire d'Europe de l'est.

Rappelons que, dans les systèmes hybridogénétiques (*L,E*) tels que ceux de nos régions, *P.* kl. *esculentus* porte presque toujours un ADN mitochondrial de *P. lessonae* (Plötner *et al.* 2008). En revanche, lorsque *P. ridibundus* est introduit dans ce système, de nouvelles lignées de *P.* kl. *esculentus* apparaissent (par exemple, Vorburger & Reyer 2003), qui peuvent être porteuses d'ADN mitochondrial de *P. ridibundus*. Un phénomène similaire peut expliquer la discordance observée sur les échantillons C2 et C3: des hybridations auraient eu lieu entre les grenouilles indigènes et des *P.* cf. *bedriagae* sur le site concerné. De telles hybridations entre grenouilles vertes indigènes et exotiques sont signalées dans d'autres régions d'Europe occidentale (voir par exemple Pagano *et al.* 1997, Proess 2003, Vorburger & Reyer 2003, Holsbeek *et al.* 2008, Patrelle *et al.* 2011).

La confrontation des analyses enzymatiques et d'ADN livrent deux autres constats, qui pourraient être utiles à d'autres études :

• le *locus* MPI n'a donné aucun résultat (pas de zymogramme interprétable) pour tous les échantillons de *P. lessonae*. Cette absence de résultat ne se produit que dans trois autres cas : l'échantillon E1 provenant d'une ponte et les échantillons A1 et H3 correspondant à

deux immatures ayant l'haplotype de *P. ridibundus* et *P. cf. bedriagae*. Ceci est peut-être à mettre en relation avec le fait que l'haplotype de *P. lessonae* obtenu diffère des autres types de *P. lessonae* connus (voir § III.C), à moins que ces cas ne correspondent à des allèles nuls (C.-P. Guillaume, comm. pers.);

- les trois exemplaires de *P. ridibundus* dont le zymogramme obtenu pour la GPI différe des autres (ils sont marqués d'un « ? », voir § III.B) ont, tous trois, des génotypes cc et IF pour les *loci* LDH-1 et MPI respectivement. Ils présentent l'haplotype E1 ou E2 de *P.* cf. *bedriagae*.
- 2. La lecture du tableau II montre que la séparation que nous avons faite sur le terrain entre taxons indigènes P. kl. esculentus et P. lessonae d'une part, et taxons non indigènes d'autre part, coïncide dans 100 % des cas avec les résultats des analyses enzymatiques et d'ADN... avec une nuance pour les échantillons C2 et C3, pour lesquels la discordance avec les analyses d'ADN a été expliquée plus haut : les nouvelles lignées de P. kl. esculentus observées dans nos régions ne sont pas discernables, sur le terrain, des P. kl. esculentus « indigènes ».

Notons que Holsbeek *et al.* (2009) et Jooris et Holsbeek (2010) obtiennent aussi une bonne séparation, sur le terrain, entre les taxons indigènes et exotiques, mais en incluant, parmi les critères, la forme du tubercule métatarsal, ce qui nécessite la capture des animaux.

Par contre, la distinction, sur le terrain, entre *P*. kl. *esculentus* et *P*. *lessonae* ne semble pas infaillible : deux individus F3 et G2 présumés *P*. *lessonae* (sur sept présumés tels) sont diagnostiqués *P*. kl. *esculentus* par les analyses enzymatiques LDH-1 et MPI.

En conclusion, pour la suite de la discussion, nous adoptons les identifications des animaux figurant à la colonne « synthèse » du tableau II.

### B. Critères morphologiques pour identification à distance

Le tableau III, construit comme indiqué au § III.D, mène aux conclusions suivantes :

### • Granulosité de la peau du dos

Ce critère n'est discriminant que dans la mesure où aucun *P. lessonae* ni *P.* kl. *esculentus* n'a de nette granulosité sur le dos. Mais il existe des populations de *P. ridibundus* ayant une faible granulosité (population M).

En conséquence : granulosité dorsale forte ou moyenne  $\Rightarrow$  (dans 100 % des cas) P. ridibundus ; 66 % des P. ridibundus ont une granulosité forte ou moyenne.

### • Longueur du tibia par rapport à celle de la cuisse

Ce critère n'est pas parfaitement discriminant. À une exception près, seul *P. ridibundus* a un tibia plus long que la cuisse. Mais il existe de nombreux *P. ridibundus* ayant tibia et cuisse sensiblement de même longueur. C'est souvent le cas chez les immatures et dans la population M.

En conséquence : tibia > cuisse  $\Rightarrow$  (dans 95 % des cas) *P. ridibundus* ; 56 % des *P. ridibundus* ont un tibia plus long que la cuisse.

### · Couleur du dos

La dominance de brun ou de vert est peu discriminante, même si la dominance du brun est plutôt caractéristique de *P. ridibundus*.

En conséquence : dominance de brun  $\Rightarrow$  (dans 91 % des cas) *P. ridibundus* ; seulement 31 % des *P. ridibundus* ont une dominance de brun.

### • Ligne vertébrale claire

L'absence complète de ligne vertébrale ne se rencontre que chez *P. ridibundus*, mais il existe de très nombreux *P. ridibundus* qui en possèdent.

En conséquence : ligne vertébrale totalement absente  $\Rightarrow$  (dans 100 % des cas) *P. ridibundus*; seulement 47 % des *P. ridibundus* n'ont pas de ligne vertébrale.

### • Couleur de l'arrière des cuisses et des aines

Évaluer la présence de « jaune vif » est délicat, car cette teinte n'apparaît parfois que sur de très petites surfaces ; de plus, des nuances de jaune « non vif » sont parfois visibles. Mais *P. ridibundus* ne présente jamais de jaune vif.

En conséquence : présence de jaune vif  $\Rightarrow$  (dans 100 % des cas) P. lessonae ou P. kl. esculentus ; 60 % des P. lessonae et 37,5 à 70 % des P. kl. esculentus présentent du jaune vif.

### • Couleur de l'iris

Un réseau très dense de mouchetures noires sur un iris doré est plutôt caractéristique de *P. ridibundus*, mais il existe des *P. lessonae* ou *P.* kl. *esculentus* ayant l'œil très foncé. Par contre, l'iris très jaune ne se rencontre que chez *P. lessonae* ou *P.* kl. *esculentus*.

En conséquence : iris à nette dominance or  $\Rightarrow$  (dans 100 % des cas) *P. lessonae* ou *P.* kl. esculentus ; 60 % des *P. lessonae* et 63 % des *P.* kl. esculentus ont un iris doré.

### Sacs vocaux

Lorsque les sacs vocaux peuvent être observés (bien) gonflés, leur couleur est discriminante. En conséquence :

- sacs vocaux blancs à gris clair  $\Leftrightarrow P$ . lessonae ou P. kl. esculentus,
- sacs vocaux gris moyen à gris foncé ⇔ *P. ridibundus*.

Dans certains cas, il peut s'avérer difficile de trancher entre « gris moyen » et « gris clair » : l'incertitude de détermination de l'animal peut alors être levée par l'audition du chant, lorsque c'est possible.

Rappelons que l'évaluation des divers caractères a été faite en période de reproduction des grenouilles et qu'elle comporte une part de subjectivité. Il faut donc les utiliser avec prudence et procéder au recoupement de plusieurs critères pour obtenir une détermination fiable.

Les résultats ci-dessus confortent notre choix de critères pour une détermination à distance sur le terrain (Tab. I et commentaires au § II.B). Ils montrent aussi que, si la coloration du dos et la présence d'une ligne vertébrale sont des critères moins fiables, ils peuvent néanmoins participer à la détermination des taxons. Ces résultats accréditent les descriptions généralement données dans les livres d'identification (par exemple Günther 1996, ACE-MAV 2003a, Arnold & Ovenden 2004, Muratet 2008), tout en précisant leur degré de validité. Toutefois, ils contredisent l'affirmation de Muratet (2008) selon laquelle les « mâles de P. lessonae ont une robe uniformément vert jaunâtre (avec parfois quelques taches sombres

à l'arrière du corps et des cuisses), tandis que les femelles sont vertes à vert-jaune vif, ponctuées de taches noires (plus ou moins fusionnées) de part et d'autre d'une ligne médiane verte ». Est-ce à rapprocher du fait que l'haplotype « lessonae » de notre région est différent des haplotypes connus ailleurs (voir § III.C) ? La généralisation des résultats à d'autres régions d'Europe doit se faire avec prudence : O. Grosselet nous communique l'existence, dans l'ouest de la France et en Île de France, de P. lessonae et P. kl. esculentus sans ligne vertébrale ; un autre relecteur de notre travail connaît des populations de P. kl. esculentus ayant une peau moyennement granuleuse...

Notons que les deux critères « couleur du dos » et « présence d'une ligne vertébrale » sont aussi étudiés dans Jooris et Holsbeek (2010) : leurs résultats diffèrent légèrement des nôtres pour le premier (la dominance de brun étant un peu plus discriminant sur leur échantillon) et concordent pour le second.

### C. Analyses acoustiques des chants

### 1. Corrélation entre les types de chant (déterminés à l'ouïe) et les taxons déterminés au laboratoire

De notre expérience de terrain et de sa confrontation au travail de Carrière (1999) et à divers enregistrements (Roché 1997, Carrière & Lescure 1999), nous avons, lors de nos déterminations à l'oreille en 2002, attribué les chants de type R à *P. ridibundus* (au sens large) et ceux de type L à *P.* kl. esculentus et *P. lessonae*. La validité de cette corrélation entre ces deux types de chants avec les deux groupes de taxons est confirmée par les analyses de laboratoire : tous nos enregistrements de type L qui ont été mis en correspondance (directe, indirecte ou probable) avec des individus déterminés en laboratoire se sont avérés être des chants soit de *P. lessonae*, soit de *P. kl. esculentus* et, de même, tous nos chants de type R mis en correspondance avec des individus identifiés en laboratoire se sont avérés être ceux de *P. ridibundus* ou *P.* cf. bedriagae. Ainsi, le seul critère – chant de type R ou L – permet de séparer avec certitude, sur le terrain, les mâles des taxons indigènes à la région étudiée (*P.* kl. esculentus et *P. lessonae*) de ceux introduits.

Par contre, si L<sup>-</sup> correspond généralement à *P*. kl. esculentus et L<sup>+</sup> à *P*. lessonae, cette distinction ne semble pas totalement fiable. En effet, les deux populations de Baudour (dans lesquelles ont été prélevés les échantillons F et G) étaient supposées ne renfermer que des *P*. lessonae: tous les chants qui y ont été entendus (dans le cadre de notre étude, mais aussi antérieurement) étaient de type L<sup>+</sup> attribué, *a priori*, à ce taxon. Or, les analyses enzymatiques révèlent, dans chacune des populations, la présence d'au moins un individu *P*. kl. esculentus (F3 et G2). Il n'est toutefois pas possible d'en conclure qu'il existe des *P*. kl. esculentus dont le chant est de type L<sup>+</sup>, car F3 est une femelle et le mâle G2 est seulement en correspondance probable avec les chants entendus ou enregistrés. Nous ne pouvons donc en tirer de conclusion formelle.

Enfin, aucun lien entre les chants de type R et les différents taxons exotiques n'a pu être établi à l'oreille.

### 2. Analyses bioacoustiques

### a. Caractérisation des chants de types L et R

Les oscillogrammes et les spectrogrammes des chants permettent de confirmer, tout en l'objectivant et en la précisant, la distinction qui a été faite, à l'écoute sur le terrain, entre chant de type L et de type R (Fig. 2 et Fig. 3 ou Fig. 4).

Le calcul des moyennes des paramètres m1, m2, s, t, u (voir § III.E.2), pour chaque individu enregistré, permet d'établir le tableau IV ; le paramètre m2 (durée des silences entre les motifs) n'est pas repris car, selon notre analyse, il n'apporte guère d'information complémentaire à m1 (durée des motifs).

**Tableau IV :** Comparaison des paramètres acoustiques des chants de type L (grenouilles vertes indigènes) et de type R (grenouilles vertes introduites).

Table IV: Confrontation of the bioacoustic parameters of call series of L-type (indigenous green frogs) and R-type (introduced green frogs).

Type L	Type R
<b>s</b> ≥ 15 ; médiane 25	<b>s</b> < 15 ; médiane 8
<b>u</b> > 20 Hz ; médiane 27 Hz	${\it u}$ < 26 Hz ; toutefois ${\it u}$ ≤ 20 Hz pour 89 % des ${\it P. ridibundus}$ ; médiane 17
<i>t</i> < 12 ; médiane 8,5	t > 12 à une exception près ; médiane 17,5
419 ms ≤ <i>m1</i> ≤ 1 236 ms ; médiane 830 ms	226 ms ≤ <b>m1</b> ≤ 874 ms ; médiane 480 ms

Quoique les intervalles relatifs à mI, donnés dans le tableau IV, présentent un chevauchement important, on constate, dans la plupart des cas, des chants courts pour le type R et des chants près de deux fois plus longs pour L (voir aussi Fig. 5c); ceci est bien perceptible à l'écoute sur le terrain, ce qui conforte le choix de ce critère comme élément d'identification (Tab I).

Chacun des paramètres s, t et u est bien discriminant, comme le montrent le tableau IV et les figures 5a et 5b plus bas.

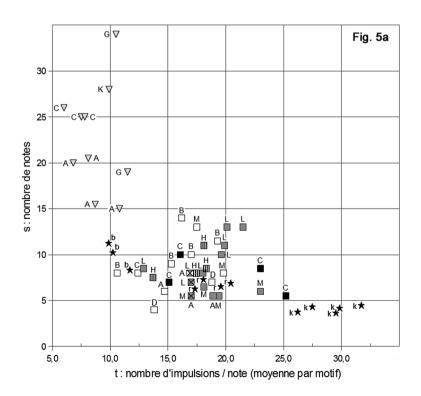
A ce propos, Lodé (2001) utilise le quotient v = mI / s pour distinguer, au chant, les taxons de la région qu'il a étudiée, notamment, P. lessonae, P. kl. esculentus et P. ridibundus. Comme nous utilisons ici l'inverse de v, le « tempo » u = 1 / v (qui représente, à l'oreille, la « cadence » des notes), notre résultat rejoint celui de Lodé (op. cit.) et confirme le caractère discriminant de u et v entre les grenouilles vertes indigènes et exotiques de notre région.

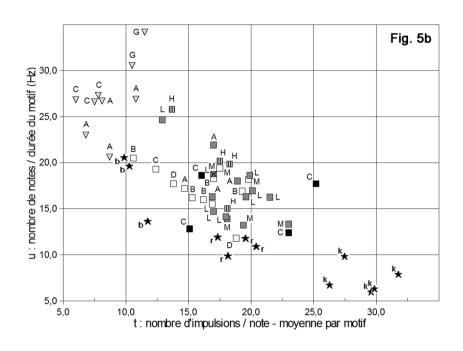
Notons que les chants de *P.* kl. *esculentus* enregistrés sur le site du Grand Cortil, où les nouvelles lignées de *P.* kl. *esculentus* contenant du matériel génétique de grenouilles introduites ont été identifiées (échantillons C2 et C3), ne se distinguent guère de ceux des *P.* kl. *esculentus* indigènes.

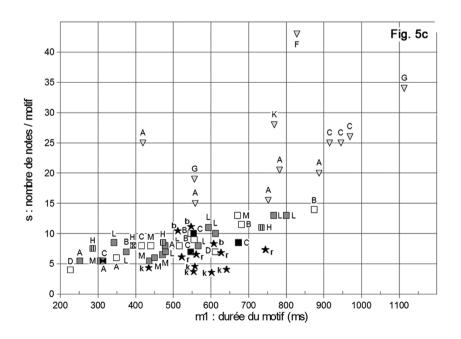
Les oscillogrammes des chants de notre échantillon livrent aussi des différences qualitatives entre les deux types L et R. Les premiers (voir Fig. 2) présentent une enveloppe sonore typique : montée progressive de l'intensité sonore du motif, suivie d'une modulation de l'amplitude et une extinction brusque ; les silences entre les notes sont courts, parfois guère visibles (surtout chez *P. lessonae*). Les seconds (voir Fig. 3 et Fig. 4) se distinguent par

**Figure 5**: Représentation graphique des couples de valeurs (t,s) (Fig. **5a**), (t,u) (Fig. **5b**) et (m1,s) (Fig. **5c**) des paramètres acoustiques du chant de 48 grenouilles vertes. Chaque point représente la moyenne, sur une séquence de chant de chaque individu, des deux paramètres considérés. Les lettres capitales désignent les sites d'enregistrement (voir Tab. II). Les triangles inversés se réfèrent aux chants de type L, les carrés aux chants de type R. Les carrés blancs concernent les exemplaires qui n'ont pas fait l'objet d'une analyse génétique; les carrés gris correspondent à l'haplotype E1, les noirs à l'haplotype E2 et les rayés à l'haplotype C. Dans le cas où deux individus présentent les mêmes paramètres, la superposition des carrés est signalée par la présence de traits diagonaux. A titre de comparaison, des étoiles ont été ajoutées représentant les paramètres moyens de 12 populations étudiées dans Schneider et Sinsch (1992): les lettres b, r et k désignent respectivement les taxons  $Pelophylax\ bedriagae$ ,  $P.\ ridibundus\ et\ P.\ kurtmuelleri$ . (Graphes réalisés à l'aide du logiciel Seewave).

Figure 5: Graphic representation of the pairs of values (t,s) (Fig. 5a), (t,u) (Fig. 5b) and (ml,s) (Fig. 5c) of the acoustic parameters from the call series of 48 green frogs. Each point stands for the mean of the parameters, computed for a call sequence of each sample. The capital letters refer to the recording place (see Tab. II). The triangles correspond to the calls of L-type, squares to the calls of R-type. White squares indicate a calling frog for which no genetic analysis is available; grey squares correspond to a sample with the haplotype E1, black squares to the haplotype E2 and lined squares to the haplotype C. When two frogs have the same acoustic parameters, the corresponding coinciding squares are highlighted by diagonal lines. In order to make comparisons possible, stars have been added to represent the mean parameters of 12 populations studied in Schneider and Sinsch (1992): letters b, r and k stand respectively for the taxa  $Pelophylax\ bedriagae$ ,  $P.\ ridibundus$  and  $P.\ kurtmuelleri$ . (Graphs obtained with the help of the Seewave program).







les silences entre les notes bien marqués, conduisant à des notes bien détachées, à un chant saccadé. Ce critère figure d'ailleurs dans le tableau I. En outre, les chants de type R présentent une enveloppe sonore variable : le plus souvent, l'intensité est importante dès le début et l'extinction est lente.

Les spectrogrammes, par contre, n'apportent guère de critères supplémentaires différenciant les chants de types L et R. En effet, ces diagrammes sont très variables d'un individu à l'autre et même d'un motif à l'autre, au sein d'une même séquence de chant d'un même individu. Les valeurs des fréquences dominantes que nous obtenons sont cohérentes avec celles de Schneider et Sinsch 1992, qui n'avaient pas pu déceler de différence entre ces fréquences au sein des chants des divers taxons. Pour y parvenir, il faut donc recourir à des analyses plus fines, telles que celle de Wycherley *et al.* (2002).

### b. Distinction au sein des chants de type L

Le nombre de chants de type  $L^+$  de bonne qualité que nous avons pu enregistrer est insuffisant pour en tirer des informations utilisables. Néanmoins, il semble que la distinction entre les chants de type  $L^-$  et  $L^+$  puisse être objectivée par le seul paramètre u (u > 30). Ceci rejoint le travail de Lodé 2001 (figure 2 de son article). De plus, l'analyse que nous avons effectuée des divers enregistrements de P. lessonae et P. kl. esculentus disponibles (Roché 1997, Carrière & Lescure 1999, Jooris 2002, ACEMAV 2003b) confirme l'intérêt de u (et aussi de s) pour la distinction des deux taxons.

Remarquons enfin que les chants de *P. lessonae* présentent une quasi-absence de silences entre les notes et une grande irrégularité de l'intensité des impulsions, ce qui rend la distinction entre notes et impulsions délicate. Ainsi, pour ce taxon, Wycherley *et al.* (2002) assimilent note et impulsion, tandis que d'autres auteurs comme Jooris et Holsbeek (2010) se basent sur les impulsions d'intensité maximale pour séparer les notes, option qui est également la nôtre.

### c. Distinction au sein des chants de type R

La figure 5 montre que les taxons non indigènes ne peuvent être séparés sur base des paramètres du chant : les exemplaires provenant d'un même site, de même que ceux correspondant à une même identification génétique, y sont représentés par des points dispersés et entremêlés.

Néanmoins, en 2001, les individus observés sur le site du Belvédère ont été soupçonnés appartenir à l'espèce *Pelophylax bedriagae* (Kok *et al.* 2002) du fait de leur chant très rapide et soutenu<sup>(2)</sup>: nombres de notes plus important, rythme plus précipité. Ceci n'a pas été confirmé l'année suivante : les enregistrements effectués sur le même site sont proches de ceux des autres chants de grenouilles exotiques (Fig. 5). De plus, l'haplotype mitochondrial de tous les individus capturés est l'haplotype E1 de *P.* cf. *bedriagae* ; cet haplotype est clairement différent de celui de *P. bedriagae* (Torsten Ohst comm. pers., Akin *et al.* 2010). Ces résultats conduisent à remettre cause l'identification faite en 2001... à moins que les éventuels *P. bedriagae* aient été supplantés par les grenouilles vertes de la pépinière aquatique voisine,

<sup>(2)</sup> De plus, si leur morphologie répondait aux critères de *P. ridibundus* du tableau I, elles différaient toutefois des autres *P. ridibundus* rencontrés : plus trapues, elles ressemblaient aux « grenouilles d'Egypte » vendues dans une animalerie en Flandres (voir photo dans Jooris & Holsbeek 2010).

d'autant plus que la physionomie du plan d'eau s'est modifiée (colonisation complète par des massettes). Notons encore que les deux individus de ce site qui ont fait l'objet d'une analyse enzymatique présentent un locus GPI différent des autres (voir § IV.A.1), ce qui pourrait corroborer que ces grenouilles sont « différentes » des autres grenouilles introduites. Nous ne pouvons trancher la question.

Comparons enfin nos résultats à la classification de Carrière (1999) : il apparaît que le chant de type 2 de ce dernier correspond à la plupart des oscillogrammes de type R que nous avons obtenus, en particulier celui de la figure 3a, qui est exactement celui de l'individu H8, déterminé en laboratoire (« correspondance directe ») comme un *P. ridibundus* d'Europe centrale (haplotype C). Une analyse bioacoustique des enregistrements de Carrière et Lescure (1999) confirme ce rapprochement. Nous pouvons donc affirmer que le chant de type 2, que Carrière (1999) avait attribué, sans certitude, à *P.* kl. *grafi*, est très probablement un chant de *P. ridibundus*, car il se différencie par ailleurs d'autres enregistrements de *P.* kl. *grafi* (Jooris 2002, ACEMAV 2003b) principalement par une fréquence dominante plus aiguë.

### d. Comparaison des chants de type R obtenus ici avec ceux de Schneider et Sinsch (1992)

Schneider et Sinsch (1992) utilisent les paramètres s, t, m1, m2 et m3 pour séparer les grenouilles vertes du sud-est européen et de l'Asie mineure en trois groupes correspondant à P. ridibundus, P. bedriagae et  $P. kurtmuelleri.^{(3)}$  Puisque les analyses d'ADN de nos échantillons indiquent que les grenouilles exotiques de notre zone d'étude proviennent du centre et du sud-est de l'Europe, nous avons confronté nos analyses bioacoustiques aux données obtenues par Schneider et Sinsch (op. cit.). Pour ce faire, nous avons repris les valeurs des paramètres m1, s, t figurant dans la table 2 de Schneider et Sinsch (op. cit.), relatives aux 12 populations qu'ils ont étudiées, et nous avons calculé les valeurs de u correspondantes. Les données ainsi obtenues sont reportées, sous la forme de 12 points (symbolisés par des étoiles), dans un même diagramme avec nos propres données (Fig. 5). Notons que les valeurs de Schneider et Sinsch (op. cit.) concernent les moyennes des paramètres calculées par population, pour les 12 populations étudiées et non les moyennes de valeurs individuelles comme dans le cas de nos données. En effet, dans le cadre de notre étude, une moyenne sur les populations n'aurait pas de sens puisqu'il s'agit de déceler, au sein des populations, des grenouilles exotiques.

Ces diagrammes confirment clairement la conclusion citée plus haut que les paramètres s,t,u permettent la séparation de P. lessonae et P. kl. esculentus des autres taxons. Ils montrent également la séparation de nos P. ridibundus et P. cf. bedriagae du taxon gréco-yougos-lave P. kurtmuelleri et, dans une moindre mesure, du taxon P. bedriagae, tant via le paramètre u que via s et t. Par contre, le paramètre m1 apparaît de peu d'utilité pour la distinction au sein de nos grenouilles non indigènes, comme c'est aussi le cas pour les taxons analysés par Schneider et Sinsch (op. cit.).

En ce qui concerne l'aspect de l'oscillogramme, ces auteurs distinguent qualitativement les trois taxons susmentionnés par la forme de l'enveloppe sonore des notes et la longueur

<sup>(3)</sup> Pour rendre l'énoncé de nos résultats plus clair, nous conservons ici cette terminologie pour ce groupe de grenouilles, quoique Speybroeck et al. 2010 propose de le rapprocher des grenouilles d'Europe centrale, dans l'attente d'une analyse plus fine du complexe P. ridibundus.

relative des silences inter-notes. Dans le cas des *P. ridibundus*, les silences sont bien marqués et l'amplitude des notes est « graduellement croissante, atteignant un maximum vers le milieu ou la fin et déclinant rapidement ». Ceci correspond à l'ensemble des chants de type R analysés dans notre travail, ce qui rapproche à nouveau nos grenouilles non indigènes des *P. ridibundus* de Schneider et Sinsch (1992). À propos des spectrogrammes, ces auteurs citent une fréquence dominante de 1 600 à 2 500 Hz, variant à travers le motif selon un U inversé, ainsi qu'une fréquence secondaire souvent présente vers 400 Hz. Ceci est également conforme aux observations faites sur nos échantillons non indigènes. Enfin, la comparaison de nos données avec celles de Schneider et Sinsch (1999) fournit des résultats similaires : les chiffres de la figure 3 de cet article confortent les valeurs limites que nous donnons au tableau IV pour les chants de type R.

### V. CONCLUSIONS

La confrontation des diverses analyses effectuées sur huit sites de Wallonie montre que :

1. Les grenouilles exotiques trouvés sur ces huit sites sont des *P. ridibundus* du centre de l'Europe et des *P.* cf. *bedriagae* provenant d'Anatolie, du nord de la Grèce ou de la Bulgarie ; deux haplotypes mitochondriaux différents de ces dernières sont présents dans l'échantillon (Ohst, comm. pers.). On peut donc affirmer que des grenouilles provenant d'au moins deux régions différentes ont été introduites en Wallonie : grenouilles d'Europe centrale et grenouilles provenant d'Anatolie, de Grèce ou de Bulgarie, ces dernières étant les plus abondantes. Ceci est compatible avec les origines que nous avions pu identifier précédemment (Percsy & Percsy 2002a), en questionnant les propriétaires ou les gestionnaires des étangs dans lesquels des grenouilles vertes exotiques étaient présentes.

Signalons que, sur les six populations étudiées qui renferment des grenouilles exotiques, un site seulement comporte deux haplotypes exotiques distincts. Ceci semblerait indiquer que le mélange, dans la nature, des grenouilles vertes d'origines différentes est moins important qu'on ne le croit, alors que la colonisation de la région par les taxons exotiques remonte à plus de 20 ans (Percsy & Percsy 2002a). Un échantillonnage plus large serait toutefois nécessaire pour confirmer ce constat.

Notons aussi que la répartition des grenouilles de type « *P*. cf. *bedriagae* » en Flandres (Jooris & Holsbeek 2010) se situe principalement sur les bassins de la Senne et de la Dyle, cours d'eau qui proviennent du Brabant wallon, zone d'introduction de ce taxon dans les années 80. Sans doute, les grenouilles se sont-elles déplacées vers l'aval des vallées, au départ des populations wallonnes.

- 2. La méthode d'identification de terrain que nous avons choisie (critères explicités au tableau I) permet de séparer dans 100 % des cas, les taxons exotiques d'une part et les taxons indigènes d'autre part. Par contre, la distinction entre *P. lessonae* et *P. kl. esculentus* semble moins fiable et il n'est pas possible de discerner les diverses grenouilles exotiques entre elles. Cette méthode d'identification de terrain peut donc être appliquée pour des suivis de population à large échelle, le diagnostic pouvant être ensuite confirmé, quand nécessaire, par des analyses de laboratoire assez simples (Patrelle *et al.* 2011).
- 3. À partir de photographies des grenouilles identifiées génétiquement, une analyse « objective » de divers caractères morphologiques permet d'évaluer le degré de fiabilité de

ceux-ci pour la détermination spécifique (Tab. III). Il serait utile d'élargir l'échantillon étudié afin d'améliorer la portée de ces résultats.

- **4.** L'analyse bioacoustique des chants fournit un moyen de séparation objectif entre grenouilles vertes indigènes et exotiques (mâles chanteurs) et montre que les paramètres s (nombre de notes par motif) et t (nombre d'impulsions par note) sont parfaitement discriminants ; le tempo u (rapport du nombre de notes par motif et de la durée du motif) l'est également dans une large mesure.
- **5.** Les analyses de laboratoire révèlent qu'il y a eu hybridation entre *P*. cf. *bedriagae* et les grenouilles indigènes et que leur descendance est viable. Ceci confirme les observations déjà faites en France, Suisse, Luxembourg et Flandres (Pagano *et al.* 1997, Proess 2003, Vorburger & Reyer 2003, Holsbeek *et al.* 2008, Patrelle *et al.* 2011). Nos résultats semblent indiquer que distinguer, par la morphologie ou le chant, ces nouveaux hybrides des *P.* kl. *esculentus* indigènes n'est pas possible.
- **6.** L'haplotype mitochondrial « *lessonae* » indigène en Wallonie est différent des autres haplotypes connus pour cette espèce (Ohst comm. pers.). Les analyses ont aussi montré que des populations qui étaient présumées ne renfermer que *P. lessonae*, comprenaient en fait quelques *P.* kl. *esculentus*.

Tous ces résultats valident les travaux antérieurs (Percsy & Percsy 2002a, b, 2007) montrant que des grenouilles vertes exotiques sont déjà largement répandues dans certaines régions de Wallonie et qu'il est devenu impossible de les éradiquer. Par contre, ces grenouilles semblent absentes dans une large partie de la Région wallonne, en particulier dans les écosystèmes oligotrophes où *P. lessonae* domine. De telles populations doivent être protégées, parce qu'elles sont moins fréquentes (Günther 1997); en outre, les résultats précédents montrent que l'haplotype « *lessonae* » en Wallonie est original. Comme, probablement, *P. ridibundus* ne colonisera pas spontanément de tels écosystèmes (Pagano *et al.* 2001), il est urgent d'éviter toute introduction dans ces zones. Pour cela, une surveillance des grenouilles vertes exotiques dans des régions cibles devrait être faite (parallèlement à des mesures générales, telles que le contrôle du commerce et l'information du public).

Le travail présenté ici mériterait donc d'être poursuivi à une plus grande échelle, afin de mieux connaître les grenouilles introduites en Wallonie et leur incidence sur notre herpétofaune. De plus, la présence suspectée de populations pures de *P. lessonae* (Burny & Parent 1985) devrait être confirmée et, si tel est le cas, des mesures particulières de protection de celles-ci devraient être prises.

Remerciements. – Nous remercions P. Joly et O. Grolet, du Laboratoire d'Écologie des hydrosystèmes fluviaux de l'Université Claude Bernard, Lyon I, pour les analyses enzymatiques de nos échantillons et J. Plötner et T. Ohst, du « Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin », pour les analyses d'ADN mitochondrial. Nos remerciements vont également aux relecteurs de la première version de cet article, pour leurs remarques et suggestions constructives : O. Grosselet, C.-P. Guillaume, I. Ineich, A. Pagano et deux rapporteurs anonymes.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ACEMAV (collectif), Duguet R. & Melki F. (éds) 2003a – Les Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg. Collection Parthénope, éditions Biotope, Mèze (France). 480 p.

ACEMAV (collectif), Duguet R. & Melki F. (éds) 2003b – Guide sonore des Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg. Collection Parthénope, éditions Biotope, Mèze (France), [CD audio], 68 min 30 s.

Akin Ç., Can Bilgin C., Beerli P., Westaway R., Ohst T., Litvinchuk S. N., Uzzell T., Bilgin M., Hotz H., Guex G.-D. & Plötner J. 2010 – Phylogeographic patterns of genetic diversity in eastern Mediterranean water frogs were determined by geological processes and climate change in the Late Cenozoic. *J. Biogeogr.* 37: 2111-2124.

Arnold N. & Ovenden D. 2004 – Le guide herpéto. 199 amphibiens et reptiles d'Europe. Delachaux et Niestlé 2004. 288 p.

Berger L. 1966 – Biometrical studies on the population of green frogs from the environs of Pozna'n. *Ann. Zool. Polsk. Akad. Nauk*, 23(11): 303-324.

Boersma P. & Weenink D. 1992-2010 – Logiciel Praat (version 5.1.25 pour Windows) [en ligne] http://www.fon.hum.uva.nl/praat ou www.praat.org (Consulté le 1er décembre 2012).

Burny J. & Parent G.H. 1985 – Les Grenouilles vertes de la Belgique et des régions limitrophes. Données chorologiques et écologiques. *Alytes*, 4(1): 12-33.

Bour R., Cheylan M., Crochet P.-A., Geniez P., Guyetant R., Haffner P., Ineich I., Naulleau G., Ohler A.-M. & Lescure J. 2008 – Liste taxinomique actualisée des Amphibiens et Reptiles de France. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 126: 37-43.

Carrière M. 1999 – Contribution à l'étude des Grenouilles vertes de Poitou-Charente et Vendée. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 92: 29-44.

Carrière M. & Lescure J. 1999 – Contribution à l'étude des grenouilles vertes par leurs chants. Guide sonore (document de travail). [CD audio], 21 min 47 s.

Frost D.R., Grant T., Faivovich J., Bain R.H., Haas A., Haddad C.F.B., De Sà R.O., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S.C., Raxworthy C.J., Campbell J.A., Blotto B.L., Moler P., Drenes R.C., Nussbaum R.A., Lynch J.D., Green D.M. & Wheeler W.C. 2006 – The Amphibian tree of life. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 297: 2-371.

Günther R. (éd) 1996 – Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. Gustav Fischer, Jena. 825 p.

Günther R. 1997 – Rana kl. esculenta, Rana lessonae, Rana ridibunda. In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. Gasc J.P., Cabela A., Crnobrnja-Isailovic J., Dolmen D., Grossenbacher K., Haffner P., Lescure J., Martens H., Martinez Rica J.P., Maurin H., Oliveira M.E., Sofianidou T.S., Veith M. & Zuiderwijk A. (éds), pp. 138-139, 148-149, 154-155. Societas Europaea Herpetologica & Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 496 p.

Holsbeek G., Mergeay J., Hotz H., Plötner J., Volckaert F.A.M. & De Meester L. 2008 – A cryptic invasion within and invasion and widespread introgression in the European water frog complex: consequences of uncontrolled commercial trade and weak international legislation. *Mol. Ecol.*, 17: 5023-5035.

Holsbeek G., Maes G.E., De Meester L. & Volckaert F.A.M. 2009 – Conservation of the introgressed European water frog complex using molecular tools. *Mol. Ecol.*, 18: 1071-1087.

Jooris R. 2002 – *Pelophylax*: de groene wachters aan de waterkant. Natuurpunt, Mechelen. [CD audio], 13 min 30s.

Jooris R. & Holsbeek G. 2010 – Groenen kikkers in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest. Rapport Natuur.studie 2010/2, Mechelen. 81 p.

Kok P., Jooris R., Percsy C. & Lenglet G. 2002 – Dangers pour la faune indigène de l'introduction d'espèces animales à des fins ornementales : *Rana bedriagae* (Amphibia : anura : Ranidae), un futur cas d'école ? Actes du symposium : Faune belge : état des lieux et tendances observées avec une attention particulière pour les espèces exotiques. *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg.*, 72 (suppl.): 219-221.

Lodé T. 2001 – Character convergence in advertisement call and mate choice in two genetically distinct water frog hybridogenetic lineages (*Rana* kl. *esculenta*, *R*. kl. *grafi*). *J. Zool. Syst. Ecol. Res.*, 39: 91-96.

Mazzoni D., Dannenberg R. et collaborateurs 1999-2012 – Logiciel Audacity (version 2.0.0 pour Windows) [en ligne] http://audacity.sourceforge.net (Consulté le 1er décembre 2012).

Muratet J. 2008 – Identifier les Amphibiens de France métropolitaine. Ecodiv, France. 291 p.

Pagano A. & Joly P. 1999 – Limits of the morphometric method for field identification of water frogs. *Alytes*, 16(3-4): 130-138.

Pagano A., Joly P. & Hotz H. 1997 – Taxon composition and genetic variation of water frogs in the Mid-Rhône floodplain. C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie / Life sciences, 320: 759-766.

Pagano A., Joly P., Plénet S., Lehman A. & Grolet O. 2001 – Breeding habitat partitioning in the *Rana esculenta* complex: the intermediate niche hypothesis supported. *Ecoscience*, 8(3): 294-300.

Parent G.H. 1984 – Atlas des batraciens et reptiles de Belgique. Cah. Ethol. Appl., 4(3): 1-198.

Patrelle C., Ohst T., Picard D., Pagano A., Sourice S., Dallay M.-G. & Plötner J. 2011 – A new PCR-RFLP-based method for an easier systematic affiliation of European water frogs. *Mol. Ecol. Res.*, 11: 200-205.

Percsy C. 1998 – Amphibiens et reptiles en Région de Bruxelles-Capitale : bilan de six années de suivi. *In* : Qualité de l'Environnement et Biodiversité en Région de Bruxelles-Capitale. Inventaire et suivi de la faune et de la flore. Institut bruxellois pour la gestion de l'environnement (Bruxelles), pp. 101-106. Document de travail de l'Institut des Sciences Naturelles de Belgique 93, Bruxelles, 185 p.

Percsy C. & Percsy N. 2002a – Dix ans de suivi des populations indigènes et introduites de grenouilles « vertes » (*Rana* (*Pelophylax*) ssp., Anura, Ranidae) dans le bassin de la Lasne (Brabant wallon, Belgique). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 103: 59-72.

Percsy C. & Percsy N. 2002b – Évolution des populations indigènes et introduites de grenouilles « vertes » en Brabant wallon. Actes du symposium : Faune belge : état des lieux et tendances observées avec une attention particulière pour les espèces exotiques. *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg.*, 72 (suppl.): 213-218.

Percsy C. & Percsy N. 2007 – Le groupe des « grenouilles vertes », le *synklepton* « grenouille de Lessona - grenouille verte », la grenouilles rieuse. *In*: Jacob J.-P., Percsy C., de Wavrin H., Graitson E., Kinet T., Denoël M., Paquay M., Percsy N. & Remacle A (éds), Amphibiens et Reptiles de Wallonie. Série « Faune - Flore - Habitats » n° 2, pp. 164-169, 170-179, 298-303. Aves-Raînne et MRW-DGRNE (Ministère de la Région wallonne - Direction Générale des Ressources naturelles et de l'Environnement). Namur. 386 p.

Plötner J., Becker C. & Plötner K. 1994 – Morphometric and DNA investigations into European waterfrogs *Rana* kl. *Esculenta* Synklepton (Anura, Ranidae) from different population systems. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 32: 193-210.

Plötner J., 2005 – Die Westpaläartischen Wasserfrösche. Beih. Z. Feldherpetol., 9: 1-160.

Plötner J., Uzzel T., Beerli P., Spolski C., Ohst T., Litvinchuk S.N., Guex G.-D., Reyer H.-U & Hotz H. 2008 – Widespread unidirectional transfer of mitochondrial DNA: a case in Paleartic water frogs. *J. Evol. Biol.*, 21: 668-681.

Proess R. 2003 – Verbreitungsatlas der Amphibien des Großherzogtums Luxemburg. Travaux scientifiques du Musée national d'histoire naturelle Luxembourg. *Ferrantia*, 37: 1-89.

R Core Team (2008) – R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Logiciel R (version 2.7.1. pour Windows) [en ligne] http://www.R-project.org (Consulté le 1er décembre 2012).

Roché J. C. 1997 – Au Pays des grenouilles. Guide sonore. Sitelle, Le Verdier. CD audio. 73 min.

Schneider H. & Sinsch U. 1992 – Mating call variations in lake frogs referred to as *Rana ridibunda* Pallas, 1771: taxonomic implications. *J. Zool. Syst. Evol. Forsch.*, 30: 297-315.

Schneider H. & Sinsch U. 1999 – Taxonomic reassessment of Middle Eastern water frogs: Bioacoustic variation among populations considered as *Rana ridibunda*, *R. bedriagae* or *R. levantina*. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 37: 57-65.

Speybroeck J., Beukema W. & Crochet P.-A. 2010 – A tentative species list of the European herpetofauna (*Amphibia* and *Reptilia*): an update. *Zootaxa*, 2492: 1-27.

Sueur J., Aubin T. & Simonis-Sueur C. 2008 – Logiciel Seewave (version 1.4.8 pour Windows) [en ligne] http://sueur.jerome.neuf.fr/seewave.html (Consulté le 1er décembre 2012).

Tunner H.G. 1973 – Das Albumin und andere Bluteiweisse bei *Rana ridibunda* (Pallas), *Rana lessonae* (Camerano), *Rana esculenta* (Linné) und deren Hybriden. *Z. Zool. Syst. Evol. Forsch.*, 11: 219-233.

Uzzell T. & Berger L. 1975 – Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and their hybridogenetic associate, *Rana esculenta*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 127: 13-24.

Vorburger C. & Reyer H.-V. 2003 – A genetic mechanism of species replacement in European waterfrogs? *Conserv. Genet.*, 4: 141-155.

Wahl M. 1969 – Untersuchungen zur bio-Akustik des Wasserfrosches *Rana esculenta*. *Oecol. Berl.*, 3: 14-55.

Wycherley J., Doran S. & Beebee T.J.C. 2002 – Male advertisement call characters as phylogeographical indicators in European water frogs. *Biol. J. Linn. Soc.*, 77: 355-365.

Manuscrit accepté le 4 avril 2013



Grenouille verte exotique *Pelophylax* sp., site du Champ des Vignes, 2002. Photo des auteurs. Alien water frog *Pelophylax* sp., Champ des Vignes, 2002. Picture of the authors.

# Impact des filets maillants sur la tortue marine *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) dans le golfe de Gabès (Tunisie)

par

Khaled ECHWIKHI<sup>(1,2)</sup>, Imed JRIBI<sup>(2)</sup>, Mohamed Nejmeddine BRADAI<sup>(1)</sup>
& Abderrahmen BOUAIN<sup>(2)</sup>

(1) Institut National des Sciences et des Technologies de la Mer (Centre de Sfax) 1035 Sfax 3018, Tunisie chouikhikhaled@yahoo.fr

(2) Faculté des Sciences de Sfax 1171 Sfax 3000, Tunisie

**Résumé** – Dans le golfe de Gabès, les captures accidentelles de tortues marines de l'espèce *Caretta caretta* occasionnées par les filets maillants ciblant les raies guitares et les requins sont importantes. Trois taux de capture ont été calculés : 0,52 (0,40-0,65) tortue/km² de filet maillant/jour, 0,34 (0,25-0,44) tortue/km de filet et 0,80 (0,65-0,90) tortue/opération de pêche. La capture totale moyenne annuelle par filet maillant est estimée à 443,6 (362,64-501,26) spécimens/an. La plupart des tortues capturées sont des juvéniles en phase néritique. Le taux de mortalité (69,4 %; n = 25) est le plus élevé par rapport à ceux obtenus avec les autres engins tels que la palangre de surface et le chalut benthique.

Mots-clés: Tortue marine, Caretta caretta, Tunisie, filet maillant, capture accidentelle, mortalité.

Summary – Impact of gillnets on the sea turtle *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) in the Gulf of Gabes (Tunisia). Accidental catch of loggerheads (*Caretta caretta*) in the Gulf of Gabes with gillnets aimed at guitarfish and sharks are important. Three catch rates were calculated: 0.52 (0.40-0.65) turtles captured per km² of gillnet per day; 0.34 (0.25-0.44) turtles captured per km of net, and 0.8 (0.65-0.90) turtles captured per/fishing episodes. Average annual total captures were estimated at 443.60 (362.64-501.26) specimen/year. The majority of turtles captured were juvenile in neritic phase. The mortality rate (69.4%; n = 25) is the highest compared to those obtained with others fishing devices such as pelagic longline and benthic trawl.

**Key-words:** sea turtle, *Caretta caretta*, Tunisia, gillnet, accidental catch, mortality.

#### I. INTRODUCTION

Les tortues marines représentent une composante ancienne et importante de la biodiversité mondiale. Elles sont considérées comme un facteur de l'équilibre de l'écosystème marin. En Méditerranée, trois espèces de tortues marines sont observées régulièrement : la Tortue caouanne, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), la Tortue verte, *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758) et la Tortue luth, *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761). D'autres espèces ont été signalées dans le bassin méditerranéen mais leur observation est rare (Laurent & Lescure 1994) : *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus, 1766) et *Lepidochelys kempii* (Garman, 1880) (Tomas *et al.* 2003). Toutes ces espèces sont inscrites sur la liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) en tant qu'espèces en danger ou en danger

critique d'extinction à l'échelle mondiale. C. caretta est l'espèce la plus commune dans le Bassin méditerranéen.

En Méditerranée, plusieurs efforts de conservation des tortues marines se développent dans le cadre de la Convention de Barcelone avec des programmes de conservation et de gestion financés soit par des ONG, soit par des gouvernements. Les tortues marines passent l'essentiel de leur vie en mer ; seules, les femelles adultes sortent brièvement de l'eau pour pondre sur les plages. Les premiers programmes de recherche ont été focalisés principalement sur la biologie des pontes et l'écologie de la nidification. Les modélisations de populations de tortues marines ont montré que la protection des œufs et des nouveau-nés est insuffisante, une protection simultanée des stades plus âgés est nécessaire pour assurer la survie des populations (Crouse et al. 1987, Laurent et al. 1992, Heppell et al. 1996). Dans le cadre de cette perspective, on a besoin d'évaluer l'impact des activités de pêche qui menacent les classes de grande taille (Laurent et al. 1992). Cette menace est d'autant plus importante lorsqu'il s'agit de pêcheries dans des pays situés en face d'un plateau continental relativement étendu comme le golfe de Gabès, en Tunisie, connu comme une des principales aires d'alimentation et d'hivernage des tortues caouannes en Méditerranée (Laurent et al. 1990, Casale 2008, Bradai et al. 2009). Dans cette zone qui représente la première zone de pêche en Tunisie, plusieurs types d'engins de pêche opèrent, certains engendrant des captures accidentelles importantes.

Les études de l'interaction des tortues marines avec les activités de pêche en Méditerranée se sont focalisées principalement sur les palangres et les chaluts benthiques (Casale *et al.* 2004, Jribi *et al.* 2007). En revanche, les études de l'interaction de ces espèces en danger avec les filets maillants sont rares (Lazar *et al.* 2004, Casale *et al.* 2005, Alvarez *et al.* 2006)

Au cours de cette étude, nous avons analysé l'interaction des caouannes avec les filets maillants dans le Golfe de Gabès par l'estimation de leurs taux de capture, du nombre de captures et de la mortalité liée à ces captures. Nous avons pris en compte également la détermination d'autres paramètres liés à la pêche par les filets maillants, tels que la zone de capture et la taille de longueur de dossière des tortues capturées.

### II. MATÉRIEL ET MÉTHODE

Au sud du golfe de Gabès, la pêche aux filets maillants, ciblant les élasmobranches d'une façon générale (raies guitares fouisseurs, *Glaucostegus cemiculus*, requin gris, *Carcarhinus plumbeus*; émissoles, *Mustelus mustelus*; *Mustelus punctulatus*) est pratiquée au printemps et au début de l'été parce que ces espèces se rapprochent des côtes pendant cette période pour se reproduire (Saidi 2008). A cause de ce phénomène, notre étude a été effectuée durant les mois d'avril à juin pendant les années 2007 et 2008. Nous avons effectué des sorties en mer à bord des bateaux de pêche rattachés aux ports de Zarzis, Djerba et El Ketf situés au sud du golfe de Gabès, une zone où se concentre l'essentiel de la flottille côtière pratiquant la pêche aux filets maillants.

Le filet maillant est un filet de pêche placé verticalement, formant une barrière ou découpant des zones aquatiques, afin de capturer les organismes marins qui tentent de le franchir. Les filets maillants pourraient être considérés comme un moyen de pêche passive : les tortues marines y sont capturées par hasard, au gré de leurs déplacements. Toutefois, les tortues essayent aussi activement de se nourrir des poissons emprisonnés dans ces filets. Ils repré-

 $\textbf{Tableau I:} \ Caractéristiques \ des \ filets \ maillants \ utilisés \ au \ cours \ de \ cette \ étude.$ 

Table I: Characteristics of gillnets used in this study.

Longueur	2,5 à 3,0 km
Hauteur	4,5 à 5,5 m
Taille de la maille de côté	14 à 16 cm
Diamètre du fil	4,5 à 6,0 mm
Nature du fil	Polyamide
Flotteur	50 à 70 n° 6 à 8 m/nappe
Lest	12 à 15 kg/nappe

senteraient alors un moyen de pêche active, car leurs prises peuvent être attractives pour les tortues marines, ce qui accroît d'autant la probabilité de capture de celles-ci (Gerosa & Casale 1999). Le filet maillant étudié ici est le filet maillant calé. Il est constitué d'une nappe rectangulaire déployée verticalement dans l'eau. Des flotteurs sont fixés sur la partie supérieure alors que la partie inférieure est lestée pour maintenir le filet en position verticale. Ce filet est placé sur le parcours des bancs de poissons ou à proximité de ceux-ci, chaque maille étant un piège pour le poisson qui s'y engage. Ce type de filet est appelé localement « Garrassia » du nom du poisson guitare recherché par cette pêcherie et ses caractéristiques sont consignées dans le tableau I.

Au cours de chaque sortie, nous avons suivi de près le déroulement de l'activité de pêche. Lors de la capture accidentelle d'une tortue, nous avons mesuré la longueur courbe de la carapace (CCL<sub>n-t</sub>) et déterminé le sexe de l'animal (marqué par une queue plus longue et plus grosse chez le mâle lorsque la taille dépasse environ 75 cm) (Bolten 1999). Une tortue capturée et remontée à bord peut être considérée comme saine, blessée, en état comateux (la tortue est épuisée avec des mouvements et des signes de souffle faibles ou absents) ou morte.

Pour évaluer l'interaction des tortues avec les filets maillants, trois taux de capture,  $R_1$ ,  $R_2$  et  $R_3$  ont été calculés.

 $R_1$ : nombre de tortues capturées par  $km^2$  de filet maillant par jour  $R_1 = n / S * d$ 

n : nombre de tortues capturées,

S: surface totale des filets maillants utilisés exprimée en km²,

d : durée totale de mouillage exprimée en nombre de jours.

 $R_2$ : nombre de tortues capturées par km de filet maillant  $R_2 = n / L$ 

L: longueur totale de filets mesurée en km.

 $R_3$ : nombre des tortues capturées par sortie de pêche  $R_3$  = n / N

N : nombre total d'opérations de pêche effectuées.

Plusieurs tortues peuvent être capturées lors d'une opération ou d'une sortie. Par conséquent, l'intervalle de confiance est calculé en se basant sur la loi de Poisson. Le nombre total des captures  $C_T$  annuelles est estimé à partir de  $R_3$  car l'effort de pêche disponible à partir des données de la Direction Régionale de Pêche de Médenine (DRP) est exprimé en nombre de sorties effectuées par toute la flottille. L'utilisation de l'effort de pêche exprimé en longueur ou en surface de filet pour obtenir une estimation annuelle des captures nécessiterait

la présence d'observateurs à bord couvrant toutes les opérations de pêche pour toute la flotte utilisant l'engin étudié.

Le taux de mortalité p est le nombre de tortues trouvées mortes parmi l'ensemble des tortues capturées durant les opérations de pêche effectuées. La mortalité totale  $M_T$  est calculée de la façon suivante :

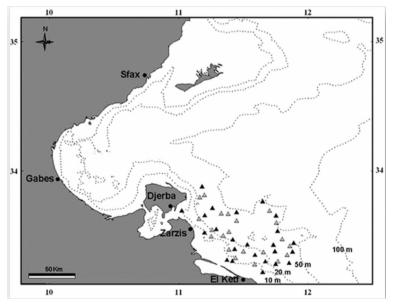
$$M_T = C_T * p$$

### III. RÉSULTATS

Au total, 36 tortues ont été capturées durant 45 opérations de pêche, toutes ces tortues étaient des caouannes, *Caretta caretta*; 15 tortues ont été capturées en 2007 et 21 en 2008. La figure 1 illustre la distribution géographique des différents mouillages réalisés en 2007 et 2008. Les différents taux de capture et la capture totale durant la saison d'étude sont mentionnés dans le tableau II.

Les spécimens capturés sont généralement des juvéniles et des subadultes ( $CCL_{n-t}$  < 75 cm). Un seul spécimen a été considéré comme adulte car sa  $CCL_{n-t}$  est de 78 cm. Il s'agit d'une femelle marquée à Kifisia en Grèce. Les  $CCL_{n-t}$  varient entre 46 et 78 cm. La distribution des captures par classe de taille durant la période d'étude est indiquée sur la figure 2. La courbe en cloche obtenue pourraient être liée principalement au faible nombre des spécimens de petite taille ( $CCL_{n-t}$  < 50 cm) (22,22 %) et des spécimens de grande taille ( $CCL_{n-t}$  > 70 cm) (13,8 %).

Parmi les 36 tortues capturées, 25 (69,44 %) ont été trouvées mortes, 5 (13,88 %) étaient en état comateux alors que les six autres (16,66 %) se trouvaient en bonne santé lors du



**Figure 1:** Localisations des différents mouillages (triangle noir : mouillage qui a engendré des captures de tortues marines ; triangle gris : mouillage qui n'a pas engendré de capture de tortues marines). Figure 1: Localization of different fishing sets. (Black triangles: locations of sets with turtles caught; Grey triangles: sets without turtles caught).

**Tableau II** : Effort de pêche, taux de capture et total des captures des tortues caouannes dans le golfe de Gabès.

Table II: Fishing effort, catch rates and total capture of loggerhead turtles in the Gulf of Gabès.

	2007	2008	Total
Nombre de tortues capturées	15	21	36
Nombre d'opérations de pêche	17	28	45
Surface totale des filets maillants (km²)	0,180	0,445	0,627
Longueur totale (km)	39	67	106
Durée total de mouillage (J)	35,94	72,90	108,80
R1 (I.C.*)	2,30 (1,29-3,80)	0,648 (0,400-0,989)	0,527 (0,396-0,730)
R2 (I.C.*)	0,384 (0,233-0,553)	0,313 (0,205-0,438)	0,339 (0,250-0,438)
R3 (I.C.*)	0,882 (0,428-1,336)	0,750 (0,424-1,076)	0,800 (0,534-1,066)
Nombre total de sorties	613	496	1109
Total des captures	540,66 (389,2-603,8)	372,00 (715,3-442,9)	887,20 (592-1182)

<sup>\*</sup> I.C. = Intervalle de confiance

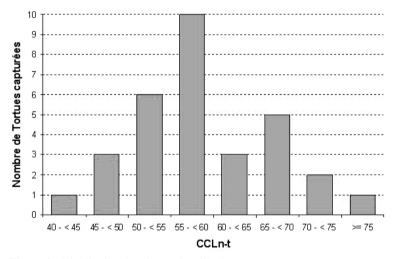


Figure 2 : Distribution des classes de taille des tortues capturées.

Figure 2: Distribution of size classes of captured turtles.

halage du filet. La mortalité totale par an est estimée à 306,08 (204-407) individus. La figure 3 indique les états physiques des tortues capturées durant les deux campagnes d'études.

# IV. DISCUSSION

Notre étude montre que le filet maillant employé pour la collecte des raies guitares est un engin qui engendre des captures accidentelles importantes de tortues marines et par consé-

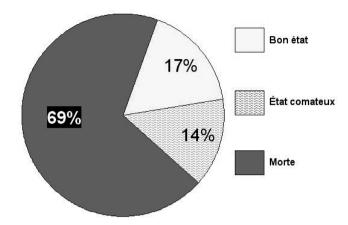


Figure 3 : États physiques des tortues capturées.

Figure 3: Physical conditions of captured turtles.

**Tableau III :** Total des captures de tortues marines enregistrées par quelques études faites en Méditerranée.

Table III: Total capture of sea turtles registered in some studies in the Mediterranean Sea.

Zone d'étude	Total de captures par année	Sources
Nord de l'Espagne	65	Alvarez de Quevedo et al. 2006
lles Baléares	196	Carreras et al. 2004
Croatie	393	Lazar et al. 2006
Égypte	754	Nada & Casale 2008
Golfe de Gabès	443,6	Présente étude

quent constitue une grande menace pour les populations de *C. caretta* dans le golfe de Gabès. Selon notre étude, la capture totale estimée est à classer parmi les captures totales les plus fortes de tortues marines à l'échelle méditerranéenne (Casale 2008). Des captures importantes sont aussi enregistrées dans d'autres régions : en Croatie (Lazar *et al.* 2006) et en Egypte (Nada & Casale 2008). Une étude, basée sur le marquage des tortues capturées (Casale *et al.* 2005), a prouvé que le filet maillant peut même engendrer des captures parfois plus importantes que celles enregistrées par les grandes pêcheries comme les palangres et les chaluts benthiques (Tab. III).

Dans d'autres pays méditerranéens, les études de l'interaction des tortues marines avec le filet maillant et les pêcheries artisanales en général sont rares. Ceci serait dû principalement à la difficulté d'estimer l'effort de pêche pour ces engins, le nombre de pêcheurs et le type d'embarcations pratiquant ces techniques de pêche (Lazar & Tvrtkovic 2003).

Les tortues marines de l'espèce *C. caretta* sont généralement concentrées dans des profondeurs de moins de 100 m; elles passent plus de 90 % de leur temps dans des profondeurs de moins de 60 m (Godley *et al.* 2002, Polovina *et al.* 2003). Par conséquent, la localisation de l'effort de pêche par les filets maillants dans ces profondeurs faibles augmente le risque de capture accidentelle.

La plupart des tortues capturées sont des juvéniles en phase benthique dans une zone néritique. La période d'étude (avril-juin) coïncidant avec la migration de certains adultes

**Tableau IV :** Taux de mortalité engendrés par les filets maillants dans quelques zones de Méditerranée

Table IV: Mortality rates engendered with gillnets in some Mediterranean areas.

Taux de mortalité	Zone	Références
94,4 % (n = 18)	Corse	Delaugerre 1987
73,7 % (n = 19)	Ouest de la Méditerranée	Argano <i>et al</i> . 1992
53,7 % (n = 149)	France Laurent 199	
54,9 %	Nord de l'Adriatique	Lazar et al. 2006
69,44 % (n = 36)	Golfe de Gabès	Présente étude

reproducteurs vers les sites de nidification situés plus au nord sur les côtes de la Méditerranée orientale (Chypre, Grèce et Turquie) explique l'extrême rareté des adultes et augmente la fréquence relative des juvéniles dans la zone d'étude. L'importance des juvéniles dans le Golfe de Gabès est aussi mentionnée par les études antérieures concernant l'interaction des tortues marines avec le chalut benthique (Laurent & Lescure 1994, Jribi *et al.* 2007).

Le taux de mortalité lié à l'utilisation du filet maillant est le plus élevé des taux de mortalité provoqués par la pêche, si on le compare avec les autres techniques telles que les palangres de surface et de fond (Jribi *et al*. 2008) ainsi que le chalut benthique (Jribi *et al*. 2007). Ceci est dû principalement à la durée de mouillage de l'engin qui, généralement longue et pouvant atteindre parfois 3 et 5 jours, dépasse de loin le temps d'apnée d'une tortue marine. Il représente un grand danger pour une autre raison : il est généralement placé dans des profondeurs où la densité des tortues marines est importante. Les taux de mortalité signalés dans d'autres régions méditerranéennes confirment la nocivité de cette technique de pêche (Tab. IV).

Il faut indiquer aussi que le filet maillant affecte les spécimens de stade néritique (subadultes et adultes), or plus les spécimens de grande taille (les adultes reproducteurs) sont capturés, plus la population touchée est en danger (Laurent et *al.* 1992, Heppell et *al.* 1996).

### V. CONCLUSION

En plus des effets du chalut benthique (Laurent & Lescure 1994, Jribi *et al.* 2007) et des palangres (Jribi *et al.* 2008), qui ont déjà été étudiés, les filets maillants viennent aggraver la menace sur les populations de caouannes dans le golfe de Gabès et plus généralement en Méditerranée (Margaritoulis *et al.* 2003).

Dans le golfe de Gabès, une des principales zones d'alimentation et d'hivernage de caouannes en Méditerranée, les taux de capture ainsi que la mortalité sont parmi les plus importants de Méditerranée à ce jour, ce qui pousse les autorités, les scientifiques, les pêcheurs et les décideurs à l'échelle nationale et internationale (puisqu'il s'agit d'espèces migratrices) à collaborer pour œuvrer à la conservation de ces reptiles menacés.

Des stratégies et des mesures, à caractère légal parfois, doivent être adoptées pour arriver à ce but. À cet effet, beaucoup de méthodes et de réglementations dans certaines régions ont été prises et mises en œuvre pour réduire les prises et les mortalités accidentelles de tortues marines. Elles concernent principalement la confection de l'engin, l'opération de pêche et le comportement des marins pêcheurs, surtout, envers la tortue capturée. Beaucoup de ces

applications de conservation sont encore en phase expérimentale et font l'objet de controverses. Toutefois et selon notre propre expérience dans la zone d'étude, il est possible de suggérer des recommandations qui peuvent servir de base à toute stratégie de conservation visant à minimiser le nombre de captures et la mortalité des tortues marines dans le golfe de Gabès :

- Effectuer des opérations de pêche dans des eaux plus profondes, au-delà de 100 m, où la densité des tortues marines est moins importante ;
- Réduire les durées de mouillage, surtout pour le cas de la pêche aux filets maillants. Cette recommandation réduirait énormément les risques d'asphyxie des tortues emmêlées ;
- Sensibiliser les pêcheurs. En effet, la formation des pêcheurs professionnels est d'une importance capitale dans les programmes de conservation des tortues marines. Une sensibilisation, une préparation adéquate des pêcheurs aux méthodes de traitement des tortues prises à bord peuvent considérablement réduire la mortalité directe. C'est le cas des tortues marines prises dans un état comateux et qui ne doivent pas être remises à l'eau immédiatement. Si l'animal est gravement blessé, les pêcheurs peuvent apporter les premiers soins à bord et le livrer au retour au port vers un centre de soin.

Remerciements. – Nous tenons à exprimer nos remerciements aux pêcheurs et aux autorités de pêche du gouvernorat de Médenine qui ont contribué à nous permettre de mener à bien ce travail. Nous remercions aussi les relecteurs anonymes et non anonymes pour leurs commentaires utiles à fin d'améliorer le manuscrit.

# RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Argano R., Basso R., Cocco M. & Gerosa G. 1992 – New data on loggerhead (*Caretta caretta*) movements within Mediterranean. *Boll. Mus. Inst. Biol. Univ. Genova*, 56-57: 137-163.

Alvarez de Quevedo I., De Haro A., Pubill E., Cardona L. & Aguilar A. 2006 – Bottom trawling is a threat for the conservation of loggerhead sea turtles off north-eastern Spain. *In*: Frick M., Panagopoulou A., Rees A.F., Williams K. (eds), p. 260. Book of abstracts, 26<sup>th</sup> Ann. Symp. Sea Turtle Biol. Conserv., Athens. 376 p.

Bolten A.B. 1999 – Techniques for measuring sea turtles. *In*: Eckert K.L., Bjorndal K.A., Abreu-Grobois F.A., Donnelly M. (eds), Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles, pp. 110-114. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4.

Bradai M.N., Bentevigna F., Jribi I., El Ouaer A., Maatoug K. & El Abed A. 2009. – Monitoring of loggerhead sea turtle *Caretta caretta*, in the central Mediterranean via satellite telemetry. *In*: Demetropoulos A. Turkozan O. (eds), Proc. Sec. Med. Conf. Mar. Tur. Barcelona Convention – Bern Convention – Bonn Convention (CMS), pp. 54-57. Kemer, Antalya, Turkey, 4-7 May 2005. 188 p.

Carreras C., Cardona L. & Aguilar A. 2004 – Incidental catch of the loggerhead turtle *Caretta caretta* off the Balearic Island (western Mediterranean). *Biol. Conserv.*, 117: 321-329.

Casale P. 2008 – Incidental catch of marine turtles in the Mediterranean sea: captures, mortality, priorities. WWF Med.Mar. Tur.Prog. c/o WWF Italy. 67 p.

Casale P., Laurent L. & De Metrio G. 2004 – Incidental capture of marine turtles by the Italian trawl fishery in the north Adriatic Sea. *Biol. Conserv.*, 119(3): 287-295.

Casale P., Freggi D., Basso R. & Argano R. 2005 – Interaction of the static net fishery with loggerhead sea turtles in the Mediterranean: insights from mark-recapture data. Herpetol. J., 15: 201-203.

Crouse D.T., Crowder L.B. & Caswell H. 1987 – A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology*, 68(5): 1412-1423.

Gerosa G. & Casale P. 1999 – Interaction of marine turtles with fisheries in the Mediterranean. UNEP/MAP, RAC/SPA, Tunis. 59 p.

Godley B.J., Richardson S., Broderick A.C., Coyne M.S., Glen F. & Hays G.C. 2002 – Long-term satellite telemetry of the movements and habitat utilisation by green turtles in the Mediterranean. *Ecography*, 25(3): 352-362.

Heppell S.S., Limpus C.J., Crouse D.T., Frazer N.B. & Crowder L.B. 1996 – Population model analysis for the loggerhead sea turtle, *Caretta caretta*, in Queensland. *Wild. Res.*, 23: 143-159.

Jribi I., Bradai M.N. & Bouain A. 2007 – Impact of trawl fishery on marine turtles in the Gulf of Gabès, Tunisia. *Herpetol. J.*, 17: 110-114.

Jribi I., Echwikhi K., Bradai M.N. & Bouain, A. 2008 – Incidental capture of sea turtles by longlines in the Gulf of Gabès (South Tunisia): a comparative study between bottom and surface longlines. *Sci. Mar.* 72: 337-342.

Laurent L. 1991 – Les tortues marines des côtes françaises méditerranéennes continentales. Faune de Provence (CEEP), 12: 76-90.

Laurent L. & Lescure J. 1994 – L'hivernage des tortues caouannes *Caretta caretta* (L.) dans le sud Tunisien. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 49: 63-86.

Laurent L., Nouira S., Jeudy De Grissac A. & Bradai M.N. 1990 – Les tortues marines de Tunisie : premières données. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 53: 1-17.

Laurent L., Clobert J. & Lescure J. 1992 – The demographic modeling of the Mediterranean loggerhead sea turtle population: first results. *Rapp. Comm. Int. Mer Medit.*, 33: 300.

Lazar B. & Tvrtkovic N. 2003 – Marine turtles and fisheries in the Mediterranean: are we missing something? *In*: Seminoff J.A. (Compiler), Proc. 22<sup>nd</sup> Ann. Symp. Sea Turtle Biol. Conserv.. pp. 5-6. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-503.

Lazar B., Ziza V. & Tvrtkovic N. 2006 – Interactions of gillnet fishery with loggerhead sea turtles *Caretta Caretta* in the northern Adriatic Sea. *In*: Frick M., Panagopoulou A., Rees A.F. Williams K. (eds), Book of abstracts, 26<sup>th</sup> Ann. Symp. Sea Turtle Biol. Conserv., p. 252. Athens. 376 p.

Nada M. & Casale P. 2008 – Marine turtles in the Mediterranean Egypt: threats and conservation priorities. WWF Italy, Rome. 29 p.

Polovina J.J., Howell E., Parker D.M. & Balazs G.H. 2003 – Dive-depth distribution of loggerhead (*Caretta caretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles in the central North Pacific: might deep longline sets catch fewer turtles? *Fish. Bull.*, 101(1): 189-193.

Saïdi B. 2008 – Diversité et écobiologie de trois espèces à importance économique *Carcharhinus plumbeus*, *Mustelus mustelus* et *M. punctulatus*. Thèse de Doctorat en sciences biologiques, Univ. Sfax. 175 p.

Tomas J., Formia A., Fernandez M. & Raga J.A. 2003 – Occurrence and genetic analysis of a Kemp's Ridley sea turtle (*Lepidochelys kempii*) in the Mediterranean Sea. *Sci. Mar.*, 67(3): 367-369.

Manuscrit accepté le 28 avril 2012

# Interaction de la caouanne *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) avec la palangre de surface dans le golfe de Gabès en Tunisie : impact selon le type d'appât

pai

Khaled ECHWIKHI<sup>(1,2)</sup>, Imed JRIBI<sup>(2)</sup>, Mohamed Nejmeddine BRADAI<sup>(1)</sup> & Abderrahmen BOUAIN<sup>(2)</sup>

(1) Institut National des Sciences des Technologies de Mer (Centre de Sfax)
1035 Sfax 3018 Tunisie
chouikhikhaled@yahoo.fr
(2) Faculté des Sciences de Sfax 1171 Sfax 3000, Tunisie

Résumé – La palangre de surface, dirigée principalement vers le requin gris *Carcharhinus plumbeus* (Nardo, 1827), engendre des captures accidentelles de tortues marines. Durant notre étude, 21 sorties en mer (48 opérations avec 35 950 hameçons) ont été menées au sud du golfe de Gabès entre juillet et septembre 2007 et 2008. Des fragments de pastenague et du maquereau ont été utilisés comme appâts dans 19 et 29 opérations de pêche, respectivement. Au total, 29 caouannes, *Caretta caretta*, ont été accidentellement capturées, la majorité de ces captures étaient des juvéniles en bonne santé. Vingt six spécimens ont été capturés lors d'utilisation de maquereau comme appât alors que trois spécimens seulement ont été pris par les hameçons appâtés avec des fragments de pastenagues. Ces résultats encouragent la recherche des appâts qui pourraient réduire la capture accidentelle des tortues par les palangres de surface en méditerranée.

**Mots-clés**: Tortue marine, *Caretta caretta*, Tunisie, palangre de surface, appât, capture accidentelle, mortalité.

Summary – Interaction of the loggerhead sea turtle Caretta caretta (Linnaeus, 1758) with the pelagic longline in the Gulf of Gabes (Tunisia): impact according to the bait-type. Pelagic longline mainly targeting sandbar sharks (Carcharhinus plumbeus), can cause the accidental capture of sea turtles. During our study, 21 fishing trips (48 sets with 35,950 hooks) were conducted in the south of the Gulf of Gabes (Tunisia) from July to September in 2007 and 2008. Stingray pieces and mackerel baits were used in 19 and 29 sets, respectively. In total, 29 loggerhead sea turtles (Caretta caretta) were accidentally captured; the majority of captures were healthy juveniles. Twenty six specimens were caught when mackerel bait was used while only three specimens were captured by the hooks baited with stingrays. These results foster the research of bait types that could reduce the capture of turtle by pelagic longline in the Mediterranean.

**Key-words**: Sea turtle, Caretta caretta, Tunisia, pelagic longline, bait, accidental capture, mortality.

#### I. INTRODUCTION

La mer Méditerranée est caractérisée par une biodiversité élevée avec 91 % des espèces concentrées entre zéro et 50 mètres de profondeur, des ressources profondes limitées et précaires. La croissance générale des activités humaines autour de la mer Méditerranée, y

compris la pêche, exerce une pression très élevée sur les écosystèmes. Cette pression tend à augmenter avec un effort de pêche plus intense. La surexploitation des espèces commerciales et le développement des technologies et stratégies de pêche ont des conséquences plus ou moins graves sur des espèces menacées ou vulnérables comme les cétacés, les élasmobranches, les oiseaux de mer et les tortues marines.

Les tortues marines sont des espèces à longue vie durant laquelle elles passent par deux phases écologiques principales : une phase pélagique au début, suivie par une autre benthique. Les connaissances disponibles sur la dynamique des populations de ces chéloniens montrent que plus un individu est de grande taille (plus âgé), plus sa contribution à la croissance démographique de la population à laquelle il appartient est importante (Laurent *et al.* 2001). L'évaluation des interactions des tortues marines avec les activités de pêche figure parmi les actions prioritaires du Plan d'Action pour la Conservation des Tortues marines de Méditerranée (RAC/SPA 2001) et bien d'autres conventions et outils de conservation.

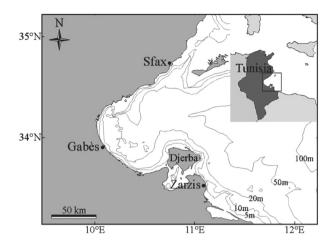
La pêche à la palangre est utilisée dans le monde entier, dans les pêches artisanales à petite échelle comme dans la pêche industrielle. En Méditerranée, la pêche à la palangre est dirigée vers des espèces pélagiques : le thon rouge, *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758), le germon, *Thunnus alalunga* (Bonnaterre, 1788), l'espadon, *Xiphias gladius* (Linnaeus, 1758) et le requin bleu, *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758). Toutefois, des captures accidentelles d'espèces non ciblées telles que les tortues marines sont engendrées.

En Tunisie, la palangre de surface, appelée aussi palangre flottante, est conçue spécifiquement pour la capture de l'espadon. Devant l'effondrement des stocks de cette espèce ces dernières années, cette technique de pêche a été dirigée vers d'autres espèces pélagiques telles que le requin gris *Carcharhinus plumbeus* (Nardo, 1827).

Dans ce travail, nous nous sommes intéressés à l'étude de l'interaction des tortues marines avec les palangres au sud du golfe de Gabès où la pêche côtière est très développée (nombre important de flottilles de pêche). A cet effet, nous avons estimé les différents taux de captures des tortues marines ainsi que les captures totales et la mortalité tout en étudiant les paramètres et les facteurs liés à cette interaction.

# II. MATÉRIEL ET MÉTHODE

Au cours de cette étude, nous avons effectué 21 sorties en mer (soit 48 opérations de pêche) à bord de cinq palangriers rattachés aux ports de Zarzis et Djerba (Fig. 1). Durant les sorties effectuées, des enquêtes ont été menées auprès des pêcheurs et des fiches caractérisant les opérations menées ont été remplies. Les caractéristiques de ces palangriers sont consignées dans le tableau I. La durée des sorties en mer pour la pêche à la palangre dépend des conditions climatiques. Les pêcheurs peuvent rester jusqu'à quatre jours en mer si les conditions climatiques le permettent. Les espèces cibles sont généralement des prédateurs nocturnes. Le mouillage de la palangre se fait au moment du coucher du soleil et le hissage se fait tôt le matin. Les appâts utilisés sont généralement des poissons bleus qui présentent à la fois un grand pouvoir attractif (libération de sang) et la particularité de rester frais dans l'eau de mer pendant une longue période. Le maquereau commun, *Scomber scombrus*, (Linnaeus, 1758) l'appât le plus utilisé par cette pêcherie, a été impliqué dans 29 opérations de pêche. Pour les 19 autres opérations et lorsque le maquereau n'était pas disponible en grande



**Figure 1** : Golfe de Gabès Figure 1: Gulf of Gabes

**Tableau I**: Caractéristiques des palangriers utilisés au cours notre étude. Table I: Characteristics of longliners used in our study.

Palangriers	Longueur	Puissance
1	12 m	160 cv
2	14 m	140 cv
3	10 m	140 cv
4	12 m	120 cv
5	12 m	140 cv

quantité, les pêcheurs ont utilisé pendant nos sorties des fragments de pastenague *Dasyatis* sp. (Rafinesque, 1810).

Au cours de chaque sortie, nous avons suivi de près le déroulement de l'activité de pêche. Lors de la capture accidentelle d'une tortue, nous avons mesuré la longueur courbe de la carapace (CCL<sub>n-t</sub>) et parfois pu déterminer le sexe de l'animal grâce à une queue plus longue et plus grosse chez le mâle lorsque la longueur courbe dépassait les 75 cm. Une tortue capturée peut être considérée comme saine, blessée, en état comateux (la tortue est hébétée avec des mouvements et des signes de souffle faibles ou absents) ou morte.

Lors de chaque sortie, nous avons noté le nombre de jours, le nombre de mouillages et le nombre d'hameçons utilisés. Trois taux de captures  $R_1$ ,  $R_2$  et  $R_3$  ont été calculés.  $R_1$  est le nombre de tortues capturées par 1 000 hameçons,  $R_2$  est le nombre de tortues par opération de pêche et  $R_3$  est le nombre de tortues capturées par sortie. La capture totale  $C_1$  est estimée à partir des taux de capture  $R_3$  et E: le nombre total des sorties dans la zone d'étude délivré par la direction générale de pêche.  $C_1 = R_3 *E$ .

Le taux de mortalité p est le nombre de tortues trouvées mortes parmi les tortues capturées durant les opérations de pêche effectuées. La mortalité totale  $M_T$  est calculée de la façon suivante :  $M_T = C_T *p$ 

L'unité d'effort standard de la palangre est l'hameçon. Lors de l'étude de l'interaction avec les tortues marines, deux conditions sont possibles : capture / pas de capture (1/0); par conséquent la distribution est binomiale, l'intervalle de confiance au seuil 95% est calculé par la méthode de la distribution binomiale. Par contre, pour  $R_2$  et  $R_3$ , plusieurs tortues peuvent être capturées lors d'une opération ou d'une sortie. L'intervalle de confiance est alors calculé en se basant sur la loi de Poisson.

Le test de Mann-Whitney est utilisé pour évaluer l'effet de chaque type d'appât utilisé sur la capture des tortues marines.

# III. RÉSULTATS

Au total, 29 tortues de l'espèce exclusive *Caretta caretta* ont été capturées, 12 en 2007 et 17 en 2008. Le tableau II illustre les taux de captures et les captures totales estimées dans la zone d'étude durant les campagnes 2007 et 2008. Parmi les 29 caouannes capturées, 26 ont été enregistrées dans des opérations où le maquereau est utilisé comme appât alors que les trois autres spécimens ont été capturés dans les opérations avec des hameçons appâtés par des fragments de pastenague. Les différents taux de captures sont consignés dans le tableau III. Le taux de capture engendré durant les opérations avec des hameçons appâtés par le maquereau dépasse très largement celui engendré dans des opérations où les hameçons étaient appâtés par des fragments de raie comme appât. La différence dans les captures est significative (Test de Mann-Whitney : n = 48, U = 128,000, p = 0,001).

La majorité de captures enregistrées concerne des subadultes de taille de carapace variant entre 50 et 70 cm (65,51 %). Les adultes représentent 3,4 % des captures alors que les

**Tableau II**: Taux de capture et capture totale des tortues marines dans le golfe de Gabès. Table II: Catch rates and total captures of sea turtles in the Gulf of Gabes.

Nombre de tortues capturées	29
$R_1$	0,806 (0,540-1,158)
$R_2$	0,604 (0,452-0,742)
$R_3$	1,381 (0,94- 1,923)
Moyenne de nombre de sorties	316,5
Capture totale	437 (299-608)

 $\textbf{Tableau III}: Taux \ de \ capture \ des \ tortues \ marines \ par \ les \ différents \ types \ d'appâts.$ 

Table III: Catch rates of sea turtles using different types of baits.

	Nombre d'hameçons	Nombre d'opérations	Nombre de tortues capturées	R,	R <sub>2</sub>
Hameçons appâtés au maquereau	22 150	29	26	1,17 (0,766-0,719)	0,896 (0,546-1,246)
Hameçons appâtés par des fragments de pastenagues	13 800	19	3	0,217 (0,044-0,635)	0,157 (0,025-0,339)
Total	35 950	48	29	0,806 (0,540- 1,158)	0,604 (0,452- 0,742)

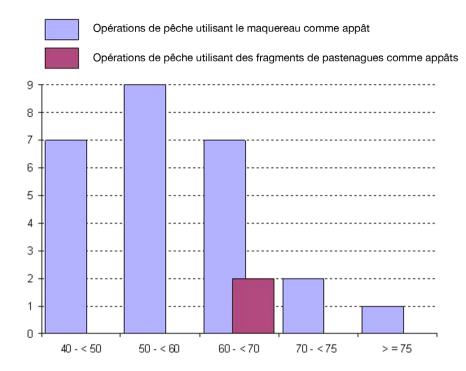


Figure 2 : Distribution des fréquences de taille des tortues capturées.

Figure 2: Distribution of size frequencies of captured turtles.

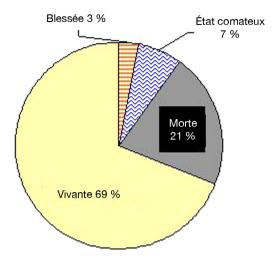
Tableau IV : Modalités de capture des tortues par la palangre de surface.

Table IV: Modality of capture of turtles with pelagic longline.

	Hameçon dans la bouche	Hameçon dans le tube digestif	Hameçon à la patte	Étranglement par les lignes de pêche
Hameçons appâtés au maquereau	18	4	1	3
Hameçons appâtés par des fragments de pastenagues	1	0	0	2
Total	19	4	1	5

spécimens dont la  $CCL_{n-t}$  est inférieure à 50 cm représentent 24,13 %. Le plus petit spécimen avait une taille de 42 cm (Fig. 2).

Parmi les 29 captures enregistrées, 23 tortues ont mordu l'hameçon appâté, cinq se sont étranglées dans les lignes de pêche et une s'est accrochée à l'hameçon au niveau de la patte postérieure (Tab. IV). En considérant le type d'appât utilisé, parmi les 26 tortues capturées lors d'utilisation du maquereau, 22 captures ont eu lieu suite à la morsure de l'hameçon alors qu'un seul spécimen a été capturé de cette façon parmi les trois capturés durant des opérations de pêche avec des hameçons appâtés par les fragments de pastenague.



**Figure 3**: États physiques de tortues capturées. Figure 3: Physical conditions of captured turtles.

Les états physiques des tortues capturées sont répartis de la façon suivante : 20 spécimens ont été remontés à bord vivants, un spécimen était blessé, deux ont été trouvés dans un état comateux et six sont morts au moment du halage de la ligne mère (Fig. 3). Le taux de mortalité directe est de 20,68 %. La mortalité totale moyenne estimée par toute la flottille de pêche dans la zone d'étude est de 90,371 (61,833-125,734) individus.

#### IV. DISCUSSION

Cette présente étude montre l'interaction importante entre la pêche à la palangre et les tortues marines dans le golfe de Gabès. L'impact de la pêche à la palangre sur les populations de tortues marines est préoccupant à l'échelle méditerranéenne et même mondiale (Caminas & Valeiras 2001, Caminas et al. 2006, Casale et al. 2007, Jribi et al. 2008). Ces résultats confortent par ailleurs les études qui démontrent que le golfe de Gabès est une zone d'alimentation, une aire de croissance et un habitat néritique pour les caouannes de différentes classes d'âges (Margaritoulis et al. 2003, Bradai et al. 2009) et essentiellement pour les populations qui proviennent des sites de nidification en Méditerranée et en Atlantique (Margaritoulis et al. 2003, Zbinden et al. 2008).

Casale (2008) a classé la Tunisie parmi les pays méditerranéens où la pêche à la palangre engendre des captures accidentelles importantes de tortues marines. La capture totale engendrée est considérée comme l'une des plus importantes à l'échelle méditerranéenne (Tab.V). Le taux de capture moyen engendré par la palangre de surface dépasse les taux engendrés en mer Ionienne (0,172 (0,108-0,261) (Laurent *et al.* 2001) et en mer Tyrrhénienne (0,255 (0,083-0,595) (Guglielmi *et al.* 2000). Ce taux reste plus faible que ceux de Méditerranée occidentale et essentiellement sur les côtes espagnoles connues pour ses fortes densités en caouannes, d'origine méditerranéenne ou atlantique (Caminas *et al.* 2006). La capture totale annuelle engendrée par ce type d'engin le long du bassin méditerranéen est estimée à 50 000 spécimens (Casale 2008).

**Tableau V** : Captures totales des tortues marines par la palangre de surface dans quelques zones méditerranéennes.

Table V: Total captures of turtles with pelagic longline in some Mediterranean areas.

Zone d'étude	Captures totales par année	Sources
Îles Baléares (Espagne)	102	Carreras et al. 2004
(Italie)	2 148	Casale et al. 2007
Nord de la mer Ionienne	326	Deflorio et al. 2005
Espagne	1 858	Caminas & Valeiras 2001
Maroc	3 581	Laurent 1990
Tunisie	437	Présente étude (Tab. II)

**Tableau VI**: Taux de mortalité par la palangre de surface dans quelques études en Méditerranée. Table VI: Mortality rate with pelagic longline in some studies in the Mediterranean.

Zone	Taux de mortalité	Sources
Grèce, mer Ionienne	4,30 %	Laurent et al. 2001
Espagne	3,32 %	Caminas & Valeiras 2001
Îles Baléares	7,70 %	Carreras et al. 2004
Italie	zéro %	Deflorio et al. 2005
Tunisie	20,68 %	Présente étude

Cette étude montre que le type d'appât utilisé avec la palangre de surface agit considérablement sur les tortues. En effet, 89,56 % de captures lors de notre étude ont été enregistrées durant des opérations de pêche où les hamecons étaient appâtés par le maquereau alors que 10,34 % seulement ont été engendrées lorsque les hameçons étaient appâtés par des fragments de pastenague. En fait, le mécanisme qui attire une tortue à un appât n'est pas encore complètement élucidé. Southwood et al (2008) montrent que la vision en premier lieu et l'odorat en second lieu sont les deux sens utilisés dans la reconnaissance d'un type d'appât, ceci étant aussi confirmé par Lucchetti et Sala (2009) qui montrent que l'odorat est impliqué dans le mécanisme de décision (ingestion/non ingestion d'appât) une fois l'appât détecté. Piovano et al (2004) démontrent qu'un fragment de maquereau est capable d'avoir un effet stimulant sur Caretta caretta. Les fragments de raie qui sont généralement de forme cubique et de couleur marron ne sont pas bien détectés et reconnus par les tortues marines. La façon par laquelle les tortues ont été capturées (deux étranglées dans les lignes de pêche et une avec un hameçon accroché dans la bouche) lors de l'utilisation de ce type d'appât indique ce fait. L'utilisation des fragments de raie, comme appât, peut être considérée comme une des mesures qui peuvent être adoptées pour réduire de facon significative la capture accidentelle des caouannes par la palangre de surface. Toutefois, une recherche plus poussée à cet effet devrait être développée.

La majorité des captures enregistrées par les deux types d'engins concerne des animaux juvéniles, un seul adulte ayant été capturé. L'importance des juvéniles dans la zone prospectée a été mentionnée dans des études ultérieures (Jribi et *al*. 2007 et 2008). En fait, la période de nos recherches (période estivale) coïncide avec la saison pendant laquelle une grande

proportion d'adultes migre vers les sites de nidification en Méditerranée orientale (Grèce et probablement Chypre et Turquie) (Casale *et al.* 2008), phénomène nous paraissant expliquer l'augmentation de la proportion d'immatures dans la zone d'étude.

Le taux de mortalité engendré par la palangre de surface durant cette étude figure parmi les plus grands taux de mortalité engendrés par cet engin à l'échelle méditerranéenne (Tab. VI). Ceci est vraisemblablement dû essentiellement à la méthode de confection de la palangre tunisienne qui parait artisanale comparativement à la palangre utilisée en méditerranée occidentale. De plus, lors de la capture d'une espèce cible de grande taille, la tortue de faible poids, comme une caouanne immature, capturée juste à côté, est ramenée au fond et n'arrive pas à atteindre la surface pour respirer.

#### IV. CONCLUSION

En plus du chalut benthique, qui a été déjà étudié (Jribi *et al.* 2007), la palangre de surface vient aggraver la menace sur la population de caouannes dans le golfe de Gabès considéré comme une zone d'alimentation et d'hivernage des tortues marines en Méditerranée (Laurent *et al* 1990, Margaritoulis *et al*. 2003).

Beaucoup de méthodes, de modifications et de réglementations ont été essayées pour réduire les prises et les mortalités accidentelles des tortues marines. Ces applications ont concerné principalement les chaluts et les palangres. Beaucoup sont encore en phase expérimentale. Selon notre propre expérience dans la zone d'étude, il est possible de suggérer des recommandations qui peuvent servir de base à toute stratégie de conservation visant à minimiser le nombre de captures et la mortalité des caouannes dans le golfe de Gabès :

- Rechercher d'autres types d'appâts que ceux généralement utilisés et pouvant réduire les captures accidentelles des tortues par la palangre sans impact négatif sur la pêche des espèces cibles ;
- Effectuer des opérations de pêche dans des eaux plus profondes et caler les hameçons appâtés au delà de 100 m de profondeur où la densité des tortues marines est moins importante;
- Tester l'effet des hameçons circulaires sur l'interaction des tortues marines avec la palangre de surface ;
- Sensibiliser les pêcheurs. En effet, la formation des pêcheurs professionnels sur les techniques de manipulation et de réanimation des tortues capturées est d'une importance capitale dans les programmes de protection et de conservation de ces reptiles en danger.(*Cfr* exemple Lescot & Nalovic 2010)

**Remerciements**. – Nous tenons à exprimer nos remerciements aux pêcheurs et aux autorités de pêche du gouvernorat de Médenine qui ont contribué à mener à bien ce travail. Nous remercions aussi les relecteurs anonymes et non anonymes pour leurs commentaires à fin d'améliorer le manuscrit.

# RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bradai M.N., Bentevigna F., Jribi I., EL Ouaer A., Maatoug K. & EL Abed. A. 2009 – Monitoring of loggerhead sea turtle *Caretta caretta*, in the central Mediterranean via satellite telemetry. *In*: Demetropoulos A. & Turkozan O. (eds), Proceedings of the Second Mediterranean Conference on Marine Turtles (Kemer, Antalya, Turkey, 4-7 May 2005), pp. 54-57. Barcelona Convention – Bern Convention – Bonn Convention (CMS). 188 p.

Caminas J.A. & Valeiras J. 2001 – Spanish drifting longline monitoring program. *In:* Laurent L., Camiñas J.A., Casale P., Deflorio M., De Metrio G., Kapantagakis A., Margaritoulis D., Politou C.Y. & Valeiras J. (eds), Assessing marine turtle bycatch in European drifting longline and trawl fisheries for identifying fishing regulations. Final report on project EC-DG Fisheries 98-008. Joint project of Bioinsight, CUM, IEO, IMBC, STPS and University of Bari, pp. 73-136. Villeurbanne, France. 267 p.

Caminas J.A., Baez J.C., Valeiras X. & Real R. 2006 – Differential loggerhead by-catch and direct mortality due to surface longlines according to boat strata and gear type. *Sci. Mar.*, 70(4): 661-665.

Carreras C., Cardona L. & Aguilar A. 2004 – Incidental catch of the loggerhead turtle *Caretta caretta* off the Balearic Island (western Mediterranean). *Biol. Conserv.*, 117: 321-329.

Casale P. 2008 – Incidental catch of marine turtles in the Mediterranean Sea: captures, mortality, priorities. WWF Med. Mar. Tur. Prog. c/o WWF Italy. 67 p.

Casale P., Cattarino L., Freggi D., Rocco M. & Argano R. 2007 – Incidental catch of marine turtles by Italian trawlers and longliners in the central Mediterranean. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.*, 17: 686-701.

Deflorio M., Aprea A., Corriero A., Santa Maria N. & De Metrio G. 2005 – Incidental captures of sea turtles by swordfish and albacore longlines in the Ionian Sea. *Fish. Sci.*, 71: 1010-1018.

Guglielmi P., Di Natale A. & Pelusi P. 2000 – Effetti della pesca col palangaro derivante sui grandi pelagici e sulle specie accessorie nel Mediterraneo centrale. Rapporto al Ministero per le Politiche Agricole e Forestali. DGPA. Roma.

Jribi I., Bradai M.N. & Bouain A. 2007 – Impact of trawl fishery on marine turtles in the Gulf of Gabès, Tunisia. *Herp. J.*, 17: 110-114.

Jribi I., Echwikhi K., Bradai M.N. & Bouain A. 2008 – Incidental capture of sea turtles by longlines in the Gulf of Gabès (South Tunisia): a comparative study between bottom and surface longlines. *Sci. Mar.*, 72(2): 337-342.

Laurent L. 1990 – Les tortues marines en Algérie et au Maroc (Méditerranée). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 55: 1-23.

Laurent L., Nouira, S., Jeudy De Grissac A. & Bradai M.N. 1990 - Les tortues marines de Tunisie; premières données. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 53: 1-17.

Laurent L., Caminas J.A., Casale P., Deflorio M., De Metrio G., Kapantagakis A., Margaritoulis D., Politou C.Y. & Valeiras J. 2001- Assessing marine turtle bycatch in European drifting longline and trawl fisheries for identifying fishing regulations. Final report on project EC-DG Fisheries 98-008. Joint project of Bioinsight, CUM, IEO, IMBC, STPS and University of Bari. Villeurbanne, France. 267 p.

Lescot M. & Nalovic T. 2010 – Techniques de relâcher des tortues marines sur grands fileyeurs. Kwata (Association pour l'étude et la conservation de la faune sauvage guyanaise) et CRPMEMG (Comité régional des pêches maritimes et élevages marins de Guyane) – Cayenne. Une affiche pédagogique (français, anglais, portugais)

Lucchetti A. & Sala A. 2009 – An overview of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) bycatch and technical mitigation measures in the Mediterranean Sea. *Rev. Fish. Biol. Fish.*, 20:141-161.

Margaritoulis D., Argano R., Baran I., Bentevigna F., Bradai M.N., Caminas J.A., Casale P., De Metrio G., Demetropoulos A., Gerosa G., Godley B., Houghton J., Laurent L. & Lazar B. 2003 – Loggerhead turtles in the Mediterranean Sea: present knowledge and conservation perspectives. *In:* Bolten A.B. & Witherington B.E. (eds), Loggerhead Sea Turtles, pp. 175-198. Smithsonian Books, Washington D.C. 319 p.

Piovano S., Balletto E., Di Marco S., Dominici A., Giacoma C. & Zannetti A. 2004 – Loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) bycatches on longlines: the importance of olfactory stimuli. *Ital. J. Zool.*, 2: 213-216.

RAC/SPA. 2001 – Action plan for the conservation of Mediterranean marine turtles. UNEP MAP-RAC/SPA, (United Nations Environment Programme, Mediterranean Action Plan – Regional Activity Center for Specially Protected Areas), Tunis. 51 p.

Southwood A., Fritsches K., Brill R. & Swimmer Y. 2008 – Sound, chemical, and light detection in sea turtles and pelagic fishes: sensory-based approaches to bycatch reduction in longline fisheries. *Endang. Spec. Res.*, 5: 225-238.

Zbinden J.A., Aebischer A., Margaritoulis D. & Arlettaz R. 2008 – Important areas at sea for adult loggerhead sea turtles in the Mediterranean Sea: satellite tracking corroborates findings from potentially biased sources. *Mar. Biol.*, 153: 899-906.

Manuscrit accepté le 9 juillet 2012

# Suivi des populations de tortues marines au cours de la période de nidification 2002-2003 au Togo et au Bénin

par

Gabriel Hoinsoudé SÉGNIAGBETO<sup>(1)</sup>, Jacques FRETEY<sup>(2)</sup>, Joseph Essô BOWÉSSIDJAOU<sup>(1)</sup>, Josea DOSSOU-BODJRENOU<sup>(3)</sup>, Isabelle Adolé GLITHO<sup>(1)</sup>, Patrice SAGBO<sup>(3)</sup>, Guillaume Koffivi KETOH<sup>(1)</sup> & Takouda K, KPATCHA<sup>(1)</sup>

(1) Département de Zoologie et de Biologie Animale, Facultés des Sciences Université de Lomé, Togo. BP 1515 Lomé (Togo) h\_segniagbeto@yahoo.fr

> (2) Centre tortues marines – Chélonée, Mas du Ringué 46260 Beauregard (France) jfretey@imatech.fr

(3) Nature Tropicale – Musée des Sciences naturelles, Lot 4477 'R' Yagbé 06 BP 1015 Akpakpa PK3, Cotonou, (Bénin)

**Résumé** – Quatre espèces de tortues marines ont été identifiées au Togo et au Bénin: la Tortue verte (*Chelonia mydas*), la Tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*), la Tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*) et la Tortue luth (*Dermochelys coriacea*). La surveillance des plages et les captures accidentelles ou intentionnelles par les pêcheurs ont permis de recenser 223 individus et 117 nids au cours de la période de ponte allant de juillet 2002 à avril 2003. Des quatre espèces présentes dans cette région, seules *L. olivacea* et *D. coriacea* nidifient sur les plages. Des nids de *C. mydas* et de *E. imbricata* n'ont jusqu'alors pas été observés. Cependant des juvéniles de ces deux espèces sont présents dans les eaux marines côtières du Togo et du Bénin.

Mots-clés: Tortues marines, nidification, saison de ponte, Golfe du Bénin, Bénin, Togo.

Summary – Population monitoring of sea turtles during the nesting period 2002-2003 along the Togolese and the Beninese coasts. Four species of sea turtles have been identified along the Togolese and the Beninese coasts: Green Turtle (*Chelonia mydas*), Hawksbill (*Eretmochelys imbricata*), Olive Ridley (*Lepidochelys olivacea*) and Leatherback (*Dermochelys coriacea*). The nesting beach survey and the observations around fishing places have permitted to record 222 individuals and 117 nests during the nesting period running from July 2002 to April 2003. Of the four species, two, *L. olivacea* and *D. coriacea*, were found to nest on the beach unlike the two others *C. mydas* and *E. imbricata*. However, juveniles of *C. mydas* and *E. imbricata* were regularly found in this area.

**Key-words**: Sea turtles, nesting, nesting period, Gulf of Benin, Benin, Togo.

#### I. INTRODUCTION

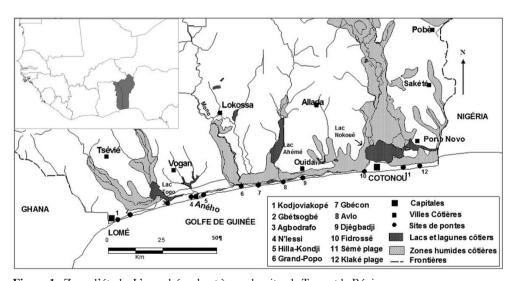
En 1999, la République togolaise et la République du Bénin ont toutes deux signé le Mémorandum d'Accord sur les mesures de conservation pour les tortues marines de la côte

atlantique de l'Afrique (CMS/PNUE). Dans ce contexte, des plans d'action nationaux sur les tortues marines doivent être préparés et des études, entreprises.

L'espace côtier du Bénin et du Togo (Fig. 1) caractérisé par un cordon littoral sableux constitue un habitat de ponte régulier, mais relativement sporadique, pour les tortues marines. Les travaux déjà entrepris dans cette zone (Dossou-Bodjrenou et al. 1999, Fretey 2001) indiquent la ponte de deux espèces : Lepidochelys olivacea (Eschscholtz 1829) et Dermochelys coriacea (Vandelli 1761). Cependant, ces études restent insuffisantes pour avoir une estimation fiable des populations de tortues marines qui fréquentent les eaux marines côtières et les plages. Dans le cadre du programme de conservation des tortues marines au Bénin. une mission de suivi des sites de nidification et des localités de concentration des activités de pêche maritime dans la région de Grand-Popo a été financée par l'UICN Pays-Bas à travers un accord de partenariat avec le Centre Béninois de Développement durable (CBDD); cette étude a été coordonnée par l'ONG Nature Tropicale de Cotonou. L'objectif était d'évaluer le niveau de fréquentation de ces plages du Bénin par les tortues marines et l'impact des captures accidentelles, ainsi que d'améliorer les connaissances sur les différentes espèces et les habitats qu'elles exploitent. En complément de cette étude béninoise, un suivi des plages d'Agbodrafo sur la côte togolaise a été effectué au cours de la même période en 2002 et 2003.

# II. ZONE D'ÉTUDE

La zone d'étude est incluse dans le système de cordon littoral côtier du Golfe du Bénin, constitué par un géosystème d'environ 800 km compris entre le Cap des Trois Pointes à l'ouest au Ghana et la façade occidentale du Delta du Niger à l'est au Nigéria (Mascle 1977, Tastet 1979, 1981, Reyre 1984). Ce cordon littoral sableux est associé aux systèmes lagunaires de Kéta au Ghana, du Lac Togo dans le pays du même nom, du lac Ahémé et du lac



**Figure 1**: Zone d'étude. L'encadré en haut à gauche situe le Togo et le Bénin. Figure 1: Study area. The box, at top left of the figure, locates Togo and Benin.

Nokoé au Bénin. Selon Blivi (1993), le cordon littoral est mis en place par une dérive littorale ouest-est. Sa capacité de transport s'élève à 1 200 000 m³ de sable par an entre Lomé et Cotonou.

Le réseau hydrographique est constitué par le fleuve Mono qui, à son entrée dans le bassin sédimentaire côtier, alimente de nombreux marécages et des défluents de la plaine d'inondation, d'où une perte sensible d'eau. A l'étiage, en novembre et mai, le débit est nul vers l'embouchure, encore appelée au Bénin la « Bouche du Roy » (localité Avlo sur la figure 1). L'annulation du débit peut aboutir au colmatage naturel de l'embouchure (100 à 200 m de largeur) par les dépôts sableux de la dérive littorale. Les eaux du Mono ainsi isolées de la mer sont redistribuées dans le complexe lagunaire côtier du Togo et du Bénin (Paradis 1981, Baglo 1989). Par la suite, le relèvement du niveau des crues provoque à nouveau la réouverture de la Bouche du Roy.

Au Togo, on peut distinguer 4 zones distinctes qui sont des sites de ponte potentiels pour les tortues marines : Zone de Lomé (Kodjoviakopé, Kotokoukondji-Ablogamé, Jetée principale), Zone Gbetsogbé (Port de pêche, Katanga, Gbetsogbé, Baguida, Avepozo Kpogan, Afidenyigban, Kossi-Agbavi), Zone d'Agbodrafo (Gbodjomé, Devikinme, Adissen, Agbodrafo, Djeke et Kpeme), Zone d'Aného (de Goumoukope à Payeme, frontière avec le Bénin).

# III. MÉTHODES

La période de réalisation de notre étude se situe entre juillet 2002 et avril 2003, ce qui correspond à la période de ponte des tortues marines dans l'ensemble du golfe de Guinée (Fretey 2001). Une patrouille est organisée chaque nuit. Généralement, chaque patrouille débute à deux heures et prend fin entre cinq et six heures. Deux zones de prospection ont été définies : la zone d'Agbodrafo au Togo et la zone Grand Popo-Gbecon au Bénin (Fig. 1). Ces deux zones étant supposées être fréquentées régulièrement par les tortues marines pour la ponte (Dossou-Bodjrenou *et al.* 1999). Le suivi a été assuré à environ 80 % de l'ensemble de ces deux plages de ponte en termes de couverture temporelle au cours de la période de réalisation de la présente étude durant les nuits. Les données sur les autres sites ont été recueillies lors des enquêtes réalisées auprès des pêcheurs côtiers.

Les nids repérés ont été laissés en incubation *in situ* afin de ne pas perturber inutilement le processus de l'embryogenèse. Pour protéger contre le braconnage ces nids, nous procédons à la disparition des traces de locomotion laissées par les femelles sur le sable. Les nids dont la protection sur place est difficile sont transplantés dans les enclos de l'ONG Nature Tropicale sur les plages de Grand Popo et d'Agbodrafo. Les transplantations ont eu lieu généralement dans les trois heures qui ont suivi la ponte. Le protocole de transplantation suivi a été celui préconisé par Fretey *et al*. (1986) avec une adaptation locale due à l'absence de certains matériels.

# IV. RÉSULTATS

#### A. Fréquence des espèces et des nids

Au total, 223 individus vivants (juvéniles, subadultes et adultes, y compris les femelles nidifiantes sur les plages et les individus capturés occasionnellement ou intentionnellement dans les filets des pêcheurs côtiers) et 117 nids ont été enregistrés. Les figures 2 et 3 indiquent le nombre d'individus et de nids recensés des tortues marines présentes dans la zone.

Lepidochelys olivacea, avec 106 individus et 72 nids comptabilisés, est l'espèce la plus souvent observée. Aucun juvénile ni aucun mâle adulte de cette espèce n'a été noté.

Aucun nid de *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758) n'a été identifié avec certitude à l'époque de cette étude. Les informations qui avaient été recueillies (Dossou-Bodjrenou *et al.* 1999) à propos d'une possible ponte de l'espèce sur diverses plages n'ont pas été confirmées entre 1999 et 2003. *C. mydas* est uniquement signalée dans cette région par des individus capturés en mer accidentellement par les pêcheurs. Le nombre enregistré de ces captures

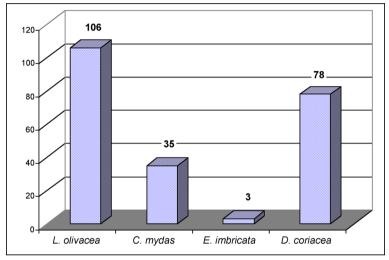


Figure 2: Nombre d'individus recens'es pour quatre espèces de tortues marines.

Figure 2: Number of recorded individuals for four sea turtle species.

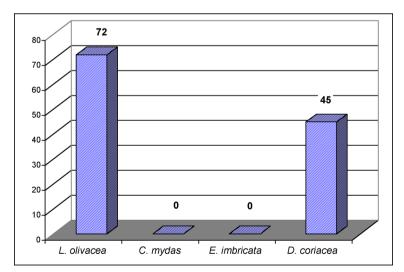
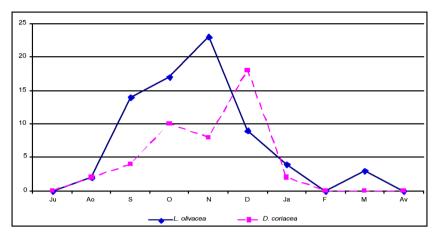


Figure 3 : Nombre de nids recensés pour quatre espèces de tortues marines.

Figure 3: Number of recorded nests for four sea turtle species.



**Figure 4**: Variations mensuelles du nombre de nids recensés au cours de la saison de ponte allant de juillet 2002 à avril 2003 pour deux espèces de tortues marines, *Lepidochelys olivacea* et *Dermochelys coriacea*.

Figure 4: Monthly variation of the number of nests recorded during the nesting period from July 2002 to April 2003 for two sea turtle species, *Lepidochelys olivacea* and *Dermochelys coriacea*.

pendant la période considérée est 35 individus dont essentiellement des juvéniles d'une taille inférieure à 50 cm, ce qui fait imaginer dans cette zone l'existence d'une aire de croissance.

*Dermochelys coriacea* figure dans nos données avec 78 individus enregistrés et 45 nids. Seulement 15 femelles ont été réellement observées pendant la ponte. Les nids de l'espèce ont essentiellement été signalés par les traces de femelles dans le sable.

Bien que nidifiant dans les îles du golfe de Guinée (Fretey 2001), *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus, 1766) fréquente très peu les zones côtières du Togo et du Bénin. Trois individus seulement ont été observés dans la zone de travail et aucune ponte n'a été constatée. Dans cette région, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) est connue de Bioko (Graff & Ballesta 1995), du Cameroun (Fretey 2001) et de São Tomé et Princípe (Dontaine & Neves 1999), mais n'a jamais été signalée ni au Togo, ni au Bénin avec certitude.

### B. Nidification

La période de nidification des tortues marines au Togo et au Bénin s'étend de septembre à février (Fig. 4), avec un pic bien marqué en novembre pour *L. olivacea* et en décembre pour *D. coriacea*. Des cas de pontes précoces en août et de pontes tardives en mars ont été notés au cours de nos travaux de terrain. Ces cas n'ont pas été traités dans ce travail. Nos observations indiquent également des cas de captures en mer de tortues en mai et juin, mais aucun cas de ponte n'a été enregistré.

L'ensemble des côtes du Bénin et du Togo représente une longueur quasi-rectiligne de 177 km. Au Bénin, des pontes ont été signalées ou observées sur les plages de Djêgbadji (2°4'E/6°19'N), Grand Popo (1°49'E/6°17'N), Fidrossê (2°20'E/6°20'N), PK 10 (2°30'E/6°21'N), Sèmè plage (2°36'E/6°21'N), Klaké plage (2°40'E/6°21'N). Mais seules deux zones peuvent être véritablement considérées comme aires de ponte des tortues marines

le long de ce littoral bénino-togolais : Gbécon au Bénin et Agbodrafo au Togo (Fig. 1). Il s'agit cependant de montées à terre isolées et sporadiques.

Au Togo, 40 nids ont été recensés au cours de la saison 2002-2003 dont 27 nids de *D. coriacea* et 13 nids de *L. olivacea*. Comme on peut le constater, ce résultat laisse supposer que la Tortue luth est l'espèce qui nidifie le plus sur les plages togolaises alors que de nombreuses dossières de *L. olivacea* adultes sont observées sur les marchés et dans les petites boutiques en bord de route. Ceci est dû au poids et à la taille de cette petite espèce plus facile à capturer à terre comme en mer et à transporter que la Luth.

Au cours de la même période au Bénin, entre la frontière du Togo et l'embouchure du fleuve Mono, 77 nids ont été recensés dont 59 nids de *L. olivacea* et 18 de *D. coriacea*. Comme au Togo, le nombre de dossières observées dans les communautés côtières est très élevé.

# C. Captures volontaires et accidentelles

Au Togo, on peut constater l'existence de captures accidentelles ou intentionnelles des tortues marines sur l'ensemble des côtes, avec un pic de septembre à décembre. La zone d'Agbodrafo représente le site de capture le plus important sur l'ensemble des deux pays, avec une prépondérance de spécimens de *Chelonia mydas*. Les 35 individus de *C. mydas* recensés au cours de la période ont tous été capturés par les pêcheurs côtiers. Parmi ces 35 individus, on distingue 18 individus femelles adultes ou subadultes, trois individus mâles adultes et 14 juvéniles. Ces résultats suggèrent l'existence d'un herbier sous-marin qui constituerait une aire d'alimentation pour *C. mydas*. A noter la présence d'individus mâles adultes parmi les captures. A Grand-Popo au Bénin, au cours de la même période, était noté un unique cas de capture accidentelle de *C. mydas*.

## D. Incubation

Sur les 117 nids enregistrés, 83 ont pu être suivis. Parmi les autres nids, 37 nids de *L. olivacea* (huit au Togo et 20 au Bénin) ont été collectés par les communautés côtières pour l'alimentation familiale ou la vente des œufs et neuf ont été détruits dans la zone de Grand Popo par les chiens errants. Un nid d'Agbodrafo, non repéré par nous lors de la ponte et non braconné, a conduit à une émergence réussie de Tortues olivâtres nouveau-nées. Dans les deux pays, 23 nids de *D. coriacea* (16 au Togo et sept au Bénin) ont été collectés par les communautés côtières.

Nous avons surveillé à Agbodrafo l'incubation en enclos de quatre nids togolais de L. olivacea contenant 470 œufs. Leur réussite d'incubation a été de  $88,14 \pm 10,18$  %. Elle a été seulement de  $33,00 \pm 9,01$  % pour 1es 1 388 œufs de D. coriacea appartenant à 11 nids suivis.

Au Bénin, l'ONG Nature Tropicale a une meilleure expérience pour l'incubation en enclos et les résultats d'incubation ont été meilleurs alors que les conditions environnementales étaient identiques. Pour 33 nids de L. olivacea contenant 4151 œufs, la réussite d'incubation a été de 90,72  $\pm$  17,26 %. Elle a été par ailleurs de 45,76  $\pm$  19,87 % pour 854 œufs de D. coriacea appartenant à neuf nids.

Le taux de réussite d'incubation est élevé chez L. olivacea (généralement > 95 %), même en cas de transplantation en enclos et il est au contraire faible pour D. coriacea (< 35 %), avec des cas fréquents de pourrissement des œufs sans développement embryonnaire apparent.

**Tableau I**: Comparaison de la durée d'incubation (en jours) chez *Lepidochelys olivacea* et *Dermochelys coriacea* dans le golfe du Bénin et sur les côtes sud-américaines.

Table I: Comparison of incubation length (days) of *Lepidochelys olivacea* and *Dermochelys coriacea* in the Gulf of Benin and on the South-American coasts.

		yane française Suriname Présen				e étude
Espèce	Durée moyenne	Durée maximum	Durée Durée moyenne maximum		Durée moyenne	Durée maximum
Lepidochelys olivacea	-	-	55	72	45	53
Dermochelys coriacea	69	78	64	72	64	75

## V. CONCLUSION ET DISCUSSION

L'espèce Caretta caretta n'est pas citée du Bénin et du Togo par les auteurs anciens et n'a pas été observée lors de notre étude. Chelonia mydas est citée au Togo par Mager (1985), puis ensuite signalée par Stuart et Adams (1989), King et Burke (1989), Stuart et al. (1990), Gawler et Agardy (1994). Ce sont King et Burke (1989) qui l'indiquent les premiers du Bénin. Formia (in Fretey 2001) signale la présence de juvéniles de cette espèce dans les eaux marines togolaises. Eretmochelys imbricata a été notée au Togo par Boulenger (1905) et Loveridge et Williams (1957); Fretey (2001) signale la capture en mer d'un exemplaire vers Hocognoncodji-Ouidah, au Bénin. Aucune preuve de nidification, alors que celle-ci est régulière au sud de l'île de Bioko qui est très proche (Fretey et al. 2000).

Lepidochelys olivacea, que l'on sait aujourd'hui l'espèce la plus commune dans les deux pays, n'apparaît pourtant pas comme présente au Bénin et Togo dans les publications anciennes (Matschie 1893, Tornier 1901 et Boulenger 1905). Elle est indiquée pour la première fois du Togo par des dossières observées sur la plage d'Aného par J. Gomez (in Fretey, 2001); puis Dossou-Bodjrenou et al. (1999) découvrent que l'espèce pond sur les plages de Djegbadji, Grand-Popo, Fidrossê et Sèmè au Bénin. C'est une espèce très exploitée dans les deux pays. Aucun accouplement au large n'a jusqu'à ce jour été observé et nous ignorons s'il y avait des mâles parmi les dossières examinées.

Dermochelys coriacea a été signalée du Togo par Matschie (1893) et comme pondant dans ce pays à Sebbe par Tornier (1901) et Brongersma (1981-1982). Au Bénin, Fretey et Girardin (1988) indiquent la nidification possible de l'espèce vers Avlo. Les Luths sont tuées dans cette région pour leur graisse et leur viande qui sont couramment utilisées en médecine traditionnelle (Dossou-Bodjrenou et al. 1999, Fretey et al. 2007).

Des cinq espèces régulièrement ou sporadiquement présentes dans les eaux bénino-togolaises, seules deux espèces sont donc observées fréquemment à terre pour la ponte : *L. oliva*cea et *D. coriacea*.

La nidification de *L. olivacea* dans le golfe de Guinée est maintenant relativement bien connue, même si nous n'avons pas encore des données quantitatives pour beaucoup de sites identifiés. Elle est présente pour la ponte, avec une fréquentation géographique très variable, dans pratiquement tous les pays de la région, à part au Nigéria où la nidification n'est pas confirmée et sur l'île de Princípe dont elle est totalement absente. Contrairement à ce

qui s'observe dans d'autres parties du monde, l'espèce a de bons sites de ponte insulaires, principalement au sud de Bioko; des records de taille sont notés, ainsi qu'une tendance au mélanisme (Fretey *et al.* 2001, Tomas *et al.* 2001). Les plages de ponte se prolongent vers le sud jusqu'au nord de Luanda, en Angola. Des individus immatures ont été vus au Cameroun, laissant supposer l'existence d'une aire de croissance dans ces eaux riches en sédiments et en Invertébrés.

D. coriacea possède, de ce côté-ci de l'Atlantique, des sites majeurs de nidification au Gabon et Congo comparables en importance avec la région des Guyanes, en Amérique du Sud (Billes & Fretey 2005). De part et d'autre de ce « hot spot » se dispersent des sites quantitativement moins importants jusque vers le Sénégal ou la Mauritanie au nord et jusqu'à l'Angola, au sud.

La durée d'incubation en enclos in situ varie suivant l'espèce et la période de ponte. Chez L. olivacea, elle est comprise entre 45 et 53 jours alors que chez D. coriacea, elle se situe entre 64 et 75 jours. Le tableau comparatif (Tab. I) montre que la durée d'incubation des œufs de L. olivacea dans le golfe du Bénin est en moyenne plus courte que sur les côtes surinamiennes (Schulz 1975). Nous pouvons supposer que nos courtes durées d'incubation sont liées à une température plus élevée du sable, mais malheureusement nous n'avons jusqu'à présent aucune donnée thermique concernant le substrat des plages. Ceci pourrait être dû à une température du sable plus élevée consécutive aux effets conjugués du vent continental sec (Harmattan) qui souffle sur la côte des deux pays au cours de la période de nidification et à sa granulométrie (grains moyens : 1 mm < d < 2 mm). Les observations ont d'ailleurs montré que plus on s'approche des mois les plus chauds (décembre-janvier), plus la durée d'incubation dans les enclos béninois diminue. La température d'incubation dans les nids n'ayant pu être enregistrée, nous n'avons aucune donnée sur la sex-ratio potentielle à l'éclosion. Selon les études de Pieau et al. (1984), puis d'autres travaux qui ont suivi pour différentes espèces, il existe une corrélation entre la température et la durée d'incubation des œufs de tortues marines, ainsi qu'un déterminisme du sexe lié à la température durant une phase sensible de l'embryogenèse avec une température pivot au-dessus de laquelle il y a féminisation. On peut supposer que nous avons ici un fort pourcentage de tortues nouveau-nées femelles.

C. mydas est l'espèce dont la capture accidentelle par les pêcheurs côtiers en mer est la plus importante, mais aucune trace de nidification n'a été observée pendant l'étude. L'hypothèse d'une aire d'alimentation et de reproduction de l'espèce dans la zone d'Agbodrafo mériterait qu'un inventaire de la végétation marine y soit effectué. Des individus immatures, subadultes et des mâles adultes sont présents. Ceci laisse envisager le déplacement de jeunes depuis leur lieu de naissance vers ces côtes togolaises. À notre connaissance, les principales plages de nidification de C. mydas dans le golfe de Guinée se situent sur l'île de Bioko et à São Tomé et Príncipe (Fretey 2001, Tomas et al. 2001). Des travaux récemment réalisés au Ghana indiquent des pontes de l'espèce sur le continent dans la région de Ningo à l'ouest de la rive de la Volta (Amiteye 2002). La présence d'une petite activité de ponte de l'espèce a également été découverte récemment au nord-ouest du Cameroun, vers la frontière du Nigéria (Fretey 2004).

La présente étude doit se poursuivre par un suivi régulier sur l'ensemble des plages des trois États (Ghana, Togo, Bénin), dans le cadre d'une stratégie commune de conservation basée sur les recommandations du Mémorandum d'Abidjan de la CMS que ces pays ont

signé. Des recherches sous-marines devraient nous renseigner sur l'existence ou non d'aires alimentaires et de croissance en certains endroits de cette côte.

Remerciements. – Nous remercions vivement le Centre Béninois de Développement Durable (CBDD) pour le soutien financier qu'il a apporté à la réalisation de cette étude. Nos remerciements vont également aux différentes équipes de terrain qui nous ont assisté, notamment les écogardes de l'ONG Nature Tropicale de Grand-Popo (Bénin) et ceux de l'ONG Agbo-Zegue d'Agbodrafo et de N'Lessi (Togo). Nous voudrions sincèrement remercier les Drs Ivan Ineich du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (France), Marc Girondot de l'Université Paris 11 - Orsay (France) et le Professeur Koffi Akpagana du Laboratoire de Botanique et Écologie végétale appliquée de l'Université de Lomé (Togo) pour leurs conseils.

# RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Amiteye T.B. 2002 – Distribution and ecology of nesting sea turtles in Ghana. Thèse Dpt. Oceano. Fish., Univ. Accra, Ghana. 116 p.

Baglo M.A. 1989 – La mangrove du Bénin: grand équilibre écologique et perspectives d'aménagement. UNESCO-MAB/ICIV, Univ. Toulouse. 169 p.

Billes A. & Fretey J. 2005 – Nesting of Leatherback Turtles in Gabon: importance of nesting population is confirmed. Pp. 6-7. *In:* Proceedings of the 21<sup>st</sup> Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, Philadelphia (Pennsylvania, USA), 24-28 February 2001. U.S. Department of Commerce, NOAA, & National Marine Fisheries Service. 336 p.

Blivi A. 1993 – Géomorphologie et dynamique du littoral du golfe du Bénin (Afrique de l'Ouest). Thèse de Doctorat, Univ. Bordeaux. 458 p.

Boulenger G.A. 1905 – Report on the reptiles collected by the late L. Fea in West Africa. *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat., Genova*, 2: 196-216.

Brongersma L.D., 1981-1982 – Marine Turtles of the eastern Atlantic Ocean. *In:* Bjorndal K.A. (éd.), Biology and Conservation of Sea Turtles, pp. 407-416. Smithsonian Inst. Press, Washington DC, and WWF. 583 p.

Dontaine J.F. & Neves O. 1999 – Le projet Tàtô à São Tomé. Canopée, 13: i-iv.

Dossou-Bodjrenou J.S., Daouda I., Ahokpe E., Tehou A., Coubeou P., Mama A., Tchibozo S. & Montcho J. 1999 – Premier aperçu et plan d'urgence de sauvegarde des tortues marines de la côte atlantique du Bénin. ABE / Nat. Trop. ONG, Rapport mimeogr., 22 p.

Fretey J. 2001 – Biogeography and conservation of Marine Turtles of the Atlantic coast of Africa / Biogeographie et conservation des tortues marines de la côte atlantique de l'Afrique. CMS Technical Series Publication, n° 6, UNEP/CMS Secretariat, Bonn, Germany, 429 p.

Fretey J. 2004. – Helping communities to conserve marine turtles in West Africa. UICN – France, FFSSN MNHN, Paris.

Fretey J. & Giradin N. 1988. – La nidification de la tortue luth, *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761) (Chelonii, Dermochelyidae) sur les côtes du Gabon. *J. Afr. Zool.*, 102: 125-132.

Fretey J. & Girondot M. 1996 – Leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, nesting in French Guiana, 1978-1995. *Chel. Cons. Biol.*, 2(2): 204-208.

Fretey J., Lescure J. & Sanite L. 1986. – Fonctionnement de l'écloserie d'œufs de Tortues Luths des Hattes-Yalimapo (Guyane française). *In:* Sepanguy (éd.), Le littoral guyanais, fragilité de l'environnement, pp. 191-196. Cayenne.

Fretey J., Meylan A. & Tiwari M. 2000 – The occurrence of the Hawksbill Turtle (*Eretmochelys imbricata*) in West Africa. *In:* Mosier A., Foley A. & B. Brost (Comp.), Proceedings of the 20<sup>th</sup> Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, Orlando (Florida, USA), 29 February-4 March 2000, pp. 95-96. U.S. Department of Commerce, NOAA, & National Marine Fisheries Service. 375 p.

Fretey J., Dontaine J.-F. & Billes A. 2001 – Tortues marines de la façade atlantique de l'Afrique, genre *Lepidochelys*. 2. Suivi et conservation de *L. olivacea* (Escholtz, 1829)(Chelonii, Cheloniidae) à São Tomé et Príncipe. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 98: 43-56.

Fretey J., Segniagbeto G.H. & M'Mah Soumah 2007 – Presence of Sea Turtles in Traditional Pharmacopeia and Beliefs of West Africa. *Mar. Turtle Newsl.*, 116: 23-25.

Gawler M. & Agardy T. 1994 – Developing WWF priorities for marine conservation in the Africa & Madagascar Region. WWF Africa & Madagascar Subcomm. and WWF Marine Advisory Group. 67 p.

Graff D. & Ballesta J.J. 1995 – Les tortues marines des îles du golfe de Guinée. Canopée, 5: 4-5.

King F.W. & Buke R.L. (éds.) 1989 – Crocodilian, Tuatara, and Turtle species of the world: a taxonomic and geographic reference. Washington, D.C., Association of Systematics Collections, 22: 1-216.

Loveridge A. & Williams E.E. 1957 – Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 115 (6): 163-557.

Mager A. 1985 – Status review: Marine Turtles. Under Juridiction of the Endangered Species Act of 1973. Nat. Marine Fisheries Serv., NOAA, mimeogr., 64 p.

Mascle J. 1977 – Le golfe de Guinée (Atlantique) : un exemple d'évolution de marges atlantiques en cisaillement. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 55(128): 16-104.

Matschie P. 1893 – Die Reptilien und Amphibien des Togogebietes. *Mitth. Forschungsreis. u. Gelehrten a. d. deutsch Schutzgeb.* (Wiss. Beih. D. Kolonialbl.), 6: 207-215.

Paradis G. 1981 – Écologie et géomorphologie littorale en climat tropical : la végétation côtière du bassin du bas-Bénin occidental. *Ann. Univ. Abidjan*, E, 14: 8-16.

Pieau C., Fretey J., Rimblot F. & Lescure J. 1984 – Influence de la température d'incubation des oeufs sur la différenciation sexuelle des Tortues. Son importance dans l'élevage des tortues. *In:* Bels V. & Van den Sande A.P. (éds), Maintenance and reproduction of Reptiles in captivity. *Acta Zool. Pathol. Antverp.*,1(78): 277-296.

Reyre D. 1984 – Remarques sur l'origine et l'évolution des bassins sédimentaires africains de la Côte Atlantique. *Bull. Soc. Géol. Fr.* 16(6): 1041-1059.

Schulz J.P. 1975 – Sea turtles nesting in Suriname. Zool. Verh. 143: 1-143.

Stuart S.N. & Adams R.J. 1989 – Biodiversity in Africa and it islands. Its Conservation, Management, and Substainable Use. IUCN / WWF / ICBP / Conservation International, 145 p.

Stuart S.N., Adams R.J. & Jenkins M.D. 1990 – Biodiversity in sub-saharan Africa and its islands. Conservation, management, and sustainable use. *IUCN Species Survival Commission*, 6: 1-242.

Tastet J.P. 1979 – Environnements sédimentaires et structuraux quaternaires du littoral du golfe de Guinée (Côte d'Ivoire, Togo, Bénin). Univ. Bordeaux I. 181 p.

Tastet J.P. 1981 – Morphologie des littoraux sédimentaires liés aux variations du niveau de la mer: exemple du golfe de Guinée. *Oceanis*, 7(4): 455-472.

Tomas J., Fretey J., Raga, J.A. & Castroviejo J. 2001 – Tortues marines de la façade atlantique de l'Afrique. Genre *Lepidochelys*. 1. Quelques données concernant la présence de *L. olivacea* (Eschscholtz, 1829) dans l'île de Bioko (Guinée Équatoriale). *Bull. Soc. Herpétol. Fr.*, 98: 31-42.

Tornier G. 1901 – Die Crocodile, Schildkröten und Eidechsen in Togo. Arch. Natg., Suppl., 65-88.

Manuscrit accepté le 31 octobre 2012

# Caractérisation morphologique de l'iguane commun Iguana iguana (Linnaeus, 1758), de l'iguane des Petites Antilles Iguana delicatissima Laurenti, 1768 et de leurs hybrides

par

#### Michel BREUIL

Muséum national d'Histoire naturelle Département de Systématique et d'Évolution CP 30 (Reptiles et Amphibiens) 57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05 Association Le Gaïac-GECIPAG, La Chaise 97110 Sainte-Rose

Réserve Naturelle de Saint-Barthélemy Association Grenat, BP 683, Gustavia 97098 Saint-Barthélemy cedex breuil.michel@gmail.com

Résumé – Les Antilles françaises hébergent deux espèces d'iguanes, l'iguane des Petites Antilles (Iguana delicatissima) et l'iguane commun (Iguana iguana). Les données historiques et morphologiques montrent que l'iguane commun est arrivé aux Saintes à partir du milieu du XIXe siècle lors d'échanges de bagnards avec la Guyane. Cette espèce a été transportée ensuite volontairement en Basse-Terre à la fin des années 1950 et en Martinique dans les années 1960. Elle a ensuite été introduite à Saint-Martin. L'installation de l'iguane commun a conduit à l'hybridation entre les deux espèces et à l'élimination de l'iguane des Petites Antilles des Saintes et de Grande-Terre. En Basse-Terre, toutes les populations d'I. delicatissima sont maintenant colonisées par l'iguane commun et leurs hybrides. Des iguanes communs échappés de captivité ont envahi Saint-Martin début 2000 et sont arrivés par la suite à Saint-Barthélemy où l'hybridation a démarré. Les deux espèces se différencient l'une de l'autre par plus de 15 caractères dont la plupart n'ont pas été reconnues jusqu'à la présente étude. L'iguane commun présent en Guadeloupe et en Martinique (Iguana iguana) se distingue très bien des iguanes d'Amérique centrale (Iguana iguana rhinolopha) et de ceux des îles de Sainte-Lucie et Saba dont les caractéristiques qui les différencient des iguanes communs continentaux sont indiquées pour la première fois. La morphologie des hybrides est décrite. Ces hybrides sont très divers et montrent clairement que les individus F1 sont fertiles produisant une introgression engendrant progressivement la disparition d'Iguana delicatissima.

Mots-clés: Iguana delicatissima, Iguana iguana, Iguana iguana rhinolopha, hybridation, morphologie, Guadeloupe, Martinique, Saint-Martin, Saint-Barthélemy, Sainte-Lucie, Saba.

Summary – Morphological characterization of the common iguana *Iguana iguana* (Linnaeus, 1758), of the Lesser Antilles iguana *Iguana delicatissima* Laurenti, 1768 and of their hybrids. French West Indies are inhabited by two *Iguana* species, the Lesser Antilles Iguana (*Iguana delicatissima*) and the common iguana (*Iguana iguana*). Historical and morphological data show that the common iguana came to Les Saintes in the middle of the nineteenth century during the exchange of convicts between the prisons of French Guyana and the penitentiary in Les Saintes. Then this species

was introduced voluntarily to Basse-Terre in the late 1950's and to Martinique in the 60's. It was then introduced in St. Martin. In Les Saintes and Grande-Terre, the arrival of common iguanas has lead to hybridization between the two species and the elimination of the Lesser Antilles Iguana. In Basse-Terre, all *I. delicatissima* populations are invaded by common iguanas and their hybrids. Moreover, common iguanas escaped from captivity, and invaded St. Martin in early 2000 and arrived to St. Barthélemy; few years later hybridization started. The two species differ from each other by more than 15 characters, most of them were unnoticed before the present study. The common iguana from Guadeloupe and Martinique (*Iguana iguana iguana*) differs also from iguanas found in Central America (*Iguana iguana rhinolopha*) and from those of the islands of St. Lucia and Saba whose morphological characteristics are described for the first time. The morphology of the hybrids is described. These hybrids are morphologically very diversified and clearly show that F1 individuals are fertile, leading to introgression and progressive extinction of *delicatissima*.

**Keys-words**: *Iguana delicatissima*, *Iguana iguana*, *Iguana iguana rhinolopha*, hybridization, morphology, Guadeloupe, Martinique, St Martin, St Bart, St Lucia, Saba.

#### I. INTRODUCTION

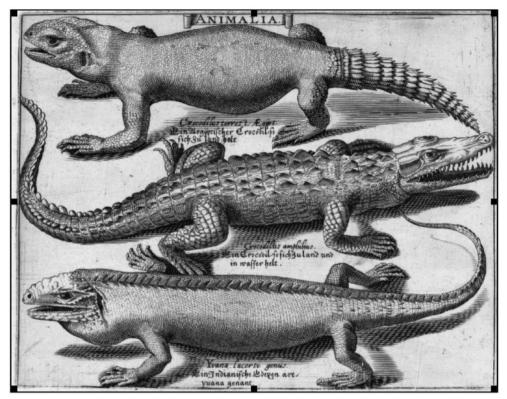
Les deux espèces du genre Iguana Laurenti, 1768 habitent les Antilles françaises. L'iguane des Petites Antilles Iguana delicatissima Laurenti, 1768, endémique des Petites Antilles, d'Anguilla au nord à la Martinique au sud et l'iguane commun Iguana iguana (Linnaeus 1758) présent en Guadeloupe (Basse-Terre, Grande-Terre, Marie-Galante, Les Saintes), en Martinique, à Saint-Martin, à Saint-Barthélemy (Breuil 2002, Breuil et al. 2010a, 2011a, b), à Anguilla, Saba, Montserrat et Sainte-Lucie (Henderson & Breuil 2012). Si l'origine des iguanes communs de la Martinique est bien identifiée à partir d'introductions réalisées des Saintes dans les années 60 (Breuil 2009), la situation est moins claire pour la Guadeloupe. Lazell (1973), se fondant sur la séparation écologique ou plutôt géographique des deux espèces aux Saintes (Guadeloupe) et sur les modalités de leurs variations morphologiques, a considéré que l'iguane commun était un habitant naturel des Petites Antilles et qu'il n'y avait pas de compétition entre les deux espèces, comme d'autres auteurs l'avaient suggéré (revue in Breuil 2002). De plus, selon cet auteur, l'Homme ne serait en aucun cas responsable de sa distribution dans les Petites Antilles. Les études que je mène depuis 1987 montrent que la situation est tout autre. Rappelons que l'iguane des Petites Antilles est une espèce qui a d'abord été classée vulnérable par l'UICN (Day et al. 2000) et elle est maintenant considérée en danger d'extinction (Breuil et al. 2010b).

# II. HISTORIQUE DE LA RECHERCHE DE CRITÈRES SPÉCIFIQUES DANS LE GENRE IGUANA

Linnaeus (1758) a décrit *Lacerta iguana* mais sa diagnose est trop vague pour différencier les deux espèces reconnues actuellement dans le genre. Il a cité les figures de Seba (1734:95.1,95.2,96.4,97.3,98.4) pour caractériser l'iguane commun ou iguane vert. Toutes ces figures correspondent bien au taxon actuellement considéré comme *Iguana iguana* (Breuil 2002). De plus, il indique, entre autres, la figure de Sloane (1725) comme représentant aussi cette espèce, mais cette figure n'est qu'une reprise de celle de Du Tertre (1667) qui correspond à *Iguana delicatissima* comme le montre entre autres la queue unie, l'absence de

plaque subtympanique et d'épines sur la partie inférieure du fanon (Breuil 2002). Laurenti (1768) a décrit les deux espèces d'iguane (Iguana delicatissima et Iguana tuberculata) sur la base des planches du cabinet d'histoire naturelle de Seba (1734) et sur l'existence d'individus observés en Autriche dans les collections du comte de Thurn (Breuil 2002) mais aujourd'hui disparus (Pasachnick et al. 2006). La description latine qu'il a donnée permet l'identification des deux espèces. Comme caractères diagnostiques, Laurenti a indiqué l'absence de tubercules sur le cou chez delicatissima et leur présence chez l'iguane commun qu'il appelle, en référence à ce caractère, Iguana tuberculata. Par ailleurs, il a noté aussi la tête plate d'Iguana tuberculata et les bosses tuberculeuses à l'arrière de la tête chez Iguana delicatissima. Si la description permet la séparation sans ambiguïté des deux espèces, en revanche la citation des figures de Seba, sur laquelle elle est censée en partie reposer, est erronée. Toutes les figures mentionnées par Laurenti (95.1, 95.2, 96.4, 96.5, 97.3, 98.4) sont attribuées à Iguana delicatissima, alors qu'aucune d'elles n'est assignée à I. tuberculata, ce qui correspond à une inversion entre la diagnose et l'iconographie plutôt qu'à une erreur de détermination. Duméril et Bibron (1837) ont indiqué que seule la figure 96.5 de Seba correspond à *I. delicatissima*. L'iguane de la figure 96.5 ne présente pas de tubercules nucaux, mais possède une rangée d'écailles sous-labiales isodiamétriques et 12 épines gulaires, une association de caractères qui suggère un hybride (Breuil 2002) s'il a été fidèlement dessiné. Ainsi, les descriptions de Linnaeus (1758), de Laurenti (1768) et celle de Lacépède (1788) ne correspondent pas à des ensembles homogènes. Si l'on fait abstraction de l'erreur de renvoi aux figures, la description que Laurenti a donnée d'I. delicatissima, en s'appuyant sur les spécimens observés dans les collections du compte de Thurn, est parfaitement diagnostique.

Cuvier (1816) se fondant sur une gravure ancienne (Fig. 1) du début du XVII<sup>e</sup> siècle (Besler 1616) republiée par Lochner et Lochner (1716) a décrit l'Iguane à col nu sous le nom d'Iguana delicatissima Laur. : « Ressemble à l'[iguane] ordinaire, surtout par les épines dorsales; mais n'a point la grande plaque à l'angle de la mâchoire, ni les tubercules épars sur les côtés du cou. Le dessus du crâne est garni de plaques bombées, le fanon est médiocre et sans dentelure. Laurenti le dit des Indes ». L'examen de la gravure de référence (Fig. 1), mais aussi de la représentation du musée de Besler dans l'édition de 1616 où cet animal est dessiné sous un autre angle, montrent que cette description s'applique à un iguane des rochers (Cyclura), et non pas à un Iguana delicatissima comme l'indiquent les écailles bombées et ovalaires sous la commissure buccale et l'absence d'épines gulaires. D'ailleurs, Cuvier a écrit à propos de l'iguane cornu de Saint-Domingue (Cyclura) « assez semblable à l'iguane ordinaire [iguane commun] et encore plus au précédent [iguane des Petites Antilles]. Cuvier (1829) a repris la description précédente mais l'a complétée ainsi en lui ajoutant le nom latin d'Iguana nudicollis : « ... de plaques bombées, l'occiput tuberculeux ; le fanon est médiocre et n'a que peu de dentures, et seulement en avant. Laurenti le dit des Indes, mais c'est une erreur, nous l'avons reçu du Brésil et de la Guadeloupe ». Entre les deux éditions de l'ouvrage de Cuvier, 1816 et 1829, Le Règne animal, le MNHN a reçu des I. delicatissima envoyés par Félix-Louis L'Herminier dont certains ont pris un bateau venant du Brésil pour traverser l'Atlantique (Breuil 2002). Cuvier (1829) a ainsi caractérisé le fanon qui n'était pas entièrement visible sur la figure dont il s'était servi pour décrire son iguane à col nu. Ainsi la première description de Cuvier (1816) d'I. delicatissima Laur. qu'il appelle « Iguane à col nu » s'applique à un Cyclura et la seconde fait référence à la même figure à laquelle il ajoute des exemplaires d'I. delicatissima de Guadeloupe envoyés par Félix-Louis L'Herminier (Breuil



**Figure 1**: Planche I de Besler (1616) republiée par Lochner & Lochner (1716) sous le numéro 13 et référencée par Cuvier (1816) : « *L'iguane à col nu*. Besler. Mus. tab. XIII. fig. 3. *Ig. delicatissima*. Laur. » et par Cuvier (1829) : « *L'iguane à col nu* (*Ig. nudicollis* Cuv.) Besler. Mus. tab. XIII. fig. 3. *Ig. delicatissima*. Laur ».

Figure 1: Besler's (1616) Plate I republished by Lochner & Lochner (1716) under N° XIII and cited by Cuvier (1816) as "L'iguane à col nu. Besler. Mus. tab. XIII. fig. 3. Ig. delicatissima. Laur." and by Cuvier (1829) as "L'iguane à col nu. (Ig. nudicollis Cuv.) Besler. Mus. tab. XIII. fig. 3. Ig. delicatissima. Laur".

2002). Entre les deux éditions du *Règne animal*, Merrem (1820) avait proposé *Iguana nudicollis* comme nom de substitution d'*Iguana delicatissima*. Cuvier (1816, 1829) a considéré que seules les figures de Seba (1734) 95.1, 97.3 et 98.1 correspondaient à *Iguana tuberculata* Laur. et de ce fait sa série de référence ne contient que cette espèce ; ces figures de Seba illustrent donc des syntypes de *Lacerta iguana* de Linné.

Duméril et Bibron (1837) ont donné une bonne description d'*I. delicatissima* qu'ils ont nommé iguane à cou nu (*Iguana nudicollis*), reprenant ainsi l'appellation de Cuvier sans doute pour éviter de donner un nom qui a été appliqué aux deux espèces : « La crête dorsale est proportionnellement moins élevée ; les plaques qui revêtent la partie supérieure du crâne sont beaucoup plus tuberculeuses, et groupées de telle manière qu'elles se trouvent former deux protubérances, l'une à droite, l'autre à gauche ; sous l'oreille il n'existe pas de grande squame circulaire ; les côtés des branches sous-maxillaires, au lieu d'offrir un pavé d'écailles

hexagonales, présentent chacune une seule rangée longitudinale de huit ou neuf scutelles épaisses, convexes qui, bien qu'ayant réellement plusieurs pans, affectent une forme circulaire ; cette rangée est parallèle à celle des plaques labiales dont elle n'est séparée que par une ou deux séries de petites écailles ; la partie inférieure du fanon est arrondie, et son bord antérieur ne présente au plus que 8 ou 9 dentelures. Quant au mode de coloration, il paraît plus simple que celui de l'iguane tuberculeux ; car tous les sujets que nous nous sommes trouvés dans le cas d'examiner, nous ont offert une teinte uniforme vert bleuâtre sur toutes les parties supérieures du corps ; tandis que les inférieures n'en différaient que par une couleur plus claire. Un seul individu nous a montré son épaule marquée d'une raie jaune comme chez l'Iguane tuberculeux ». Suivant l'approche de Linnaeus (1758), Duméril et Bibron (1837) ont retiré la figure 96.5 de Seba de leur description de l'iguane tuberculeux et l'ont attribuée à leur iguane à cou nu. Toutefois, ce choix conduit à une incohérence comme le nombre d'épines gulaires qui est de 12 sur la figure de Seba (Breuil 2002) et qui devient 8-9 dans leur description, alors que ce nombre est inférieur sur les Iguana delicatissima qu'ils ont observés et qui sont encore présents dans les collections du MNHN. La couleur vert-bleuâtre n'est qu'un effet optique lié à la solubilisation des pigments jaune-orange de type caroténoïde dans l'alcool, l'interférence de la lumière blanche sur les écailles produit une couleur physique bleue qui, en se superposant aux pigments chimiques, donne la couleur verte sur le vivant. Cette coloration bleue apparaît aussi au cours de la mue.

Wiegmann (1834) a décrit une autre espèce d'iguane originaire du Mexique sous le nom d'*Iguana rhinolopha* qui se différencie de l'iguane tuberculeux par la présence de petites cornes sur le museau et par un nombre plus faible d'épines dorsales qui sont par ailleurs



**Figure 2**: *Iguana iguana rhinolopha* de Saint-Martin (a mâle, b femelle). Les cornes nasales, la très grosse écaille subtympanique, les gros et nombreux tubercules nucaux, la couleur du corps, les épines gulaires (forme et nombre) et la couleur de l'œil différencient ces iguanes de ceux de Sainte-Lucie. Figure 2: *Iguana iguana rhinolopha* from Saint-Martin. The nasal horns, the very large subtympanic scale, the numerous large nuchal tubercles, the body colour, the gular spikes (shape and number) and the colour of the eye distinguish these iguanas from those of St. Lucia.

plus grandes (Fig. 2). Par la suite, cette espèce a été reconnue par Duméril et Bibron (1837). Boulenger (1885) a considéré qu'I. rhinolopha est une sous-espèce d'I. tuberculata qui se distingue uniquement par la présence de deux ou trois écailles coniques et souples en arrière des narines. Ces écailles sont plus prononcées chez les vieux mâles que chez les femelles et, chez les jeunes, ces écailles ne sont pas toujours bien visibles. Selon Boulenger, il y aurait un passage progressif de la forme tuberculata à la forme rhinolopha. Les spécimens qu'il a utilisés pour sa diagnose de tuberculata provenaient d'Amérique du Sud, d'Amérique centrale et des Antilles. Le nombre d'épines dorsales mentionné par Duméril et Bibron pour distinguer rhinolopha de tuberculata est jugé non déterminant pour séparer ces deux espèces. Toutefois, on note que la provenance des iguanes utilisés par Boulenger recouvre une grande partie de l'Amérique centrale et l'île de Sainte-Lucie. Boulenger note aussi que les Iguana tuberculata avec les écailles coniques sur le museau possèdent le plus grand nombre d'épines dorsales alors que les Iguana rhinolopha chez lesquels les cornes nasales sont le moins développées en possèdent nettement moins.

Dunn (1934) a repris le caractère de Boulenger (écaille nasale sous forme de cornes) pour distinguer *rhinolopha* d'*iguana*, il délaisse ainsi l'appellation de Laurenti pour reprendre celle de Linnaeus mais n'a pas justifié son choix. Selon cet auteur, il existe une espèce avec deux sous-espèces sur le continent. *Iguana iguana iguana* habiterait Panama et la côte Atlantique du Costa Rica et *Iguana iguana rhinolopha* serait présent au Nicaragua et sur la côte Pacifique du Costa Rica. Dunn reconnaît comme caractères distinctifs entre *Iguana delicatissima* et *Iguana iguana* la présence de la grosse écaille subtympanique chez *iguana* et son absence chez *delicatissima*, ainsi que la présence d'une rangée de grosses écailles sous-labiales chez *delicatissima* et d'écailles relativement uniformes chez *iguana*.

À la suite de l'étude et des mensurations de 139 *I. iguana* des Antilles, d'Amérique centrale et du Sud et de 29 I. delicatissima, Lazell (1973) a rejeté les différences relevées par les auteurs précédents pour caractériser Iguana iguana iguana, I. i. rhinolopha et Iguana delicatissima et n'a retenu que la présence de la grosse plaque subtympanique comme caractère constant différenciant les deux espèces. De plus, cet auteur a affirmé qu'il y a une séparation écologique complète entre les deux espèces dans l'archipel des Saintes et qu'en aucun cas il ne pouvait y avoir eu compétition et élimination de l'iguane des Petites Antilles par l'iguane commun, comme cela avait été suggéré par exemple par Underwood dès 1962. Par ailleurs, en se fondant uniquement sur la présence des cornes nasales et sur leur absence chez certains iguanes au sein de l'aire de répartition de rhinolopha et sur leur présence aussi bien en Amérique centrale et aux Petites Antilles de Sainte-Lucie à Grenade, Lazell (1973) a rejeté la sous-espèce rhinolopha. Toutefois, même si les cornes nasales sont présentes chez des iguanes d'Amérique du sud et des Petites Antilles et absentes chez certains iguanes d'Amérique centrale, elles n'ont pas toutes la même morphologie. De plus, il existe d'autres caractères morphologiques qui différencient les iguanes d'Amérique centrale des iguanes d'Amérique du sud et des iguanes communs endémiques des Petites Antilles.

Afin de clarifier les débats, je propose pour des raisons pratiques qui s'appuient sur les données génétiques de Malone et Davis (2004) et sur les différences morphologiques décrites dans ce travail, qui ne se résument pas à l'absence ou à la présence de cornes nasales de revenir sur la proposition de Dunn (1934) en reconnaissant les deux sous-espèces :

- iguanes du nord de l'Amérique du Sud : Iguana iguana iguana ;
- iguanes d'Amérique centrale : Iguana iguana rhinolopha.

Van Denburgh (1898) a considéré que les iguanes du Mexique appartenaient à la sous-espèce *Iguana igvana* (sic) *rhinolopha*. Smith et Taylor (1950) ont suivi cette opinion en entérinant la proposition précédente par l'appellation *Iguana iguana rhinolopha* Wiegmann.

Pour les iguanes insulaires et endémiques de Sainte-Lucie, de Saba et de Montserrat, il serait préférable de les considérer comme des lignées différentes comme le montrent les données génétiques de Malone et Davis (2004), dont le niveau taxonomique reste à préciser (Vuillaume *et al.* en préparation) ce qui permettrait de ne pas les confondre avec les iguanes invasifs. Cette opinion est partagée entre autres par Daltry (2009) et Morton (2009). Afin de tenir compte des particularités morphologiques des iguanes endémiques de Sainte-Lucie et de Saba et les différencier des iguanes communs, les caractères morphologiques particuliers de ces iguanes insulaires sont présentés et interprétés à la lumière des connaissances acquises sur l'origine des iguanes communs de Guadeloupe et du phénomène de l'hybridation (Breuil 2002; Breuil *et al.* 2010a)

# III. HISTORIQUE DE LA CONNAISSANCE DE LA SYSTÉMATIQUE DES IGUANES DANS LES ANTILLES FRANÇAISES

Duméril et Bibron (1837) ont cité la présence de l'iguane commun sous le nom d'*Iguana tuberculata* Laurenti 1768 en Martinique sur la base d'individus envoyés par Plée en 1821. Le catalogue de Plée (MS 71 III) conservé à la bibliothèque du Muséum national d'Histoire naturelle (Breuil 2002) indique : « individu de l'iguane d'Amérique : plus connu à la Martinique sous le nom de lézard vert ». Le MS 71 IV mentionne : « un iguane de la Trinité espagnole [Trinidad] empaillé (*Lacerta iguana*) de plus de 5 pieds de longueur et dans un état parfait de conservation. Un autre individu de l'iguane ordinaire de la Trinité mais d'une taille beaucoup moins considérable ». Ces trois individus sont présents dans les collections nationales sous les numéros respectifs MNHN 7481, 7482, 7484 et ne proviennent donc pas de Martinique comme cela est indiqué dans les catalogues. Visiblement, Plée n'avait pas fait la différence entre les deux espèces.

Le premier iguane commun mentionné dans l'archipel Guadeloupéen l'a été de l'îlet à Cabrit (Saintes) par Dunn (1934). Par la suite, cette espèce a été signalée de Terre-de-Haut des Saintes en 1962 et en 1964 aux îlets Pigeon au large de la côte caraïbe de la Basse-Terre par Lazell (1973). Toutefois, dans les années 50, Underwood (1962) n'a observé qu'*Iguana delicatissima* dans ces deux îlets. L'observation d'Underwood est parfaitement fiable, des iguanes communs originaires des Saintes ont été libérés dans le sud de la Basse-Terre à la fin des années 50 et ont remplacé progressivement l'iguane des Petites Antilles (Breuil *et al.* 2010a).

Des prospections réalisées aux Saintes fin 1992, à la demande du Parc National de la Guadeloupe, ont conduit à la proposition d'une compétition et d'une hybridation entre les deux espèces d'iguanes dans ces îles (Breuil *et al.* 1994; Breuil 2002). Cette hypothèse reposait d'une part sur le remplacement d'*I. delicatissima* par *I. iguana* à Terre-de-Bas et dans la partie orientale de Terre-de-Haut et d'autre part, sur la présence d'individus aux phénotypes intermédiaires entre les deux espèces. Par la suite, les prospections conduites sur la Basse-Terre ont montré, à côté de populations pures d'*I. delicatissima*, l'existence de populations où les deux espèces parentales cohabitaient avec des individus aux phénotypes intermédiaires (Breuil *et al.* 1994). Les analyses morphologiques et génétiques des iguanes de ces popu-

lations mixtes ont confirmé la réalité de l'hybridation (Day & Thorpe 1996). Ce travail reposait sur le séquençage du gène du cytochrome c qui différencie parfaitement I. delicatissima d'I. iguana par quelque 10 % de substitutions et sur l'existence d'individus possédant un génome mitochondrial d'une espèce associé au phénotype de l'autre espèce ou à un phénotype intermédiaire. Toutefois, les données originales de ce travail n'ont jamais été publiées, ce qui a conduit au rejet de l'hybridation et de la compétition comme principale menace pour l'iguane des Petites Antilles par Lorvelec et Pavis (1999). La différenciation génétique entre les deux espèces a été confirmée par la suite par Malone  $et\ al$ . (2000) sur une autre séquence mitochondriale (ND4-RNAt-Leu). Ces auteurs ont montré que tous les I. delicatissima étudiés (Dominique, Saint-Eustache, Anguilla) possèdent le même haplotype mitochondrial et que la divergence avec I. iguana est de quelque 10 %, confirmant ainsi les conclusions publiées précédemment sur la différenciation des deux espèces.

À la suite du travail de Lazell (1973) réalisé dans les années 60 sur la répartition et la morphologie des deux espèces, la seule différence reconnue entre ces taxons était la présence d'une écaille subtympanique dont la taille atteint au moins 80 % du plus grand diamètre du tympan. Le Museum of Comparative Zoology (MCZ) possède une série de 20 individus capturés aux Saintes par Noble en 1914. L'iguane MCZ 10969 a été déterminé comme *Iguana delicatissima* par Lazell (1973) et pose un problème. La présence de tubercules nucaux, le nombre et la forme des épines gulaires, la plaque subtympanique de petite taille, les caractéristiques des écailles sous-labiales et de la partie postérieure du crâne indiquent que cet individu est un iguane hybride (Fig. 3).

J'ai déterminé à partir des photographies réalisées par le MCZ les 17 iguanes restant de cette série, tous considérés dans le catalogue en ligne comme I. delicatissima à l'exception de deux individus de l'îlet à Cabrit étiquetés I. iguana. À cette époque, les Saintes (probablement Terre-de-Haut) étaient habitées par I. iguana (MCZ 10626, 10968, 10973, 10976, 10977, 10978, 10979, 10980, 10981, 10982, 10983, 10984), I. delicatissima (MCZ 10975) et des hybrides (MCZ 10969, 10972). Le seul I. delicatissima morphologiquement pur est celui illustré par Dunn (1934) qui a été monté en crâne par la suite. Ce crâne présente bien les caractéristiques exposées par Conrad et Norell (2010). Selon Dunn (1934), l'îlet à Cabrit était habité au début du XX<sup>e</sup> siècle par *I. iguana*. Les deux exemplaires (MCZ 10962-63) provenant de cet îlet sont bien des *Iguana iguana* mal déterminés dans le catalogue en ligne du MCZ, mais correctement identifiés par cet auteur. Toutefois, le spécimen MCZ 10963, un nouveau-né, pourrait être introgressé. Ces données suggèrent qu'I. delicatissima semblait déjà rare à Terre-de-Haut dès le début du XXe siècle et que l'iguane commun était déjà l'espèce dominante tout au moins dans une partie de cette île comme en atteste le nombre d'individus collectés. Toutefois, il est surprenant que Dunn n'ait mentionné qu'I. delicatissima à Terre-de-Haut (MCZ 10975) alors que la plupart des individus de cette série sont I. iguana venant de cette île qu'il n'a visiblement pas étudiés mais qui étaient enregistrés de manière erronée dans le catalogue comme I. delicatissima.

La comparaison des iguanes communs présents aux Saintes avec les iguanes de Guyane conservés au Muséum national d'Histoire naturelle n'a pas mis en évidence de différences morphologiques entre les spécimens de ces deux origines. Les iguanes communs des Saintes ne présentent pas de caractères qui pourraient faire penser à une lignée endémique comme celles qui habitent Sainte-Lucie, Montserrat ou Saba (Malone & Davis 2004). Les données historiques montrent que l'iguane commun a par la suite été introduit dans le sud de la Bas-



**Figure 3**: Iguane des Saintes MCZ R 10969 collecté par Noble en 1914. Cet iguane est illustré en noir et blanc dans l'article de Lazell (1973) et déterminé comme *Iguana delicatissima*. La présence d'une écaille subtympanique plus petite que le tympan, le faible nombre de tubercules nucaux, les 6-7 épines gulaires triangulaires, la forme et la disposition des écailles labiales et la couleur montrent que cet individu est probablement un backcross avec l'iguane des Petites Antilles.

Figure 3: Iguana MCZ R 10969 collected by Noble in 1914 in les Saintes Archipelago. This iguana was illustrated in black and white in the paper by Lazell (1973) who identified it as *Iguana delicatissima*. The presence of a subtympanic plate smaller than the tympanum, the small number of nuchal tubercles, the 6-7 triangular gular spikes, the arrangement of the sublabial scales and the colour shows that this individual is probably a backcross with a Lesser Antillean iguana.

se-Terre à la fin des années 50 (Breuil *et al.* 2010a) et de là, a envahi toute l'île et le reste de l'archipel Guadeloupéen, à l'exception, pour l'instant, de la Désirade et des îles de la Petite Terre. La parenté morphologique des iguanes communs des Saintes avec les iguanes de Guyane et l'absence de différenciation génétique (Vuillaume *et al.* en préparation) plaident pour un transport récent par l'homme. En 1852, l'ancien fort Joséphine, situé sur l'îlet à Cabrit est devenu un pénitencier jusqu'en 1905. Le Fort Napoléon construit sur Terre-de-Haut a été achevé en 1867, il a été utilisé par la suite comme une prison jusqu'en 1902. Ainsi, de nombreux bateaux venant de Guyane et notamment des îles du Salut et de Saint-Laurent du Maroni (deux des lieux du bagne) s'arrêtaient aux Saintes pour des échanges de prisonniers et repartaient vers la Guyane (Fougère 2010). Des iguanes communs ont pu être transportés, volontairement ou involontairement, de Guyane à ces occasions et se sont trouvés libres aux Saintes, notamment à l'îlet à Cabrit et à Terre-de-Haut. On peut aussi envisager que des *I. delicatissima* des Saintes soient repartis par ce même canal vers l'Amérique du Sud. En août 2000, à la suite de nombreuses éclosions d'iguane commun dans un jardin de la maison où je logeai dans le sud de la Basse-Terre, deux nouveau-nés se sont trouvés dans

mes bagages et auraient pu être transportés, à mon insu, dans une autre île. Cette observation montre clairement avec quelle facilité de jeunes iguanes sont des passagers clandestins potentiels. Par ailleurs, les Amérindiens sont connus pour transporter volontairement des iguanes vivants au cours de leurs voyages dans les Petites Antilles (Anonyme de Carpentras 1994). Des transports d'iguanes de ces îles vers le Venezuela et le plateau des Guyanes sont plausibles.

Avec la demande d'un Plan National d'Action en avril 2006 par le Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (MEDD), les études sur la compétition et l'hybridation sur les iguanes qui avaient été bloquées en Guadeloupe, ont repris (Breuil 2003). De nouvelles prospections ont été entreprises par le Groupe d'Étude et de Conservation de l'Iguane des Petites Antilles en Guadeloupe (GECIPAG). Ces prospections montrent la situation catastrophique de l'espèce dans l'archipel Guadeloupéen (Breuil et al. 2007, Breuil & Ibéné 2008a, b, Breuil et al. 2010a, 2011, obs. pers. août 2011, 2012). Elles ont permis l'observation de nombreux autres hybrides et la réalisation de biopsies pour les études génétiques. Il n'existe actuellement plus aucune population reproductrice pure d'iguane des Petites Antilles en Basse-Terre et l'espèce a complètement disparu des Saintes et très probablement de Saint-Martin et de Grande-Terre alors que Lorvelec et al. (2007) ont indiqué, sans citer de sources, la présence actuelle de cette espèce dans ces îles ce qui laisse croire qu'il existe encore des populations viables qui n'ont rien à voir avec la survie de quelques individus isolés (Breuil & Ibéné 2008b).

Par ailleurs, l'iguane commun se multiplie de plus en plus et, en cinq ans, il s'est installé à Marie-Galante, Tintamarre et Pinel (Saint-Martin), Saint-Barthélemy et Sainte-Lucie sans parler de sa prolifération sur l'ensemble de la Basse-Terre, de la Grande-Terre, de Saint-Martin et de son expansion en Martinique. Les dernières populations d'*I. delicatissima* sur la Basse-Terre connues au milieu des années 90 (Breuil 2002) sont toutes envahies par l'iguane commun et des hybrides. Le Plan National d'Action pour la sauvegarde de l'iguane des Petites Antilles est associé, à la demande du Ministère, à l'élimination de l'iguane commun, espèce reconnue invasive par le Grenelle de l'environnement. L'iguane commun fait partie des espèces les plus problématiques sur les DOM (Breuil et al. 2011) mais aussi en Floride (Krysko et al. 2007) et à Porto Rico (Lopez-Torres et al. 2011). Six ans après la demande du Ministère, aucune mesure concrète n'a été prise en Guadeloupe pour limiter son expansion. En revanche, la collectivité de Saint-Barthélemy, devenue PTOM depuis le 1er janvier 2011, qui bénéficie de son autonomie pour la gestion de l'environnement possède, depuis le 18 avril 2011, un arrêté territorial autorisant la « neutralisation » de l'iguane commun et de toutes les formes hybrides. Saint-Martin est toujours sous la juridiction de la Guadeloupe et l'iguane commun y est protégé. Les iguanes communs de Saint-Martin proviennent du commerce et sont maintenant essentiellement originaires d'Amérique centrale (Breuil 2002). Les iguanes communs présents à Saint-Barthélemy sont originaires de Saint-Martin et ont été relâchés par des particuliers dans l'île au milieu des années 2000 (Breuil et al. 2010a) voire avant comme le suggère des phénotypes montrant des traces d'introgression.

L'inertie administrative dans les Antilles françaises met à mal tous les projets de sauvegarde de l'iguane des Petites Antilles sur l'ensemble de la Caraïbe. Il est donc nécessaire de proposer aux différents gestionnaires des critères fiables pour différencier les deux espèces d'iguane, leurs hybrides et les formes insulaires endémiques. Ces critères ne peuvent se limiter à la présence ou à l'absence d'une écaille subtympanique comme trop de personnes le croient à la suite du travail de Lazell (1973). La capacité à reconnaître d'un point de vue morphologique l'espèce invasive de l'espèce locale et leurs hybrides est donc primordiale pour éviter, en ne considérant qu'un nombre restreint de caractères, voire un seul, comme au Parc Zoologique des Mamelles (Guadeloupe) qu'un individu soit mal déterminé et utilisé dans des futurs programmes de reproduction. Depuis que le Plan National d'Action a été demandé, les nombreuses prospections réalisées par le GECIPAG (Groupe d'Étude et de Conservation de l'Iguane des Petites Antilles en Guadeloupe), L'ASFA (L'Association pour la Sauvegarde et la réhabilitation de la Faune des Antilles), le MNHN (Muséum national d'Histoire naturelle) et l'UAG (Université Antilles-Guyane) ont permis de mieux appréhender la diversité morphologique des deux espèces et de leurs hybrides en Basse-Terre, en Grande-Terre et à Saint-Barthélemy. Les études de biologie des populations que je mène à Chancel depuis 1994 (Breuil 2009) et maintenant avec l'ONCFS (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage), à Petite Terre et à La Désirade avec le GECIPAG, à Saint-Barthélemy avec la Réserve Naturelle, l'association Alsophis et le groupe Iguana delicatissima de Saint-Barthélemy (IDSB) (Breuil 2011a, Le Quellec 2011a, b) ont conduit à la capture et à la caractérisation de près de 1500 iguanes des deux espèces et d'un nombre croissant d'hybrides.

La réserve naturelle de Saint-Barthélemy a inscrit dans son plan de gestion (Réserve naturelle 2008) le contrôle de la population d'iguane invasif. Depuis 2011, une vaste étude sur les iguanes a été entreprise à Saint-Barthélemy avec le soutien de la Collectivité, de la Réserve naturelle, de l'association *Alsophis* et du groupe *I. delicatissima* de Saint-Barthélemy (http://alsophis-antilles.blogspot.com/p/groupe-idsb.html). Elle a conduit au marquage de quelque 300 *I. delicatissima*, à la capture et à la neutralisation d'iguanes communs et d'hybrides, au renforcement de la population d'*I. delicatissima* de l'îlet Fourchu, à la translocation d'*Iguana delicatissima* à l'îlet Frégate et au sauvetage d'une ponte de cette espèce (Le Quellec 2011a, b, c).

Une différence fondamentale dans la situation des iguanes en Guadeloupe, en Martinique et dans les îles du Nord (Saint-Martin, Saint-Barthélemy) est l'origine des iguanes communs. En Guadeloupe et en Martinique, les iguanes à l'origine de la population invasive provennaient de Guyane alors qu'à Saint-Martin, ils sont principalement originaires d'Amérique centrale et appartiennent à un clade différent (Malone *et al.* 2000, Malone & Davis 2004) morphologiquement identifiable. Toutefois, à Fort-de-France (Martinique), il existe maintenant des iguanes d'Amérique centrale qui deviennent de plus en plus abondants et s'hybrident avec les iguanes d'Amérique du Sud introduits par le Père Pinchon dans les années 60 (Breuil, obs. pers. inédites, octobre 2011).

# IV. CARACTÈRES DIAGNOSTIQUES DES DEUX ESPÈCES DU GENRE IGUANA

L'identification correcte des espèces autochtones par rapport aux espèces allochtones est la clé de la réussite de tout programme de conservation (Powell *et al.* 2011). Les caractères que je propose pour différencier les deux espèces du genre *Iguana* et les différentes populations insulaires d'*I. iguana* (Fig. 4) sont des caractères faciles à appréhender. Ils ne nécessitent pas de mesures et ne sont pas dépendants du sexe comme le sont la taille des épines dorsales. Ils sont aussi déterminables sur des photographies. Ils ont été établis après l'étude de plus de 1500 *I. delicatissima* dans des populations actuellement pures ou qui l'ont été (Saint-Barthélemy, Basse-Terre, Désirade, Petite Terre, Martinique, Chancel, Dominique)

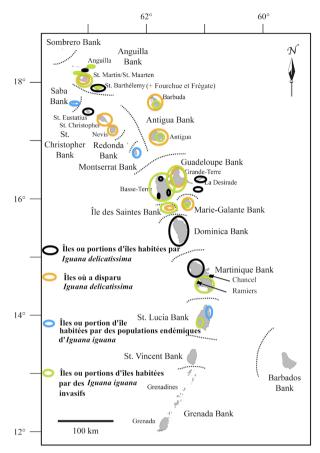


Figure 4: Répartitions actuelle et ancienne des différentes lignées d'*Iguana* dans les Petites Antilles au nord de Sainte-Lucie (Fond de carte d'après Henderson & Breuil, 2012). Les iguanes de Saint-Vincent, de Grenade et des Grenadines sont considérés comme des *Iguana iguana* autochtones. Îles ou portions d'îles habitées par *I. delicatissima* (du sud au nord): Martinique (+ Îlet à Ramiers et Îlet Chancel), Dominique, Basse-Terre (N, SE, SO), Désirade et Petite Terre, Saint-Eustache, Saint-Barthélemy + Îlet Fourchu et Anguilla. Îles ou *Iguana delicatissima* a disparu (du sud au nord): Archipel des Saintes, Grande-Terre, Antigua, Barbuda, Nevis, Saint-Christophe, îlets Bonhomme et Frégate au nord de Saint-Barthélemy, Saint-Martin. Îles habitées par des lignées endémiques d'*Iguana iguana* (du sud au nord): Sainte-Lucie, Montserrat, Saba. Îles habitées par *Iguana iguana* invasif (du sud au nord): Sainte-Lucie, Archipel des Saintes, Basse-Terre, Grande-Terre, Marie-Galante, Barbuda et Antigua (éliminé), Saint-Barthélemy (quelques individus éliminés mais pas de populations reproductrices, mais quelques hybridations), Saint-Martin, Anguilla.

Figure 4: Current and past distributions of the different lineages of *Iguana* in the Lesser Antilles north of St. Lucia (map drawing from Henderson & Breuil, 2012). Iguanas from St. Vincent, and Grenada Bank are considered as autochthonous *Iguana iguana*. Islands or part of islands inhabited by *I. delicatissima* (South to North): Martinique Bank (Ramiers + Chancel), Dominica Bank, Guadeloupe Bank (N, SE, and SW, Basse-Terre), La Désirade and Petite Terre), Saint-Barthélemy + Îlet Fourchu, and Anguilla. Islands where *I. delicatissima* disappeared (South to North): Les Saintes Bank, Marie-Galante Bank, Guadeloupe Bank (Grande-Terre), Antigua Bank (Antigua, Barbuda), St. Christopher Bank (St. Christopher, Nevis), Îlets Bonhomme and Frégate North St. Barthélemy, and St. Maarten. Islands inhabited by endemic lineages of *Iguana iguana*.

sans compter les nombreuses photographies publiées ou non d'iguanes des îles que je n'ai pas visitées comme Anguilla et Saint-Eustache. Les caractéristiques de l'iguane commun présent dans les Antilles françaises ont été confrontées aux individus originaires du continent sud-américain déposés au Muséum national d'Histoire naturelle et aux données de la littérature. Ce choix s'est imposé par le fait qu'aucun iguane d'Amérique du Sud, tout comme ceux observés dans les Antilles françaises, ne possède de cornes sur le nez à l'inverse de ceux présents à Sainte-Lucie, à Saint-Vincent, à Grenade et aux Grenadines et en Amérique centrale (Lazell 1973).

Toutefois, depuis le commencement de mes observations en 1987, la situation a évolué très vite. L'iguane commun était très localisé en Basse-Terre à la fin des années 70 (Breuil 2002). En 40 ans, il a colonisé la quasi-totalité du littoral de la Basse-Terre et de la Grande-Terre. En Martinique, les iguanes communs introduits des Saintes étaient limités au Fort Saint-Louis (Fort-de-France) jusqu'au milieu des années 90, puis ils sont partis à la conquête du sud de la Martinique (Breuil 2009, 2011b). De plus, on observe depuis une dizaine d'années en Martinique des iguanes originaires d'Amérique centrale qui proviennent d'individus échappés ou libérés de captivité. Ces iguanes se différencient des iguanes communs originaires de Guyane entre autres par une taille et une corpulence plus élevée, une plaque subtympanique proportionnellement plus grosse, un fanon proportionnellement plus grand, des écailles nasales plus ou moins développées en forme de cornes, un œil plutôt jaune et une coloration orange du corps plus ou moins soutenue chez les mâles reproducteurs. Depuis 2006, ce scénario d'invasion par des iguanes d'Amérique centrale se déroule à Sainte-Lucie où ces iguanes exogènes, libérés de captivité, prolifèrent malgré les mesures de contrôle mises en œuvre (Morton 2009, Daltry 2009). Les iguanes endémiques de Sainte-Lucie se distinguent par un



**Figure 5**: Iguane de Sainte-Lucie (*Iguana iguana* cf. *iguana*). Adultes (a mâle, b femelle) caractérisés par un corps annelé de noir, un faible nombre de tubercules nucaux, une plaque subtympanique de dimension comparable à celle du tympan, des cornes nasales, un fanon droit avec 7-8 épines triangulaires s'étendant dans sa partie inférieure, un œil marron.

Figure 5: Iguana from St Lucia (*Iguana iguana* cf. *iguana*). Adults (a male, b female) characterized by a black-ringed body, a small number of nuchal tubercles, a subtympanic plate similar in size to that of the tympanum, nasal horns, a straight dewlap with 7-8 triangular spikes extending into its lower part, and a brown eye.





**Figure 6**: Iguane noir de Saba (*Iguana iguana* cf. *iguana*). Adultes mâles (a, b) caractérisés par un corps plus ou moins noir, des tubercules nucaux nombreux et développés, une tache noire entre l'œil et le tympan, une plaque subtympanique développée, une coloration rose plus ou moins foncé et noire de la plaque subtympanique et des écailles sous-labiales un fanon noir, droit avec 8-9 épines triangulaires s'étendant dans sa partie inférieure et un œil marron foncé.

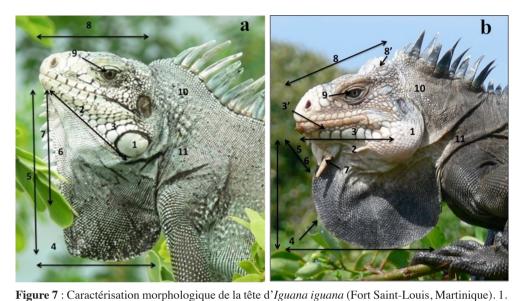
Figure 6: Black Iguana from Saba (*Iguana iguana* cf. *iguana*). Adult males (a, b) characterized by a black body, a high number of prominent nuchal tubercles, a developed subtympanic plate, a pink and black coloration of the subtympanic plate and of the scales of the cheek, a straight black dewlap with 8-9 triangular spikes extending into its lower part, and a dark brown eye.

ensemble de caractères morphologiques jamais mis en évidence avant ce travail (Fig. 5) qui les rend uniques et qui sont présentés ci-dessous. Ces différences morphologiques associées aux différences génétiques mises en évidence par Malone et Davis (2004) montrent l'originalité de ce clade qui est complètement différent de celui d'Amérique centrale. La présence de « cornes » qui les a injustement rattachés au sein du taxon *rhinolopha* apparaît comme une convergence d'autant plus que ces cornes présentent des caractéristiques différentes.

Les iguanes de Saba sont connus localement sous le nom de « Black Iguanas » (Fig. 6). Selon Malone et Davis (2004), ils appartiennent au même clade que ceux de Montserrat et du Venezuela qui forment le groupe frère de celui de Sainte-Lucie. Les caractéristiques morphologiques des iguanes de Saba sont présentées ici. Je ne dispose pas de suffisamment de données sur les iguanes de Montserrat pour en réaliser une description morphologique. Toutefois, les informations disponibles ne permettent pas de les différencier morphologiquement de ceux de Saba. Les analyses génétiques en cours sur les iguanes de ces différentes populations (Fig. 4) permettront de montrer leur parenté et de les différencier des iguanes communs continentaux.

À Saint-Martin, des iguanes communs étaient détenus dans des hôtels et au petit parc zoologique situé du côté néerlandais, mais aussi vendus (Breuil 2002). Ces iguanes communs, que j'ai observés en 1996, ont deux origines, une sud-américaine probablement à partir d'individus capturés en Guadeloupe ou au Surinam et une d'Amérique centrale à partir d'individus issus du commerce animalier. Depuis le début des années 2000, la prolifération d'un stock de quelque 120 individus échappés au cours d'un transit sur l'aéroport Princess Juliana (Breuil 2002) a modifié cette situation. Ces iguanes d'Amérique centrale ont été recapturés en partie et déplacés par la Nature Foundation de Saint-Martin du côté néerlan-

dais et ont bénéficié d'aménagements destinés à compenser la destruction de la mangrove dans laquelle ils vivaient lors de l'extension de l'aéroport (Breuil 2002, Powell & Henderson 2005). On voit là comment une initiative qui apparaissait bonne a eu des répercussions puisque ces iguanes ont envahi Saint-Martin et sont arrivés à Saint-Barthélemy. L'iguane invasif prolifère particulièrement dans la mangrove de la marina d'Anse Marcel et en d'autres points du littoral. Saint-Martin se trouve confronté à la présence d'iguanes d'Amérique centrale et d'Amérique du Sud qui sont morphologiquement identifiables. Anguilla abrite des iguanes originaires de Guadeloupe arrivés naturellement avec le cyclone Luis de 1995. Quelque 36



Plaque subtympanique. 2. Écailles sous-labiales inférieures en mosaïque. 3. Écailles sous-labiales plates. 4. Fanon à bords formant un angle droit. 5. Épines gulaires s'étendant dans la moitié inférieure du fanon. 6. Nombre d'épines gulaires > 10. 7. Épines gulaires triangulaires. 8. Dessus de la tête plat. 9. Œil marron foncé. 10. Tubercules nucaux. 11. Couleur du corps vert-gris (a). Caractérisation morphologique de la tête d'Iguana delicatissima (Petite Terre, Guadeloupe). 1. Absence de plaque subtympanique. 2. Rangée d'écailles sous-labiales ± parallèles aux écailles labiales. 3. Écailles sous-labiales bombées. 3'. Rangée d'écailles ovalaires entre les labiales et les sous-labiales. 4. Fanon à bord arrondi. 5. Épines gulaires sur la partie supérieure rectiligne du fanon. 6. Nombre d'épines gulaires < 7-8. 7. Épines gulaires coniques, longues et plus ou moins recourbées. 8. Dessus de la tête bosselé. 8'. Bosses occipitales. 9. Œil gris. 10. Absence de tubercules nucaux. 11. Couleur du corps marron-gris (b). Figure 7: Morphological features of the head of *Iguana iguana* (Fort Saint-Louis, Martinique). 1. Subtympanic plate. 2. Lower sublabial scales forming a mosaic. 3. Flat sub-labial. 4. Dewlap edges forming a right angle. 5. Gular spikes extending into the lower half of the dewlap. 6. Gular spikes > 10.7. Triangular gular spikes. 8. Top of head flat. 9. Eye chestnut brown. 10. Nuchal tubercles. 11. Body colour greenish grey (a). Morphological characterization of the head *Iguana delicatissima* (Petite Terre, Guadeloupe Island). 1. No subtympanic plate. 2. Sublabial row of scales ± parallel to the labial scales. 3. Rounded scales. 3 '. Row of oval scales between the labials and sub-labials. 4. Rounded dewlap edge. 5. Gular spikes on the straight upper edge of the dewlap. 6. Gular spikes <7-8. 7. Conical, long and more or less curved gular spikes. 8. Top of head bumpy. 8'. Occipital bumps. 9. Grey eye. 10. Lack of nuchal tubercles. 11. Body colour brownish-grey (b).

iguanes communs ont été transportés sur un radeau flottant et d'autres débris qui se sont échoués dans l'est d'Anguilla après être passés par Antigua et Barbuda (Censky et al. 1998, Breuil 1999, 2002, Hodge et al. 2011). Quelques iguanes arrivés à Anguilla ont été mesurés et marqués pour suivre le processus d'invasion (Hodge et al. 2003, 2011). Dans le sud-ouest d'Anguilla, les iguanes communs présents sont originaires du commerce animalier (Hodge et al. 2003) et sont des iguanes d'Amérique centrale. Ainsi les quelque 100-300 I. delicatissima restant à Anguilla sont entourés par des populations d'iguanes des deux origines. Il est impératif que les iguanes communs présents à Anguilla soient neutralisés sous peine de voir rapidement disparaître les derniers delicatissima. Des efforts sont actuellement réalisés en ce sens (Hodge et al. 2011).

Iguana delicatissima a probablement disparu de Saint-Martin et le dernier individu semble avoir été observé en 1996 (Breuil 2002). Powell et Henderson (2005) et Powell (2006) ont adopté ce point de vue et il a été entériné lors de la rédaction de la dernière version de la liste rouge de l'UICN (Breuil et al. 2010b). Lorvelec et al. (2007) ont considéré qu'I. delicatissima y est toujours présent, mais leur donnée est une simple reprise de celle de Breuil (2002). Par ailleurs, le plan de gestion de la réserve naturelle de Saint-Martin (Diaz & Cuzange 2009) indique la présence d'hybrides entre I. iguana et I. delicatissima. Les photographies sur lesquelles repose cette affirmation montrent que les animaux considérés comme hybrides n'en sont pas. Cette information erronée a été reprise par Legouez (2010) dans le Plan National d'Action de l'Iguane des Petites Antilles. Les caractères que je propose pour identifier les deux espèces d'iguanes à l'état adulte (Fig. 7) et leurs hybrides éviteront ce genre d'erreurs. Des prospections approfondies seraient nécessaires pour rechercher d'éventuels survivants pour une translocation d'I. delicatissima à l'îlet Tintamarre une fois que les iguanes invasifs seront retirés de cet îlet où ces iguanes communs sont toujours protégés.

#### 1. Région subtympanique

- Iguana iguana iguana: une écaille ou plaque subtympanique de grosse taille, légèrement bombée, dont le diamètre est très nettement supérieur au plus grand diamètre du tympan. Cette écaille est bordée d'un liseré noir particulièrement visible sur ses côtés supérieur et antérieur. Les côtés supérieur et antérieur de cette écaille sont entourés par une série d'écailles de taille croissance en allant vers le bas. La plus antérieure atteint parfois les deux tiers de la hauteur de la plaque subtympanique (Fig. 7a).
- *I. i. rhinolopha*: plaque subtympanique parfois plus de 3 fois la hauteur du tympan (Fig. 2).
- *I. iguana* de Sainte-Lucie : plaque subtympanique dont la hauteur aussi bien chez les mâles que les femelles correspond à environ ( $\pm$  10 %) à la hauteur du tympan (Figs 5, 8).
- *I. iguana* de Saba : plaque subtympanique un peu plus de deux fois la hauteur du tympan, noire et rose plus ou moins foncé, parfois entièrement noire (Fig. 6).
- Iguana delicatissima: plaque subtympanique absente, remplacée en arrière et en dessous de la commissure buccale par de nombreuses petites écailles de taille millimétrique disposées en rangées plus ou moins longitudinales bien visibles chez les mâles. Les écailles sous-labiales inférieures ne se prolongent pas sous le tympan (Fig. 7b). Selon Lazell (1973), la plaque subtympanique est le seul caractère qui différencie les deux espèces. L'inclusion d'hybrides (Fig. 3) et des populations endémiques insulaires de Sainte-Lucie (Figs 5, 8),

Montserrat et Saba (Fig. 6) a empêché cet auteur de détecter d'autres caractères tout aussi diagnostiques.

#### 2. Écailles sous-labiales inférieures

Cette rubrique regroupe trois caractères des écailles sous-labiales inférieures qui sont plus ou moins liés entre eux : leur disposition les unes par rapport aux autres et par rapport aux écailles labiales, leur nombre et leur taille.

- Iguana iguana iguana: mosaïque d'écailles plates, assez uniformes, partant du bord de la lèvre inférieure et s'étendant jusqu'à la limite supérieure du fanon. Écailles de plus en plus nombreuses à proximité de la plaque subtympanique. Dans la partie antérieure, de l'extrémité du museau à l'aplomb du bord antérieur de l'œil, écailles sous-labiales accolées aux écailles labiales. Trois premières écailles labiales antérieures au contact des sous-labiales, les suivantes séparées des sous-labiales par une rangée de petites écailles allongées disposées dans les espaces laissés libres à la jonction entre ces deux rangées. Cette disposition, avec l'augmentation du nombre d'écailles dans le sens antéro-postérieur, conduit à une obliquité de 30 à 40° à partir de l'horizontal de la limite entre ces écailles et celles du fanon (Fig. 7a).
- *I. i. rhinolopha* : comme chez *I. i. iguana*, l'obliquité est plus importante en raison de la grande taille de la plaque subtympanique notamment chez les mâles (Fig. 2).
- *Iguana iguana* de Sainte-Lucie : mosaïque d'écailles plutôt allongées et de plus en plus nombreuses, 2 voire 3 écailles de diamètre faiblement décroissant en avant de la plaque subtympanique. Cette disposition conduit à une obliquité d'environ 20° (Figs 5, 8).
- *I. iguana* de Saba : mosaïque d'écailles allongées à circulaires rose pâle, rose foncé voire entièrement noires. Écailles en avant de la plaque subtympanique disposées par deux l'une au-dessus de l'autre. L'obliquité est d'environ 20-25° (Fig. 6).
- Iguana delicatissima: une série d'écailles sous-labiales bombées et plus ou moins isodiamétriques, formant une rangée parallèle aux écailles labiales. Nombre: 7-8, rarement 9, 10 ou 11; séparées des écailles labiales par une ou deux lignes de petites écailles bombées de forme plutôt ovalaire. Chez certains individus de Saint-Barthélemy, les 1-3 écailles labiales antérieures sont directement au contact des sous-labiales. Chez certains individus, à partir de l'aplomb de l'œil, ces écailles isodiamétriques sont remplacées par des écailles bombées dont le diamètre est compris entre la moitié et le tiers du diamètre des écailles plus antérieures. Quand ce type d'écailles plus petites est présent, elles sont plus nombreuses et correspondent aux valeurs supérieures (9, 10, 11). Rangées d'écailles labiales et sous-labiales pratiquement parallèles, toutefois en fonction du nombre de petites écailles disposées entre ces deux rangées, apparition d'une très légère obliquité chez quelques individus (Fig. 7b).

#### 3. Forme et disposition des écailles sous-labiales

- *Iguana iguana iguana*: écailles sous-labiales plates, plus ou moins hexagonales, disposées en mosaïque avec les bords souvent marqués d'un liseré noir (Fig. 7a).
- *Iguana iguana rhinolopha* : écailles sous-labiales de forme et de taille variable (Fig. 2).
- *Iguana iguana* de Sainte-Lucie : écailles sous-labiales plus allongées que chez les autres *iguana*, plates ou légèrement bombées, juxtaposées ou légèrement chevauchantes. Chez la plupart des individus pas de liserés noirs sur le bord de ces écailles et quand ils en possèdent, le dépôt des pigments est moins uniforme que chez les autres *iguana* (Figs 5, 8).

- *I. iguana* de Saba : écailles sous-labiales allongées, plus ou moins hexagonales avec la partie antérieure noire et la partie postérieure plus ou moins rose (Fig. 6).
- *Iguana delicatissima* : écailles sous-labiales bombées, isodiamétriques et alignées (Fig. 7b).

#### 4. Forme et taille du fanon

- *Iguana iguana iguana*: fanon de grande taille dont le bord antérieur rectiligne porte les épines gulaires. À son extrémité inférieur, bord antérieur plus ou moins arrondi; bord antérieur et bord inférieur du fanon formant un angle plus ou moins droit (Fig. 7a).
- *I. i. rhinolopha* : fanon encore plus grand que chez *I. i iguana* (Fig. 2) et dont la partie inférieure est souvent très arrondie.
- *Iguana iguana* de Sainte-Lucie : fanon à bord antérieur rectiligne, mais chez certains individus, partie supérieure du bord du fanon rectiligne et partie inférieure courbée, noir chez les individus âgés (Figs 5, 8).
- *I. iguana* de Saba : fanon à bord antérieur rectiligne, bord inférieur rectiligne ou arrondi, noir chez les individus âgés (Fig. 6).
- *Iguana delicatissima*: fanon à bord antérieur rectiligne et oblique sur environ le tiers supérieur qui porte les épines gulaires, les deux tiers inférieurs formant un arrondi dépourvu d'épines (Fig. 7b).

#### 5. Localisation des épines gulaires

- *Iguana iguana iguana* : épines gulaires sur le bord antérieur du fanon jusque dans la moitié inférieure (Fig. 7a).
- *I. i. rhinolopha* : épines gulaires sur le bord antérieur du fanon jusque dans la moitié inférieure (Fig. 2).
- *Iguana iguana* de Sainte-Lucie : épines gulaires s'étendant dans la partie supérieure de la moitié inférieure du fanon (Figs 5, 8).
- *Iguana iguana* de **Saba** : épines gulaires s'étendant dans la partie supérieure de la moitié inférieure du fanon (Fig. 6).
- *Iguana delicatissima*: épines gulaires que sur le bord rectiligne du fanon, rarement au-delà de la jonction avec le bord arrondi (Fig. 7b) à l'exception de certains individus de Saint-Barthélemy et de Basse-Terre.

# 6. Nombre des épines gulaires

Il existe des difficultés pour dénombrer les épines gulaires. Les plus petites dans la partie supérieure du fanon au niveau du menton n'excèdent pas 2 mm mais leur position et leur forme en général permettent de les identifier comme telles et de les comptabiliser.

- *Iguana iguana iguana* : au moins 10 épines gulaires parfaitement identifiables de taille moyenne à grande (Fig. 7a).
- *I. i. rhinolopha*: au moins 10 épines gulaires parfaitement identifiables de taille moyenne à grande (Fig. 2).
- *Iguana iguana* de Sainte-Lucie : 7 épines gulaires de taille moyenne à grande et dans la partie supérieure du fanon une ou deux toutes petites (Figs 5, 8).
  - Iguana iguana de Saba: 8-10 épines gulaires de taille moyenne (Fig. 6).

• *Iguana delicatissima*: souvent moins de 6 épines gulaires de taille moyenne à grande (Fig. 7b).

Les valeurs données par Lazell (1973) pour ce caractère sont de 7-22 pour *I. iguana* et de 4-10 pour *I. delicatissima*. Toutefois, selon cet auteur, ces valeurs reflètent aussi la difficulté à dénombrer les épines gulaires. Mes comptages ne recoupent pas ceux de Lazell. En effet, la population d'iguane de Sainte-Lucie que Lazell considère être *I. iguana* se caractérise par un nombre d'épines gulaires de 7. De même, certains individus des Saintes considérés par Lazell (1973) comme *I. delicatissima* sont des hybrides (Fig. 3) et donc Lazell a introduit dans la variabilité de chaque espèce les caractéristiques de ces hybrides et des populations insulaires autochtones rattachées à *I. iguana* comme celle de Sainte-Lucie ou de Saba. Ainsi, en ne considérant le nombre d'épines gulaires que dans les populations de *delicatissima* qui ne sont pas au contact d'*I. iguana*, on ne compte pas plus de 6 épines de taille moyenne à grande, exceptionnellement 7 ou 8 si l'on considère les petites. Les populations de Saint-Barthélemy et de Basse-Terre se distinguent, chez certains individus, par la présence d'épines dont la plus inférieure est parfois sur la partie supérieure arrondie du fanon.

#### 7. Forme des épines gulaires

La forme de ces épines change avec l'âge ce qui rend parfois les comparaisons difficiles.

- *Iguana iguana iguana*: épines gulaires triangulaires, plutôt aplaties, parfois fusionnées à la base et parfois légèrement recourbées en crochet (Fig. 7a).
- *I. i. rhinolopha*: épines gulaires triangulaires, plutôt aplaties, parfois fusionnées à la base et parfois recourbées en crochet, souvent plus longues chez les mâles que chez *iguana*.
- *Iguana iguana* de Sainte-Lucie : épines gulaires triangulaires plates parfois légèrement en crochet, relativement allongées, assez hétérogènes (Figs 5, 8).
- *Iguana iguana* de Saba : épines gulaires triangulaires plates et relativement courtes (Fig. 6).
- *Iguana delicatissima*: épines gulaires plus allongées, plus coniques et plus fines. Caractères d'autant plus marqués que l'individu est un mâle âgé. Épines plutôt triangulaires chez les jeunes (Fig. 7b).

#### 8. Forme de la tête

- *Iguana iguana iguana*: tête plate et allongée. Vue de profil, l'arcade sourcilière formant une légère bosse par rapport à la base du crâne et au museau qui sont plats (Fig. 7a).
- *I. i. rhinolopha*: comme chez *I. i. iguana*, mais joues plus grosses chez les mâles (Fig. 2).
- Iguana iguana de Sainte-Lucie : tête plutôt courte qui ressemble plus à celle d'I. delicatissima, quelques rares tubercules sur la tête non développés en bosses occipitales (Figs 5, 8).
- *Iguana iguana* de Saba : comme chez *I. i. iguana*, peut-être plus plate et plus allongée (Fig. 6).
- Iguana delicatissima: bosse occipitale constituée par des écailles plus ou moins pointues et tuberculeuses. Présente chez les deux sexes, mais particulièrement développée chez les mâles. Vue de profil, trois ondulations: bosse occipitale, arcade sourcilière et museau (Fig. 7b).

Les études ostéologiques (Conrad & Norell 2010) ont montré que le crâne d'*I. delicatissima* est plus court que le crâne d'*I. iguana*. Chez *I. iguana*, l'os frontal est pratiquement dans le prolongement de l'os nasal alors que chez *I. delicatissima*, il plonge avec un angle d'environ 130°.

#### 9. Couleur de l'œil

- Iguana iguana iguana : œil marron (Fig. 7a).
- I. i. rhinolopha: œil jaune, jaune-orangé, plus ou moins foncé (Fig. 2).
- I. iguana de Sainte-Lucie : œil marron foncé (Fig. 5).
- Iguana iguana de Saba : œil marron clair (Fig. 6).
- Iguana delicatissima: œil gris plus ou moins foncé (Fig. 7b).

#### 10. Tubercules nucaux

- *Iguana iguana iguana*: tubercules (écailles coniques) sur le haut du cou. Tubercules plus ou moins développés gris vert et plus ou moins abondants, particulièrement bien marqués chez les mâles âgés. Il existe une certaine variabilité dans ce caractère qui demanderait une quantification plus précise (Fig. 7a).
- *I. i. rhinolopha*: tubercules plus nombreux et nettement plus proéminents qu'*I. i. igua-na*, ce caractère est assez variable tout comme sa couleur (Fig. 2).
- *Iguana iguana* de Sainte-Lucie : petit nombre de tubercules nucaux de petite dimension vert, vert gris (Figs 5, 8).
- *Iguana iguana* de Saba : tubercules très proéminents souvent regroupés en lignes parallèles à l'axe du corps, généralement blanc ou gris devenant partiellement noirs chez les individus mélaniques (Fig. 6).
  - Iguana delicatissima: dépourvu de tubercules nucaux (Fig. 7b).

#### 11. Couleur du corps en vie

- Iguana iguana iguana: couleur variable où le vert gris moucheté domine aussi bien chez les mâles que les femelles (Fig. 7a). Bandes verticales plus ou moins prononcées marquant le corps de certains individus alors que d'autres possèdent un phénotype en tapis (Lazell 1973). Couleur globale dépendant de la proportion de la couleur des différentes écailles. Les individus gris-vert possèdent des écailles de cette couleur et les marques foncées sur le corps ou les anneaux de la queue correspondent à des plages d'écailles noires. Individus vert pomme, tout comme les jeunes, possèdent des écailles de cette couleur.
- *I. i. rhinolopha*: couleur variable, mais les mâles reproducteur affichent souvent une coloration jaune orangé plus ou moins soutenue (Fig. 2).
- *Iguana iguana* de Sainte-Lucie : 6 bandes noires sur le tronc d'autant plus marquées que l'individu est âgé (Fig. 5a). Bandes les plus postérieures ramifiées du côté dorsal. Couleur vert pomme chez les nouveau-nés et les jeunes avec des bandes déjà visibles ; en vieillissant individus vert gris entre les bandes.
- *I. iguana* de Saba: avec l'âge, tendance au mélanisme plus ou moins prononcée. La couleur noir apparaît d'abord sur la tête, puis le fanon, les membres antérieurs, puis les postérieurs et enfin le corps. La présence des motifs en tapis est souvent visible sous la coloration noire. Tache noire entre l'œil et le tympan chez les adultes. Certains individus entièrement

noirs. Écailles labiales, sous labiales, plaque subtympanique, épines gulaires rose plus ou moins foncé et noires (Fig. 6).

• Iguana delicatissima: dimorphisme plus ou moins prononcé de coloration. Les jeunes des deux sexes sont vert pomme et deviennent plus ou moins marron avec l'âge. Mâles âgés marron foncé uni, plus ou moins grisâtres (Fig. 7b). Femelles devenant avec l'âge, d'un vert plus sombre progressivement envahi par des plaques marron. Couleur verte due à des écailles vert pomme et les plages marron à des écailles de cette couleur. I. delicatissima ne possède pas de marques sur le corps. Les individus âgés ont perdu leur couleur verte d'origine et sont donc unis.

L'iguane de Saba a été observé par Lazell (1973) à environ 800 m d'altitude en forêt humide. Son habitat semble être essentiellement les falaises de l'île exposées au sud où sont installées les principales populations de l'île. Ces iguanes vivent essentiellement dans les rochers. L'île de Saba est souvent dans les nuages et sous la pluie et les températures sont relativement fraîches. J'ai observé en octobre des iguanes sortir de leurs cachettes dès 5 h 45 du matin et se chauffer avec les premiers rayons du soleil. Dans ce type de milieu, la couleur noire est une adaptation qui favorise une augmentation rapide de la température corporelle.

## 12. Couleur de la queue

- Iguana iguana iguana: queue annelée de noir (Fig. 2).
- I. i. rhinolopha: queue annelée de noir (Fig. 2).
- Iguana iguana de Sainte-Lucie : queue annelée de noir (Fig. 5a).
- *I. iguana* de Saba : queue annelée de noir mais anneaux se fondant dans la mélanisation de la queue (Fig. 6).
- *Iguana delicatissima* : pas de queue annelée. Elle est unie et passe, avec l'âge, du vert au marron à partir de l'extrémité postérieure (7b).

#### 13. Anatomie de la queue

- *Iguana iguana iguana*: autotomie et queue proportionnellement plus longue (environ 3/4 de la longueur totale) que celle d'*I. delicatissima*, queue autotomisable.
  - *I. i. rhinolopha* : comme chez *I. i. iguana*, queue autotomisable.
- Iguana iguana de Sainte-Lucie : queue autotomisable, pas de données sur la proportion caudale.
- *I. iguana* de Saba : queue autotomisable, pas de données significatives sur la proportion caudale.
- *Iguana delicatissima*: pas d'autonomie caudale, queue comptant pour environ les deux tiers de la longueur caudale.

J'ai attrapé des centaines d'iguanes des Petites Antilles que ce soit par la base ou l'extrémité de la queue et je n'ai jamais vu un iguane de cette espèce qui a laissé sa queue dans mes mains. L'Anonyme de Carpentras (1994) mentionne que les Indiens attrapent les iguanes « d'une main par la queue et de l'autre leur saisissent le col ». Quand ils veulent les manger, ils font un bon feu et « prennent le lézard par le bout de la queue... il ne fait que tournoyer et se hausser vers sa queue..., il continue ainsi à se démener jusqu'à ce qu'il soit mort ». Quand un iguane des Petites Antilles est pris par la queue sur une branche ou dans un trou, il essaie d'avancer en s'agrippant au substrat pour se dégager ; au sol, il se retourne pour mordre. La queue semble moins utilisée comme fouet chez *I. delicatissima* quand l'animal est acculé

alors que son usage est très fréquent chez *I. iguana*. En revanche, chez *I. iguana* l'autotomie caudale est un phénomène connu par les terrariophiles et qui s'observe dans la nature quand on saisit cet animal par cet appendice. Un iguane commun saisi par la queue la laisse dans la gueule de son prédateur ou du chasseur qui essaie de l'attraper. Par ailleurs, en mangrove, les modes de fuite entre les deux espèces sont différents. *I. iguana* se laisse le plus souvent tomber et s'enfuit en nageant sous l'eau. Ce type de comportement est aussi rapporté par Jelski *in* Daszkiewicz et de Massary (2008). En revanche, *I. delicatissima* a tendance à monter le plus haut possible dans son arbre ou à en changer et ne plonge pas bien qu'il ait de bonnes capacités natatoires mais inférieures à celles *d'I. iguana* (Breuil 2002) peut-être en raison d'une queue plus courte.

L'autotomie caudale repose sur la présence d'un plan de clivage au sein des vertèbres. Il est intéressant de noter que les iguanes terrestres (*Conolophus*) et marins (*Amblyrhynchus*) des Galapagos, comme les iguanes du genre *Brachylophus* des Fidji et Tonga ont perdu leur plan de clivage tout comme *I. delicatissima* (Frost & Etheridge 1989) et sont donc incapables d'autotomie. Cette différence entre les deux espèces du genre *Iguana* pourrait trouver son explication dans l'absence de prédateurs naturels susceptibles d'attraper un iguane par la queue. La perte de ce caractère augmenterait la probabilité de survie par rapport à sa conservation. Les *Iguana iguana* de Sainte-Lucie, Saba et Montserrat qui sont sans doute d'arrivée plus récente dans les Petites Antilles qu'*Iguana delicatissima* présentent une queue autotomisable.

#### 14. Longueur et poids

I. iguana est nettement plus grand et plus gros qu'I. delicatissima. Le plus gros mâle delicatissima capturé en Guadeloupe pesait 3,150 kg pour une taille de 141,5 cm. À Saint-Barthélemy, le plus gros mâle mesuré atteignait 3,740 kg pour 41 cm de longueur corporelle et 121,5 cm de longueur totale. Lazell (1973) a mentionné un individu collecté à la Dominique de plus de 5 pieds (> 150 cm) et a indiqué avoir observé des individus sans doute plus grands à Terre-de-Bas des Saintes. La taille et le poids des I. delicatissima sont très variables selon les populations. Par exemple, les mâles de Terre-de-Bas de Petite Terre mesurent 26,5 cm de longueur corporelle pour un poids de quelque 750 g (n = 45) alors que ceux de Saint-Barthélemy pèsent 2030 g pour une longueur de 34,1 cm (n = 34). Les quelque 1500 iguanes des Petites Antilles actuellement équipés de transpondeurs dans les Antilles françaises depuis 2006 dans le cadre du Plan National d'Action (Association le Gaïac-GECIPAG, Réserve Naturelle de Saint-Barthélemy, ONCFS de Martinique) pour sauver cette espèce apporteront, sur le long terme, entre autres des précisions sur la longévité et la croissance de cette espèce. Les marquages au fanon réalisés en 1997 à Chancel (Martinique) et en 2000-01 à Saint-Barthélemy montrent que cette espèce possède une longévité supérieure à 18 ans, mais que les tailles et les poids atteints dans les différentes populations sont très variables pour un même âge.

Les plus gros mâles *I. iguana rhinolopha* dépassent largement 7 kg pour des tailles supérieures à 1,80 m. Les données publiées sont encore fragmentaires pour les iguanes endémiques de Sainte-Lucie et de Saba. Le plus gros mâle connu de Sainte-Lucie (Fig. 5) mesure 1,60 m pour un poids supérieur à 5 kg (Morton 2009).



**Figure 8**: Iguane de Sainte-Lucie (*Iguana iguana* cf. *iguana*) (MNHN 2362 collecté par Bonnecourt en 1850-51) montrant les cornes nasales, la petite plaque subtympanique, les 7 épines gulaires et les tubercules nucaux peu nombreux et de petite taille.

Figure 8: Iguana from St Lucia (*Iguana iguana* cf. *iguana*) (MNHN 2362 collected by Bonnecourt in 1850-51) showing the nasal horns, the small subtympanic plate, the 7 gular spikes, and the low number of small nuchal tubercles.

#### 15. Cornes nasales

Je traite de ce caractère à la fin en raison de ses particularités et de la signification qui lui a été accordée. La présence de cornes a été considérée comme un des seuls caractères identifiant le taxon *rhinolopha* décrit originellement du Mexique (Fig. 2). À la suite de la découverte de la population de Sainte-Lucie par Bonnecourt (Fig. 8), Duméril et Duméril (1851) et Boulenger (1885) ont inclus cette population insulaire dans ce taxon. Lazell a rejeté ce taxon en raison de l'incohérence de la variation du caractère « cornes » et à sa présence aussi bien en Amérique centrale, en Amérique du Sud et dans les Petites Antilles au sud de Sainte-Lucie.

- Iguana iguana iguana: pas de cornes nasales (Fig. 7a).
- *I. i. rhinolopha*: 2 à 5 cornes nasales aplaties à la base dans le sens antéro-postérieur et alignées selon le plan de symétrie. La taille de ces écailles varie selon l'âge et le sexe (Fig. 2), elles sont parfois absentes.
- *Iguana iguana* de Sainte-Lucie : cornes au nombre de 2 à 4, souvent élargies à la base, situées postérieurement à l'écaille rostrale ; chez certains individus une ou deux écailles latérales transformées aussi en petites cornes (Figs 5, 8).
  - Iguana iguana de Saba : pas de cornes nasales (Fig. 6).
  - Iguana delicatissima: pas de cornes nasales (Fig. 7b).

**Tableau I**: Comparaison des phénotypes des différentes populations d'*Iguana iguana*,. Table I: Comparison of the phenotypes from different *Iguana iguana* populations.

	<i>Iguana i. iguana</i> Amérique du Sud (Guyane)	<i>Iguana i. rhinolopha</i> Amérique centrale	Iguana iguana (Saba)	Iguana iguana (Sainte-Lucie)
1. Région subtympanique	Plaque subtympanique (PST) de grande taille × 2 tympan, entourée d'un cercle noir	Plaque subtympanique de grande taille 2,5 à 3 × tympan entourée d'un cercle noir	Plaque subtympanique de grande taille x 2-2,5 tympan, rose et noire	Plaque subtympanique de la taille du tympan ± 10%
2. Écailles sous-labiales postérieures	Écailles en mosaïque formant un arc de cercle autour de la plaque, ou écaille de taille légèrement inférieure à la PST	Écailles en mosaïque formant un arc de cercle autour de la plaque, ou écaille de taille légèrement inférieure à la PST	3-5 paires d'écailles roses et noires de taille comparable devant la plaque subtympanique	2 voire 3 écailles de taille décroissante en avant de la PST; pas de couronne d'écailles autour de la PST
3. Forme des écailles labiales et sous-labiales	Écailles labiales et sous-labiales plates et juxtaposées	Écailles labiales et sous-labiales plates, juxtaposées, parfois éloignées par la taille des bajoues	Écailles labiales et sous-labiales plates et juxtaposées	Écailles labiales et sous-labiales plates se chevauchant légèrement
3'. Disposition des écailles Iabiales et sous-Iabiales	Rangées d'écailles labiales non séparées de la mosaïque des sous- labiales par des petites écailles allongées sur toute la longueur	Rangées d'écailles labiales non séparées de la mosaïque des sous-labiales par des petites écailles allongées sur toute la longueur	Rangées d'écailles labiales non séparées de la mosaïque des sous- labiales par des petites écailles allongées sur toute la longueur	Labiales séparées des sous-labiales par une rangée d'écailles polyédriques allongées
4. Forme du fanon	Bord antérieur rectiligne, Bord inférieur plus ou moins rectiligne	Fanon de plus grande taille, bord inférieur souvent arrondi	Bord antérieur rectiligne, Bord inférieur plus ou moins rectiligne	Extrémité antérieure ± arrondie
5. Localisation des épines gulaires	% supérieur	% supérieur	% supérieur	% supérieur
6. Couleur du fanon	Même couleur que le corps, mais certains individus avec une partie inférieure noire	Même couleur que le corps, vert, orange, gris	Noire	De verte à noire

	Iguana i. iguana	odeologida i osomol		
	Amérique du Sud (Guyane)	iguana I. rninolopna Amérique centrale	Iguana iguana (Saba)	iguana iguana (Sainte-Lucie)
7. Nombre d'épines gulaires de taille moyenne à grande	٧ ا	٧١ م	တ Vi	2
8. Forme des épines gulaires	Plates, courtes et triangulaires	Plates, courtes et triangulaires	Plates, courtes et triangulaires	Plates, triangulaires, en crochet
9. Forme de la tête	Plate	Plate et allongée	Plate et allongée	Courte et relativement plate
10. Couleur de l'œil (iris)	Marron	Jaune, orange	Gris-marron	Marron foncé
11. Tubercules nucaux	Abondants et proéminents	Abondants et très proéminents	Abondants et proéminents	Petits et peu nombreux
12. Écailles nasales	Pas de cornes	2 à 4 cornes plates, triangulaires et généralement droites	Pas de cornes	Cornes de section plutôt ovalaires, souvent courbées, 2 à 4 dans le plan, 1 ou 2 paires latérales petites et pas toujours présentes
13. Couleur du corps (adulte)	Gris, vert ± foncé, uni, avec des bandes, des motifs en tapis	Vert, gris, mâles orange en rut	Vert gris chez les adultes avec un mélanisme parfois complet, tache noire entre l'œil et le tympan	Bandes noires sur le corps d'autant plus marquées que l'individu est âgé et mâle. Vert pomme à vert gris avec l'âge
14. Couleur des épines dorsales	Vert gris, ± foncé	Généralement jaune à orange chez les mâles en rut	De gris-vert clair à totalement noire	Même couleur que le corps vert à vert gris, orange clair à l'extrémité
15. Taille des épines dorsales	Haute	Très haute	Moyennement haute	Très haute
16. Longueur totale maximale des adultes	> 150	> 180	Données insuffisantes	> 150
17. Poids maximal des adultes	> 5 kg	> 7 kg	Données insuffisantes	> 5 kg

#### 16. Couleur et taille des épines dorsales

Selon Duméril et Bibron (1837), le nombre moins élevé d'épines dorsales, la présence de cornes et des écailles dorsales proportionnellement plus hautes sont les seuls critères qui différencient *Iguana rhinolopha* d'*Iguana iguana*.

- Iguana iguana iguana: verts, gris vert, taille moyenne (Fig. 7a).
- *I. i. rhinolopha* : gris vert, souvent orange chez les mâles reproducteurs, taille élevée (Fig. 2).
- *Iguana iguana* de Sainte-Lucie : vert jaune, gris vert, orange chez les mâles adultes, taille élevée (Fig. 5).
- *Iguana iguana* de Saba : rose, grise, gris foncé à noire, taille moyennement élevée (Fig. 6).
- *Iguana delicatissima* : gris bleuté plus ou moins foncé, taille inférieure à celle des autres taxons (Fig. 7b).

Le tableau I récapitule les caractères des différentes populations d'Iguana iguana.

# V. PHÉNOTYPES DES HYBRIDES

Tout iguane présent dans des populations où I. delicatissima et I. iguana ont été identifiés d'après les caractères diagnostiques exposés ci-dessus est présumé hybride sur la base de son phénotype s'il possède des caractères intermédiaires entre les deux espèces parentales et/ ou une mosaïque de caractères des deux espèces parentales. Quand on considère l'ensemble des populations hybrides et l'ensemble des caractères, on note une grande diversité de phénotypes qui m'a fait suggérer, dès 2000 (Breuil 2000, 2002), la possibilité que les hybrides soient fertiles et qu'ils soient au moins capables de se croiser en retour avec l'une des deux espèces parentales. Certains individus possèdent un phénotype intermédiaire pour tous les caractères alors que d'autres individus présentent un phénotype global d'une des espèces et quelques caractères plus ou moins prononcés de l'autre. La première catégorie suggère que ces individus sont des hybrides F1 (Fig. 9). La seconde catégorie correspond soit à des hybrides F2, F3 soit à des rétrocroisements (backcross) successifs (Figs 10, 11). Le tableau II récapitule les caractères diagnostiques des deux espèces et les phénotypes des hybrides supposés F1. Toutefois, les différences dans les phénotypes des deux espèces parentales et le sens des croisements ont sans doute une influence sur le phénotype des hybrides qu'il n'est pas pour l'instant possible de quantifier. Les hybrides décrits correspondent à ceux de Basse-Terre, Grande-Terre et des Saintes, autrement dit à des croisements entre l'iguane des Petites Antilles et l'iguane commun de Guyane. Les hybrides de Saint-Barthélemy comprennent des individus qui proviennent de l'hybridation entre I. delicatissima et des iguanes d'Amérique du Sud et/ou d'Amérique centrale.

#### 1. Région subtympanique : plaque subtympanique vs petites écailles

- **Hybride F1**: plaque subtympanique atteignant 1 à 2 fois la hauteur du tympan. La taille de cette plaque est associée au dimorphisme sexuel et à l'âge (Fig. 9).
- **Hybride post F1**: plaque sub-tympanique de la taille de celle d'*I. iguana*, inférieure à la hauteur du tympan, parfois située légèrement en avant de l'aplomb du tympan, ou petites écaille comme chez *delicatissima* (Figs 10, 11).

**Tableau II**: Comparaison des phénotypes d'*Iguana i. iguana*, d'*Iguana delicatissima* et de leurs hybrides F1. Table II: Comparison of the phenotypes of *Iguana i. iguana, Iguana delicatissima* and their F1 hybrids.

	Iguana i. iguana	Iguana delicatissima	Hybrides F1
1. Région subtympanique	Plaque subtympanique de grande taille	Grand nombre d'écailles millimétriques	Plaque subtympanique peut-être légèrement plus petite que chez <i>iguana</i> et parfois placée légèrement en avant du tympan
2. Écailles sous-labiales postérieures	Écailles en mosaïque	Écailles sous-labiales ± fractionnées	3 ou 4 écailles sous-labiales postérieures ± alignées ± grosses
3. Forme des écailles labiales et sous-labiales	Écailles labiales et sous-labiales plates	Écailles labiales et sous-labiales bombées	Écailles labiales et sous-labiales ± bombées
3'. Disposition des écailles labiales et sous-labiales	Rangées d'écailles labiales au contact des sous-labiales	Rangée d'écailles sous-labiales ± isodiamétriques séparées des labiales par des petites écailles allongées	Rangée ± isodiamétrique d'écailles sous- labiales plus ou moins séparées des écailles labiales par de petites écailles allongées
4. Forme du fanon	Bord antérieur rectiligne	Bord antérieur rectiligne dans la partie supérieure, arrondi dans la partie inférieure	Intermédiaire, la séparation entre la partie rectiligne et la partie arrondie est moins marquée
5. Localisation des épines gulaires	Trois quarts supérieurs	Quart supérieur dans la partie rectiligne, rarement 1 ou 2 à la jonction avec la partie arrondie	Moitié supérieure, indépendamment de la forme du bord antérieur
6. Nombre d'épines gulaires	> 10	< 7	8-9
7. Forme des épines gulaires	Plates, courtes et triangulaires	± coniques et longues	Triangulaires, plus ou moins plates et longues
8. Forme de la tête	Plate	Bossue	± Bossue
9. Couleur de l'œil (iris)	Marron	Gris	Gris-marron ± foncé
10. Tubercules nucaux	Abondants et proéminents	Absents	Moins nombreux et plus petits
11. Couleur du corps (adulte)	Gris, vert ± foncé, uni, avec des bandes, des motifs en tapis	Marron, $\pm$ vert, gris-marron chez les individus âgés	Beige, orange ± rouge
12. Couleur de la queue	Annelée de noir	Unie comme le corps, devenant marron avec l'âge à partir de l'extrémité postérieure	Anneaux noirs estompés + couleur du corps orange, beige
12'. Autotomie de la queue	Autotomie	Pas d'autotomie	
13. Longueur totale maximale des adultes	> 150 cm	< 150 cm	Intermédiaire
14. Poids des adultes	> 5 kg	< 3,74 kg	Intermédiaire



 $\label{eq:Figure 9} \textbf{Figure 9}: Hybrides (a, b: Basse-Terre, c: Saint-Barthélemy, d: Grande-Terre,) présentant pour tous les caractères diagnostiques un phénotype intermédiaire entre les deux espèces. Tous ces individus sont probablement des hybrides F1. Voir texte et figure 7.$ 

Figure 9: Hybrids (a and b: Basse-Terre, c: Saint-Barthélemy, d: Grande-Terre), with all the diagnostic characters in an intermediate state between the two species. All these individuals are probably F1 hybrids. See text and figure 7.

#### 2. Écailles sous-labiales : mosaïque vs rangée d'écailles isodiamétriques

Dans la région à l'aplomb de la zone comprise entre le tympan et l'œil :



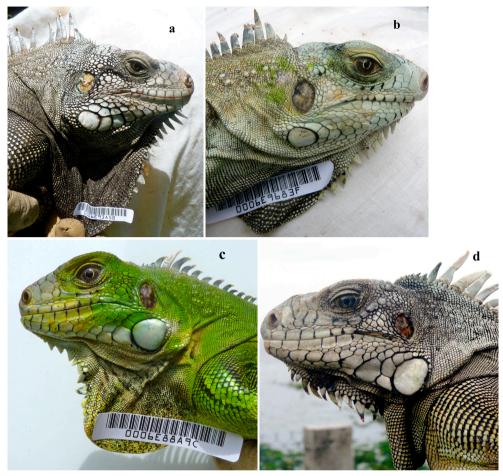
**Figure 10**: Iguanes hybrides (a, b, c: Basse-Terre, d: Grande-Terre), présentant un phénotype global *delicatissima* mais aussi des caractères intermédiaires et de l'une ou l'autre espèce. Ces iguanes sont soit des F2 soit des backcross avec *Iguana delicatissima*. Voir texte et figure 7.

Figure 10: Iguanas hybrids (a, b, c: Basse-Terre, d: Grande-Terre), with a overall *delicatissima* phenotype but also intermediate characters and a mix of characters of both species These iguanas are either F2 or backcrosses of *Iguana delicatissima*. See text and figure 7.

- **Hybrides F1**: trois écailles, voire quatre, plus ou moins isodiamétriques dans le prolongement de la plaque subtympanique (Fig. 9). Écailles surplombées par une série de 4-5 écailles allongées jusqu'à l'aplomb du bord antérieur de l'œil. Disposition ressemblant à celle de l'iguane de Sainte-Lucie (Fig. 5)
- **Hybrides post F1** : forme et disposition extrêmement variables allant du type *iguana* au type *delicatissima* (Figs 10, 11).

Dans la région à l'aplomb de la zone comprise entre l'œil et la narine :

• **Hybride F1**: rangée d'écailles sous-labiales plus ou moins isodiamétriques, avec parfois deux plus petites l'une sur l'autre (Fig. 9).



**Figure 11**: Iguanes hybrides (a, b: Grande-Terre, c, d: Basse-Terre) présentant un phénotype global *iguana* mais aussi des caractères intermédiaires et de l'une ou l'autre espèce. Ces iguanes sont soit des F2 soit des backcross avec *Iguana iguana*. Voir texte et figure 7.

Figure 11: Hybrid iguanas (a, b: Grande-Terre, c, d: Basse-Terre) with an overall *iguana* phenotype but also intermediate characters and/or a mix of characters of both species. These iguanas are either F2 or backcrosses of *Iguana iguana*. See text and figure 7.

• **Hybrides post F1** : forme et disposition extrêmement variables allant du type *iguana* au type *delicatissima* (Figs 10, 11).

#### 3. Forme des écailles sous-labiales : plate vs bombée

- Hybrides F1 : écailles sous-labiales légèrement bombées (Fig. 9).
- **Hybrides post F1** : forme et disposition extrêmement variables allant du type *iguana* au type *delicatissima* (Figs 10, 11).

# 3'. Disposition des écailles sous-labiales et des labiales : contact direct vs séparation

Cette région s'étend de l'œil à l'écaille mentonnière.

- **Hybrides F1** : écailles fines et plates s'insérant entre les labiales et sous-labiales (Fig. 9).
- **Hybrides post F1** : forme et disposition extrêmement variables allant du type *iguana* (contact) au type *delicatissima* (ligne d'écailles allongées et bombées) (Figs 10, 11).

#### 4. Forme du fanon : rectiligne vs arrondi

- **Hybrides F1**: fanon plus ou moins concave (Fig. 9).
- **Hybrides post F1** : forme et disposition extrêmement variables allant du type *iguana* (bord antérieur rectiligne) au type *delicatissima* (arrondi) (Figs 10, 11).

# 5. Localisation des épines gulaires : tout le bord antérieur du fanon vs partie supérieure

- Hybride F1 : moitié supérieure.
- **Hybride Post F1** : disposition extrêmement variable allant du type *iguana* (jusque dans la moitié inférieure) au type *delicatissima* (tiers supérieur) (Figs 10, 11).

## 6. Nombre d'épines gulaires : > 10 vs < 7

- **Hybride F1**: 8-9 (Fig. 9)
- **Hybride Post F1**: nombre compris entre 7 (*delicatissima*) et plus de 10 (*iguana*) (Figs 10, 11).

### 7. Forme des épines gulaires : triangulaires et courtes vs coniques et allongées

- Hybride F1: épines, triangulaires, allongées et plates (Fig. 9).
- **Hybride Post F1**: forme extrêmement variable allant du type *iguana* (triangulaire courte) au type *delicatissima* (coniques et allongées). Tendance à la fusion des épines triangulaires à base large. Les différents types se rencontrent sur le même fanon (Figs 10, 11).

#### 8. Forme de la tête : plate vs bossue

- **Hybride F1** : tête allongée généralement plate (Fig. 9).
- **Hybride Post F1**: tête plus ou moins allongée et plate (type *iguana*), court avec des bosses proéminentes (type *delicatissima*), ou allongée avec des bosses occipitales plus ou moins proéminentes (Figs 10, 11).

#### 9. Couleur de l'iris en vie : marron vs gris

- **Hybride F1**: intermédiaire entre le marron et le gris (Fig. 9).
- **Hybride Post F1**: extrêmement variable (Fig. 10, 11).

Une tendance au jaune orangé quand un des parents est un *I. i. rhinolopha*.

#### 10. Tubercules nucaux : présent vs absent

- Hybride F1: intermédiaire en taille et en nombre entre les deux espèces (Fig. 9).
- **Hybride Post F1**: de la quasi absence (type *delicatissima*) à un nombre et une taille élevée de type *iguana* (Figs 10, 11).

#### 11. Couleur en vie : gris, gris-vert vs vert marron

- **Hybride F1** : généralement beige (Fig. 9), plus ou moins foncé, parfois un peu orangé couleur uniforme.
- **Hybride Post F1**: beige, orangée, rougeâtre, marron, vert, couleur uniforme, présence de motifs en tapis exceptionnelle (Figs 10, 11).

Les individus beige, orangés ou rougeâtres possèdent des écailles de cette couleur. Ces couleurs correspondent à un état intermédiaire entre des écailles vert-gris ou vertes des *I. iguana* et des écailles marron plus ou moins foncées des *I. delicatissima*.

La couleur verte des écailles est due à la présence d'un pigment jaune orangé de type caroténoïde dont les effets se combinent avec une couleur physique bleue provenant de la diffraction de la lumière sur certaines structures tégumentaires. Les couleurs intermédiaires proviennent de la combinaison des pigments jaune-orangé avec des proportions plus ou moins importantes de mélanine (marron). Les individus aux phénotypes parentaux proviennent vraisemblablement de recombinaisons.

#### 12. Caractéristiques de la queue : annelée vs unie

- **Hybrides F1**: anneaux noirs estompés, couleur des autres anneaux conforme à celle du reste du corps, autotomie.
- Hybrides post F1: anneaux sombres bien marqués en alternance avec des anneaux orangés ou beige ou queue unie dans la partie postérieure et des anneaux sombres estompés dans la partie antérieure. Ce patron de coloration peut être plus ou moins masqué par la progression de la coloration marron de l'extrémité postérieure de la queue vers le cloaque au cours du vieillissement.

# VI. DISCUSSION

La caractérisation morphologique des iguanes de phénotypes intermédiaires montre que la détermination morphologique des hybrides ne repose pas sur un seul critère, mais est fondée sur plus d'une quinzaine de caractères facilement repérables à la jumelle ou sur photographies. Ainsi, il est possible d'établir sur le terrain, en utilisant l'ensemble de ces caractéristiques, la composition d'une population pour les différentes catégories de phénotypes (*I. iguana*, *I. delicatissima*, hybride F1, F2 et backcross) sans qu'il soit nécessaire de capturer tous les individus qui, dans certains milieux, sont inaccessibles. Par exemple, les individus des figures 9a, 10a et 11d proviennent de la même population de la côte ouest de la Basse-Terre où les deux espèces parentales sont présentes ; il en est de même des individus 9b et 10a originaires du nord de la Basse-Terre. Les individus 9d, 10d et 11a et b habitent une mangrove de la Grande-Terre mais où *I. delicatissima* n'a pas été revu depuis le début des années 2000.

D'une manière théorique, l'haplotype mitochondrial indique quelle espèce est la mère d'un hybride. Ainsi, dans des populations d'*Iguana iguana* comme celles des Saintes, de Guadeloupe continentale ou de Martinique, si l'échantillonnage est suffisamment important, il est possible de trouver la trace de ces hybridations anciennes sous la forme d'un haplotype mitochondrial de *delicatissima* voire d'un allèle d'un gène nucléaire ou de microsatellites diagnostiques, alors que le phénotype ne montre plus trace de caractères de *delicatissima*.

L'utilisation de gènes nucléaires ou de microsatellites démontre l'hybridation à partir du moment où, pour les gènes et les microsatellites considérés, chaque espèce possède son propre haplotype. Un individu qui apparaît double hétérozygote pour deux gènes nucléaires est peut-être homozygote pour un troisième qui n'a pas été séquencé. Ainsi, les gènes nucléaires n'identifient de manière certaine que les hybrides post-F1. En effet, un gène nucléaire homozygote associé à un autre gène nucléaire hétérozygote ou la présence de plusieurs gènes nucléaires homozygotes d'une espèce associés à l'ADN mitochondrial de l'autre espèce indique un croisement post-F1 (F2 ou backcross). En revanche, l'homozygotie des gènes nucléaires en conformité avec l'haplotype mitochondrial ne permet pas d'affirmer que l'individu est un représentant pur de l'une ou l'autre espèce en raison des recombinaisons chromosomiques au cours de la formation des gamètes. C'est pour cela que l'analyse des fragments de restriction pour différencier les deux espèces et les hybrides comme cela a été proposé dans le Plan National d'Action (Legouez 2010) est réellement insuffisante pour distinguer les différentes catégories d'individus. Par exemple, un accouplement entre un mâle delicatissima et une femelle F1 dont la mère était delicatissima a une chance sur quatre de donner un individu entièrement delicatissima pour les trois gènes étudiés. L'utilisation de microsatellites (Valette et al. 2012) devrait clarifier le statut des hybrides en liaison avec l'étude morphologique et préciser les relations entre les différentes populations d'Iguana delicatissima et d'Iguana iguana sur l'ensemble des Petites Antilles en relation avec leurs origines continentales.

La morphologie fournit des données d'accès facile, plus nombreuses et moins coûteuses que les données génétiques. En supposant que les caractères morphologiques identifiés présentent un déterminisme monogénique à deux allèles, qu'ils soient génétiquement indépendants et qu'ils ne s'influencent pas entre eux, leur utilisation diminue la probabilité qu'un hybride post-F1 soit reconnu comme appartenant à l'une ou l'autre espèce. Avec 15 caractères, en raison des brassages chromosomiques au cours de la méiose, il y a 16 384 (2<sup>15</sup>) gamètes théoriquement possibles chez un hybride F1. En considérant un accouplement d'un hybride avec une des espèces parentales, il y a autant de génotypes possibles que de gamètes théoriques produits par cet hybride. Ainsi, un individu qui apparaît comme appartenant à l'une ou l'autre espèce en utilisant un faible nombre de caractères diagnostiques ou qui présente une morphologie globale d'une espèce peut se révéler être introgressé par l'étude d'un nombre plus important de caractères morphologiques (Figs 10, 11).

Il est donc trop restrictif de considérer que seule la « génétique » est en mesure d'indiquer qu'un individu est hybride. Une telle attitude a prévalu en Guadeloupe depuis la proposition de l'hybridation entre les deux espèces et a conduit à l'absence de mesures de protection de l'iguane des Petites Antilles. Un individu hétérozygote à un locus diagnostique est un hybride alors qu'un individu homozygote pour quelques loci nucléaires étudiés ne l'est pas obligatoirement. Les analyses génétiques en cours (gènes nucléaires, gènes mitochondriaux, microsatellites) confirment l'hybridation et la fertilité des hybrides et rendent compte de la grande diversité des phénotypes observés. Cette hybridation introgressive conduit à la disparition d'une espèce et à la modification du patrimoine génétique de l'autre (Allendorf *et al.* 2001).

La taille et la corpulence des hybrides F1 et des iguanes issus de croisements en retour, la surreprésentation des croisements mâles I.  $iguana \times$  femelle I. delicatissima (Vuillaume et al. en préparation) montrent que les barrières reproductives liées à la parade nuptiale sont quasiment inexistantes. Les nombreuses différences morphologiques entre les deux espèces sont

particulièrement exposées par les mâles au cours de leurs séquences de parade ou de défense de leurs territoires et l'importante différenciation génétique (Malone *et al.* 2000) n'ont pas conduit à l'isolement reproducteur de ces deux espèces mises en contact par l'Homme.

L'iguane commun est une espèce qui habite toute l'Amérique centrale et l'Amérique du Sud au nord du 25e parallèle à l'exception des Andes. Il est présent aussi naturellement dans de nombreuses îles des Petites Antilles, soit une superficie totale de plus de 10 millions de kilomètres carrés. Compte tenu de la taille de l'espèce et de la difficulté de collecter de nombreux échantillons, aucune étude sur la morphologie de cette espèce couvrant l'ensemble de son aire de répartition n'a pu être réalisée sur un nombre suffisant de spécimens. Faute d'études, un consensus s'est établi depuis Lazell (1973) pour considérer que le genre Iguana ne comprend que deux espèces monotypiques, I. delicatissima et I. iguana. La meilleure connaissance des iguanes insulaires des Petites Antilles, les travaux de génétique, l'hybridation et les multiples invasions qui menacent les populations locales montrent la nécessité de clarifier le statut taxonomique des différentes lignées insulaires et continentales afin d'éviter de se retrouver à protéger certaines populations et à éliminer d'autres populations de la même espèce monotypique comme c'est le cas à Sainte-Lucie ou comme cela risque d'être le cas pour d'autres îles (Saba, Montserrat, Curaçao,...). On voit là comment des conclusions erronées ont conduit à la protection de l'iguane commun en Guadeloupe en 1989 et que ce statut de protection, toujours en vigueur, conduit à la disparition de l'iguane des Petites Antilles.

Remerciements – Je remercie les membres du Groupe d'Études et de Conservation de l'Iguane des Petites Antilles en Guadeloupe (GECIPAG), du groupe *Iguana delicatissima* de Saint-Barthélemy (IDSB), les associations L'ASFA, le Gaïac et *Alsophis*, la DEAL de Guadeloupe, la Réserve naturelle de Petite Terre, l'ONF, le PNRM, l'ONCFS, la DEAL, le Musée Pinchon et le Conseil régional de Martinique, les réserves naturelles de Saint-Barthélemy et de Saint-Martin, la Collectivité de Saint-Barthélemy, les hôtels le Toiny et Village de Saint-Jean, le Parc National et l'association Sea and Learn de Saba, Matthew Morton (Sainte-Lucie) du Durell Wildlife Conservation Trust de Jersey et les différents personnes qui m'ont soutenu dans ce travail depuis près de 20 ans. Je remercie Jonathan Woodward du MCZ d'Harvard pour avoir pris le temps de réaliser les nombreuses photographies qui m'ont permis la détermination des premiers iguanes capturés aux Saintes. Mes remerciements vont également à I. Ineich, P. David, C.-P. Blanc, J-C. de Massary, O. Pauwels et Claude Pieau pour leurs remarques pertinentes et constructives qui ont contribué à rendre ce travail plus pertinent.

# RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIOUES

Allendorf F.W., Leary R.B, Spruel P. & Wenburg K.J. 2001 – The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *TREE*, 16: 613-622.

Anonyme de Carpentras 1994 – Un flibustier français dans la mer des Antilles en 1618-1620, présenté par J.-P. Moreau. Payot et Rivages, Paris, 317 p.

Besler B. 1616 – Fasciculus rariorum et aspectu dignorum varii generis quae collegit et suis impensis aeri ad vivum incidi curavit atque evulgavit, Nuremberg, 31 p. http://num-scd-ulp.u-strasbg.fr:8080/81/

Boulenger G.A. 1885 – Catalogue of the lizards in the British Museum. Trustees, London, Vol. 2 (ed. 2). i-xiii, 492 p., pl. I-XXXII.

Breuil M. 1999 - Editorial. West Indian Iguana Special Group Newsl., 2(1): 4.

Breuil M. 2000 – Taxon Reports: Lesser Antilles *Iguana delicatissima* and *Iguana iguana*, Hybridization in the Guadeloupean Archipelago. *West Indian Iguana Special Group Newsl.*, 3(2): 13-15.

Breuil M. 2002 – Histoire naturelle des Amphibiens et Reptiles terrestres de l'Archipel guadeloupéen. Guadeloupe et dépendances, Saint-Martin, Saint-Barthélemy. Patrimoines naturels IEGB, SPN MNHN, 54: 1-339.

Breuil M. 2003 – In the footsteps of French Naturalists, a « Battle » of Iguanas and « Improvments » in Biodiversity. *In*: Henderson R.W. & Powell R. (éds). Islands and the Sea: Essays on Herpetological Exploration in the West Indies, pp. 255-270. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Ithaca (New York). Contributions to Herpetology, volume 20.

Breuil M. 2009 - The herpetofauna of Martinique: Past, Present, Future. Appl. Herpetol., 6: 123-149.

Breuil M. 2011a – Saint-Barth, un milieu fragile à la biodiversité élevé. *Tropical Saint-Barth*, 2011: 37-47.

Breuil M. 2011b – The terrestrial fauna of Martinique: Past, Present, Future + addendum. *In*: Hailey A., Wilson B.S. & Horrocks J.A., éds. Conservation of Caribbean Island Herpetofaunas, Vol. 2 Regional Accounts of the West Indies: Conservation Biology and the Wider Caribbean, pp. 311-338. Leiden, Brill

Breuil M. & Ibéné B. 2008a – Les Hylidés envahissants dans les Antilles françaises et le peuplement batrachologique naturel. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 125: 41-67.

Breuil, M. & Ibéné, B. 2008b — Droit de réponse. Bull. Soc. Herp. Fr., 128: 49-52.

Breuil M., Day M. & Thiebot B. 1994 – L'iguane antillais (*Iguana delicatissima*), une espèce en voie de régression. *Le Courrier de la Nature*, 143: 16-17.

Breuil M., Guiougou F. & Ibéné B. 2007 – Taxon report: Lesser Antillean Iguana (*Iguana delicatissima*). *Iguana Special Group Newsl.*, 10(2): 15-17.

Breuil M., Guiougou F., Questel K. & Ibéné B. 2010a (2009) – Modifications du peuplement herpétologique dans les Antilles françaises. Disparitions et espèces allochtones. 2° partie : Reptiles. *Le Courrier de la Nature*, 251: 36-43.

Breuil M., Day M & Knapp C. 2010b – *Iguana delicatissima*. *In*: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. http://www.iucnredlist.org.

Breuil M., Guiougou F., Questel K. & Ibéné B. 2011 – *Iguana iguana*. Les vertébrés terrestres introduits en outre-mer et leurs impacts. Guide illustré des principales espèces envahissantes. Comité français de l'UICN-ONCFS, France: 82-83.

Censky E.J., Hodge K. & Dudley J. 1998 – Overwater dispersal of lizards due to hurricanes. *Nature*, 395: 556.

Conrad J.L & Norell M.A. 2010 – Cranial Autapomorphies in Two Species of *Iguana* (Iguanidae: Squamata). *J. Herpetol.*, 44: 307-312.

Cuvier G. 1816 – Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Tome II contenant les reptiles, les poissons, les mollusques et les annélides. Déterville, Paris, T.2: 18 p. + 532 p.

Cuvier G. 1829 – Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Nouvelle édition revue et augmentée. Tome II. Déterville, Paris. 121 p.

Daltry J.C. 2009 – The status and management of Saint Lucia's forest reptiles and amphibians. Technical Report No. 2 to the National Forest Demarcation and Bio-Physical Resource Inventory Project, FCG International Ltd, Helsinki, Finland. 129 p.

Daszkiewicz P. & Massary (de) J.-C. 2008 – L'herpétofaune de la Guyane française à travers les mémoires de Konstanty Jelsky de 1865 à 1869. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 125: 5-31.

Day M.L. & Thorpe R.S. 1996 – Population Differentiation of *Iguana delicatissima* and *I. iguana* in the Lesser Antilles. *In*: Powell R. & Henderson R.W. (éds), Contributions to West Indian Herpetology. A Tribute to Albert Schwartz. Contributions to Herpetology, vol. 12. Soc. Stud. Amph. Rept., New York: 136-137.

Day M.L., Breuil M. & Reichling S. 2000 (1999) – Lesser Antillean iguana : *Iguana delicatissima. In:* Alberts A. (éd.), West Indian Iguanas. Status Survey and Conservation Action Plan, pp. 62-67. IUCN/SSC West Indian Iguana Specialist Group, Gland, Confédération Helvétique et Cambridge UK, .

Diaz N. & Cuzange P.-A. 2009 – Plan de gestion de la réserve naturelle nationale de Saint-Martin et des sites du conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres. CELRL, DIREN Guadeloupe, RN Saint-Martin. 310 p.

Duméril A.-M.-C. & Bibron G. 1837 – Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles. T. IV. Paris, Lib. encycl. Roret. 572 p.

Duméril A.-M.-C. & Duméril A.H.A. 1851 – Catalogue méthodique de la collection des Reptiles du Muséum national d'Histoire naturelle. Gide et Baudry, Paris. 224 p.

Dunn E.R. 1934 – Notes on *Iguana*. *Copeia*, 1934: 1-4.

Du Tertre J.-B. – 1667. Histoire générale des Antilles habitées par les François. T.1 contenant tout ce qui s'est passé dans l'établissement des colonies françaises. T. 2 contenant l'histoire naturelle. Paris, Thomas Jolly, T.1. i-xxiv + 1-596, cartes et figures T.2. 1-xvi + 1-539, cartes et figures.

Fougère E. 2010 – La prison coloniale en Guadeloupe (îlet à Cabrit, 1852-1905). Ibis rouge Éditions, Matouri, Guyane. 128 p.

Frost D.R. & Etheridge R. 1989 – A Phylogenetic Analysis and Taxonomy of Iguanian Lizards (Reptilia: Squamata). *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.*, 81: 1-65.

Henderson R. & Breuil M. 2012 – Island Lists of West Indian Amphibians and Reptiles: Lesser Antilles. *In*: Powell R. & Henderson R. (éds), Island Lists of West Indian Amphibians and Reptiles. *Bull. Flor. Nat. Hist. Mus.*, 51(2): 148-159.

Hodge K.V.D., Censky E.J. & Powell R. 2003 – The Reptiles and Amphibians of Anguilla. British West Indies. The Valley, Anguilla National Trust. 72 p.

Hodge K.V.D., Powell R. & Censky E.J. 2011 – Conserving the herpetofauna of Anguilla. *In*: Hailey A., Wilson B.S. & Horrocks J.A. (éds), Conservation of Caribbean Island Herpetofaunas, Vol. 2 Regional Accounts of the West Indies: Conservation Biology and the Wider Caribbean, pp. 2-13. Leiden, Brill.

Krysko K.L, Enge K.M., Donlan E.M., Seitz J.C. & Golden E.A. 2007 – Distribution, Natural History, and Impacts of the introduced Iguana (*Iguana iguana*) in Florida. *Iguana*, 14: 143-151.

Lacepède B.G.E., 1788 – Histoire naturelle des Quadrupèdes ovipares et des Serpents. T. I. Paris, Imprimerie du Roi, Hôtel de Thou, 1-651 + Pls I-XLI + tabl.

Laurenti J.N. 1768 – Specimen Medicum Exhibens Synopsis Reptilium. Vienna, Joan. Thom, 215 p., 5 pls ht.

Lazell J.D.1973 - The Lizard Genus *Iguana* in the Lesser Antilles. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 145: 1-28.

Legouez C. 2010 – Plan national d'actions de l'iguane des petites Antilles (*Iguana delicatissima*) 2010-2015. Ministère de l'écologie, du développement durable, des Transports et du Logement, Direction régionale de l'environnement Martinique, cellule Martinique de l'ONCFS Antilles françaises. 137 p.

Le Quellec J. 2011a – Mission Iguane. Lettre de la RN de Saint-Barthélemy, Mai 2011: 1-4.

Le Quellec J. 2011b – Mission Iguane 2011. Lettre de la RN de Saint-Barthélemy, Août 2011: 1-5.

Le Quellec J. 2011c – Carnets des naissances. *Lettre de la RN de Saint-Barthélemy*, Novembre 2011: 1-2.

Linnaeus C. 1758 – Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum characteribus, differentiis, synonymus, locis. T.1. Editio decimata reformata. Laurentii Salvii, Holmiae. 4 + 824 p.

Lochner J.H. & Lochner M.F. 1716 – Rariora Musei Besleriani Quae Olim Basilius & Michael Rupertus Besleri Collegerunt. Norimbergae (Nuremberg) pas d'éditeur, 12 p + 112 p + 40 p.

López-Torres A.L., Claudio-Hernández H.J., Rodríguez-Gómez C.A., Longo A.V. & Joglar R.L. 2011 – Green iguanas (*Iguana iguana*) in Puerto Rico: is it time for management? *Biol. Inv.*, doi 10.1007/s10530-011-0057-0.

Lorvelec O. & Pavis C. 1999 – L'iguane des Petites Antilles. Poster Direction Régionale de l'Environnement de Guadeloupe - Association pour l'Étude des Vertébrés des Antilles.

Lorvelec O., Pascal M., Pavis C. & Feldmann P. 2007 – Amphibians and Reptiles of the French West Indies: Inventories, Threats and Conservation. *Appl. Herpetol.*, 4: 131-161.

Malone C.L. & Davis S.K. 2004 – Genetic contributions to Caribbean iguana conservation. *In*: Alberts A.C., Carter R.L., Hayes W.K. & Martins E.P. (éds), Iguanas: Biology and Conservation, pp. 45-57. University of California Press, US.

Malone C.L., Wheeler T., Taylor J.F. & Davis S.K. 2000 – Phylogeography of the Caribbean rock iguana (*Cyclura*): Implications for conservation and insights on the biogeographic history of the West Indies. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 17: 269-279.

Merrem B. 1820 – Versuch eines Systems der Amphibien. Tentamen Systematis Amphibiorum. Marburg: Johann Christian Krieger, xv + 188 doubles pages + Index, 1 pl.

Morton M.N. 2009 – Management of critical species on Saint Lucia. Technical Report No. 13 to the National Forest Demarcation and Bio-Physical Resource Inventory Project, FCG International Ltd, Helsinki, Finland. 99 p.

Pasachnik S.A., Breuil M. & Powell R. 2006 – Iguana delicatissima. Cat. Am. Amph. Rept, 811: 1-14.

Powell, R. 2006 – Conservation of the herpetofauna on the Dutch Windward Islands: St. Eustatius, Saba, and St. Maarten. *Appl. Herpetol.*, 3: 293-306.

Powell R. & Henderson R.W. 2005 – Conservation status of Lesser Antillean reptiles. *Iguana*, 12: 62-77

Powell R., Henderson R.W., Farmer M.C., Breuil M., Echternacht A.C., Van Buurt G., Romagosa C. M. & Perry G. 2011 – Introduced amphibians and reptiles in the greater Caribbean: Patterns and conservation implications. IN: Hailey A., Wilson B.S. & Horrocks J.A. (éds), Conservation of Caribbean Island Herpetofaunas, Vol. 1: Conservation Biology and the Wider Caribbean, pp. 63-143. Leiden, Brill.

Réserve naturelle 2008 – Plan de Gestion de la réserve naturelle de Saint-Barthélemy 2010-2014. Évaluation PG 2004-2008. Description-Gestion. Réserve naturelle de Saint-Barthélemy-Caraïbes Aqua Conseil. 133 p.

Seba A. 1734 – Description exacte des principales curiosités naturelles du magnifique cabinet d'Albert Seba. *Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio, et icononibus artificiosissimis...* Janssonio-Waesbergios, & J. Weststenium, & Gul. Smith., Amsterdam, 32 p., 178 p., pls I-CXI.

Sloane H. 1707-1725 – A voyage to the islands Madera, Barbados, Nieves, S. Christophers and Jamaïca with the natural history of the Herbs and Trees, Four-footed Beasts, Fishes, Birds, Insects, Reptiles etc. of the last of those islands... Vol. I, 590 p., Vol. II, 636 p., Londres Brit. Mus., London.

Underwood G. 1962 - Reptiles of the Eastern Caribbean. Caribb. Affairs (N. S.), 1: 1-192.

Van Denburgh J. 1898 (1897) – Reptiles from Sonora, Sinaloa and Jalisco with the description of a new species of *Sceloropus. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 1897: 460-464.

Wiegmann A.F.A 1834 – Herpetologica mexicana, seu Descriptio Amphibiorum Nova Hispaniae. Berolini: Vol. 1, vi + 54 p.

Manuscrit accepté le 6 décembre 2012



Iguanes de Saba (mâle à gauche et femelle à droite) sur une falaise s'exposant au soleil dès les premières lueurs du jour. Photo : M. Breuil.

Black Iguanas from Saba (Male on the left, female on the righ) on a cliff sunbathing since the first lights of the day. Picture: M. Breuil.



Îlet Fourchu (Saint-Barthélemy) habité par une population importante d'*Iguana delicatissima* dans les années 1960, réduite à quelques individus à la suite du surpâturage (Photographie prise en 2001). Photo: M. Breuil.

Ilet Fourchu (St Barts) inhabited by a huge *Iguana delicatissima* population in the Sixties that fell to a few individuals due to overgrazing by goats (Picture taken in 2001). Picture: M. Breuil.

# Présence suspectée du tricot rayé à lèvres jaunes Laticauda colubrina (Schneider, 1799) (Elapidae, Laticaudinae) à Wallis et Futuna

par

Harold HEATWOLE(1) & François BRISCHOUX(2)

(1) Department of Biology North Carolina State University Raleigh, NC 27695-7617, USA halfh@ncsu.edu

(2) Centre d'Études Biologiques de Chizé CEBC-CNRS UPR 1934 79360 Villiers-en-Bois françois.brischoux@gmail.com

**Résumé** – Le tricot rayé à lèvres jaunes (*Laticauda colubrina*) est distribué très largement de l'Est de l'océan Indien à l'Ouest de l'océan Pacifique. Cet article présente une observation d'un individu de *L. colubrina* à l'Ouest d'Alofi à Wallis et Futuna, un archipel où la présence de tricots rayés était inconnue. Si cette observation pourrait significativement étendre l'aire de répartition connue du tricot rayé à lèvre jaune, la mention d'un seul individu ne permet pas pour l'heure de conclure à l'existence d'une population viable de cette espèce à Wallis et Futuna. D'autres observations seront nécessaires afin de vérifier et de valider la présence d'une population reproductrice de *L. colubrina* à Wallis et Futuna.

Mots clés: serpents marins, répartition, Wallis et Futuna, tricot rayé, Laticauda colubrina.

Summary – Distributional Record for the Yellow-Lipped Sea Krait, Laticauda colubrina (Schneider, 1799) (Elapidae, Laticaudinae) in Wallis and Futuna. The yellow-lipped sea krait (Laticauda colubrina) is widely distributed across Eastern Indian and Western Pacific Oceans. This article presents an observation of an individual L. colubrina West of Alofi, in the French territory of Wallis and Futuna Islands. To date, L. colubrina was unknown from this archipelago. This observational record could significantly increase the known distribution of the yellow-lipped sea krait. However, the observation of a single individual cannot confirm the presence of a viable population of this species at Wallis and Futuna. Therefore, other observations are required to confirm the presence of a reproductive population of L. colubrina in Wallis and Futuna.

**Key-words**: sea snakes, distribution, Wallis and Futuna, sea krait, *Laticauda colubrina*.

### I. INTRODUCTION

Le genre *Laticauda* Laurenti, 1768 (Elapidae, Laticaudinae) comprend trois complexes d'espèces (Cogger *et al.* 1987). Chaque complexe est constitué d'une espèce très largement répandue dans les archipels et les îles des océans Indien (oriental) et Pacifique (Ouest), et d'une espèce (parfois plus) dont la répartition est beaucoup plus localisée au sein de la même zone (voir Cogger *et al.* 1987, Heatwole *et al.* 2005, Cogger & Heatwole 2006, pour la répartition détaillée de ces espèces). Ces trois groupes sont (1) le complexe *L. semifasciata* 

(Reinwardt, 1837) avec *L. semifasciata* (réparti largement) et *L. schistorhyncha* (Günther, 1874; restreint à Niue), (2) le complexe *L. laticaudata* (Linnaeus, 1758) avec *L. laticaudata* (distribué largement) et *L. crockeri* (Slevin, 1934; restreint au Lac Te-Nggano, Île Rennel, Archipel des Salomon), et (3) le complexe *L. colubrina*, avec *L. colubrina* (Schneider, 1799; distribué largement, Fig. 1), *L. saintgironsi* (Cogger et Heatwole, 2006; restreint à la Nouvelle Calédonie), *L. frontalis* (de Vis, 1905; restreint au Vanuatu et aux Îles Loyautés), et *L. guineai* (Heatwole, Busack et Cogger, 2005; restreint au Sud de la Papouasie-Nouvelle Guinée). Ce court article présente une observation anecdotique de *L. colubrina* susceptible de modifier sa répartition actuelle.

### II. MATÉRIEL ET MÉTHODE

Heatwole *et al.* (2005) ont fourni une description détaillée de la répartition des tricots rayés du complexe *Laticauda colubrina*. *Laticauda colubrina* est présent des îles du golfe du Bengale à travers la péninsule Malaise et l'Indonésie, jusqu'à la Nouvelle Guinée, les îles

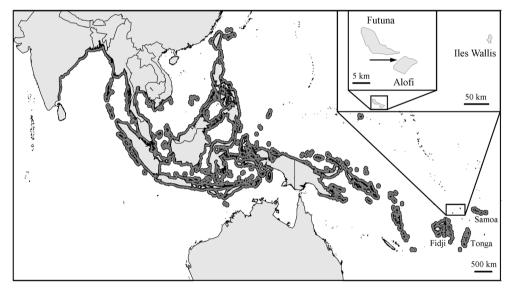


Figure 1 : Carte de répartition de *Laticauda colubrina* (IUCN 2010). Les terres émergées apparaissent en gris clair, et la répartition côtière de *L. colubrina* apparaît en gris foncé. Les deux encarts « zooment » sur Wallis et Futuna (situé au Nord-Est des îles Fidji et à l'Ouest des îles Samoa), et sur les Îles Horn (Futuna et Alofi). La flèche indique la zone ou HH a observé *L. colubrina*. Notez que cette carte de l'UICN contient un certain nombre de localités erronées quant à la distribution de *Laticauda colubrina*. Par exemple : Samoa, Inde continentale et une grande partie du rivage de la péninsule Indo-Chinoise. Une carte corrigée est en préparation.

Figure 1: Distribution map of *Laticauda colubrina* (IUCN 2010). Light grey areas represent emergent land, and dark grey areas represent the costal distribution of *L. colubrina*. The inserts show close-ups of Wallis and Futuna (North-East of Fiji and West of Samoa), and of Horn islands (Futuna and Alofi). The site where *L. colubrina* was observed by HH is shown by an arrow. Note that this IUCN map includes a number of erroneous localities as part of the range of *Laticauda colubrina*, e.g., Samoa, continental India, and much of the shore of the Indo-Chinese Peninsula. A corrected map is in preparation.

Salomon, le Vanuatu, les Fidji et les Tonga à l'Est; et vers le nord à travers les Philippines et Taiwan jusqu'à l'archipel des Ryukyu au sud du Japon (Fig. 1).

Un spécimen conservé au Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin (spécimen n°9139; examiné par HH) et collecté par Hibner a pour origine « Futuna ». On connaît deux îles dénommées Futuna dans le Pacifique Sud-Ouest (Anonyme 1992). L'une, également nommée Erronan, est située à l'Est de Tanna au Vanuatu ; et l'autre est la plus grande des Îles Horn faisant partie de la Collectivité d'Outre-Mer française de Wallis et Futuna (Anonyme 1992) (Fig. 1). Ceci illustre bien l'importance de fournir les données les plus détaillées (i.e., coordonnées GPS) lors de la collecte d'un spécimen. En effet, si ce spécimen a été collecté sur l'île de Futuna au Vanuatu, sa provenance s'insère parfaitement dans la répartition connue de *L. colubrina* (Heatwole *et al.* 2005 ; Fig. 1). Cependant, si ce spécimen provient de l'île de Futuna située dans le groupe Wallis et Futuna, il représenterait une extension vers le Nord-Est de la répartition de cette espèce de 250 km par rapport aux Fidji, et d'un petit plus par rapport à Niuafo'ou aux Tonga (Fig. 1).

# III. RÉSULTATS

En 1984, l'un d'entre nous (HH) et Harold Cogger (herpétologue australien) ont mené une expédition à Wallis et Futuna spécifiquement à la recherche de populations de tricots rayés. Un spécimen conservé par un habitant et présumé être un serpent marin était en fait un poisson-serpent (*Myrichthys colubrinus*), une espèce de poisson (famille des Ophichthidae) qui présente un patron de coloration semblable à celui des *Laticauda* (Randall 2005). Il n'a été trouvé aucune autre preuve de la présence du genre *Laticauda* à Futuna, et il fut alors conclu que Wallis et Futuna était en dehors de la zone de répartition de *L. colubrina* (Heatwole *et al.* 2005) (Fig. 1). Cependant, en 2010, une grande femelle *L. colubrina* adulte a été observée chassant à trois mètres de profondeur sur un récif situé sur la marge Nord-Ouest d'Alofi, une petite île au large de Futuna (14° 19' 48" Sud, 178° 3' 36" Ouest ; Fig. 1). Un groupe de huit personnes faisait de la plongée libre sur ce récif, l'une d'entre elles en observant le serpent a alerté HH, qui l'a également observé (à environ 30 cm) et a pu faire une identification certaine (les mouvements natatoires et les proportions corporelles de ces deux espèces sont clairement différentes lors d'un examen attentif). Ce spécimen ne fut pas prélevé en l'absence d'autorisation de collecte.

#### IV. DISCUSSION - CONCLUSION

Des individus de *L. colubrina* dérivants ont été observés alors qu'ils étaient transportés par des courants marins sur de longues distances, bien au-delà de leur zone naturelle de répartition (e.g. jusqu'en Nouvelle-Zélande et en Australie; voir la revue faite par Heatwole *et al.* 2005). Notons toutefois que la présence d'un unique individu dans une localité hors-limite ne constitue pas pour autant une preuve indéniable d'une extension de la zone de distribution de l'espèce car il pourrait également s'agir ici d'un individu occasionnel. D'ailleurs, il est à noter qu'Alofi est relativement proche de sites où la présence de *L. colubrina* est connue (Fidji, Samoa et Tonga; Fig. 1). D'autres observations seront nécessaires afin de vérifier et de valider la présence d'une population reproductrice de *L. colubrina* à Wallis et Futuna.

**Remerciements**. – Nous remercions Ivan Ineich (MNHN, Paris) et Xavier Bonnet (CEBC-CNRS) pour leurs commentaires sur une version précédente de ce manuscrit, ainsi que Thomas Fauvel (CEBC-CNRS) pour son aide durant la conception des cartes.

# RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIOUES

Anonyme 1992 - The Times Atlas of the World. Neuvième édition. Times Books, Londres. 222 p.

Cogger H. & Heatwole H. 2006 – *Laticauda frontalis* (de Vis, 1905) and *Laticauda saintgironsi* n. sp. from Vanuatu and New Caledonia (Serpentes: Elapidae: Laticaudinae) – a new lineage of sea kraits? *Rec. Aust. Mus.*, 58(2): 245-256.

Cogger H., Heatwole H., Ishikawa Y., Mccoy M., Tamiya N. & Teruuchi T. 1987 – The status and natural history of the Rennell Island sea krait, *Laticauda crockeri* (Serpentes: Laticaudidae). *J. Herpetol.*, 21(4): 255-266.

Heatwole H., Busack S. & Cogger H. 2005 – Geographic variation in sea kraits of the *Laticauda colubrina* complex (Serpentes: Elapidae: Hydrophiinae: Laticaudini). *Herpetol. Monogr.*, 19(1): 1-136.

IUCN 2010 - IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. http://www.iucnredlist.org

Randall J.E. 2005 - A review of mimicry in marine fishes. Zool Studies, 44(3): 299-328.

Manuscrit accepté le 06 novembre 2012

# Herpétofaune de la commune de Toulouse, Haute-Garonne (31)

par

Sébastien ALBINET<sup>(1)</sup>, Jean MURATET<sup>(1)</sup> & Jean-Pierre VACHER<sup>(2)</sup>

(1) BIOTOPE Midi-Pyrénées : Agence Villefranche-de-Lauragais, 3 place de la Fontasse, 31290 Villefranche-de-Lauragais salbinet@biotope.fr, jmuratet@biotope.fr

(2) BUFO, Musée d'Histoire naturelle et d'Ethnographie 11 rue de Turenne, 68000 Colmar jpvacher@gmail.com

**Résumé** – La ville de Toulouse s'est engagée dans une politique de recensement, de préservation et de développement de sa biodiversité urbaine. Dans ce cadre, un inventaire de la flore et de la faune, dont les Amphibiens et les Reptiles non aviens, a été confié au bureau d'études Biotope. Dix-neuf sites choisis par la ville de Toulouse pour leur intérêt potentiel ont fait l'objet de prospections de terrain en 2009. Un site supplémentaire a été étudié en 2011. Un recueil de données auprès d'organismes ressources a parallèlement été mené. Le présent article fait état du bilan des données recueillies, complétées à l'aide des données personnelles des auteurs. Les travaux réalisés ont permis d'accroître de façon importante la connaissance de l'herpétofaune toulousaine, avec plus de 600 données de terrain récoltées -pour l'essentiel inédites- et la découverte de trois nouveaux taxons. Le nombre d'espèces d'Amphibiens et de Reptiles non aviens recensées sur la commune de Toulouse est porté respectivement à douze et dix.

Mots-clés: Amphibiens, Reptiles, Toulouse, Haute-Garonne, Midi-Pyrénées, France.

Summary – Herpetofauna of the town of Toulouse, Haute-Garonne department (31), France. The city of Toulouse is engaged in a policy of census, conservation and development of urban biodiversity. In this context, a survey of the fauna and flora has been ordered to the consulting firm Biotope. Nineteen sites, chosen by the City of Toulouse for their potential interest, have been surveyed in 2009. A supplementary site was surveyed in 2011. Also, data was gathered from other organisms involved in biodiversity monitoring. This article presents the results of the data collected in the course of this study, with addition of supplementary data from the authors. This study enabled to enhance the current knowledge on the herpetofauna of the county of Toulouse, with more than 600 field data collected, and the discovery of three new taxa. The number of amphibian and reptile species of Toulouse is respectively twelve and ten.

**Key-words**: Amphibians, Reptiles, Toulouse, Department of Haute-Garonne, Midi-Pyrénées Region, France.

#### I. INTRODUCTION

Située dans le sud-ouest de la France, au nord du département de la Haute-Garonne, Toulouse est la ville-centre d'une des agglomérations parmi les plus dynamiques de France. Elle connaît une croissance démographique très importante, avec près de 6 800 nouveaux

habitants/an et compte aujourd'hui 438 000 habitants (Frenot 2009). Cette croissance démographique s'accompagne d'une forte pression d'urbanisation et d'un étalement urbain important (AUAT 2008), source de fragmentation et de recul des espaces naturels (AUAT 2009).

Consciente de la valeur écologique de ses espaces naturels et de leur intérêt en termes de qualité de cadre de vie, la ville de Toulouse s'est engagée dans une politique de préservation et de développement de sa biodiversité urbaine. La première étape de cette démarche a consisté à acquérir une bonne connaissance naturaliste du territoire. Sur 19 sites (Fig. 1) choisis pour leur intérêt potentiel et le besoin de compléter leur inventaire biologique, un inventaire de la flore et de la faune, dont les Amphibiens et les Reptiles non aviens, a été confié au bureau d'études Biotope en 2009. En 2011, des prospections ont été menées sur un nouveau site : « Les Izards » (Fig. 1).

Le présent article vise à dresser un bilan des connaissances relatives à l'herpétofaune toulousaine à partir des inventaires menés en 2009 et 2011, des données recueillies auprès d'organismes associés au comité de pilotage de l'étude et des données personnelles des auteurs. Il n'existe pas en effet de document contemporain spécifique traitant des Amphibiens et des Reptiles non aviens sur la commune de Toulouse. Par ailleurs, les connaissances en la matière étaient jusqu'à 2009 dispersées et très lacunaires, hormis sur de rares sites (« La Maourine », « Bois de Pouciquot »). L'article apporte en outre des informations concernant les types d'habitats, les sites et les principaux lieux-dits dans lesquels les espèces ont été rencontrées, afin de favoriser leur suivi par les naturalistes locaux et leur prise en compte dans les projets d'aménagement. Dans le but de faciliter la lecture, nous avons rappelé entre parenthèses, après chaque mention de site, les numéros indiqués sur la figure 1.

# II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

#### A. Aire d'étude

L'air d'étude s'étend sur le périmètre de la commune de Toulouse (Fig. 1). À l'intérieur du banc communal, nous avons prospecté 20 sites répartis principalement sur les marges de la limite communale ainsi que le long des deux principaux cours d'eau qui traversent la ville, à savoir la Garonne et le Canal du Midi (Fig. 1). Trois sites supplémentaires localisés en marge de la limite communale et pour lesquels des données nous ont été communiquées par d'autres observateurs ont également été inclus dans l'étude (Fig. 1).

#### B. Méthode d'inventaire

Sur les 20 sites étudiés pour le compte de la ville de Toulouse en 2009 et en 2011, les Amphibiens et les Reptiles ont été recherchés entre le début du mois de mars et la fin du mois de septembre. Les inventaires se sont déroulés en 2009 pour les 19 premiers sites et en 2011 pour le site des « Izards ». Compte-tenu de la taille réduite des sites (le plus étendu ne dépassant pas 196 ha), l'ensemble des milieux naturels a été parcouru. Les prospections batrachologiques ont été réalisées préférentiellement en fin de journée et en début de nuit sous des conditions météorologiques favorables (absence de vent ou faible vent, hygrométrie de l'air suffisante...). Les zones de regroupement et de ponte des individus ont été recherchées. Les espèces ont été identifiées soit par l'écoute des chants pour les anoures, soit par observation directe pour les anoures et les urodèles. La prospection des Reptiles a consisté essentiellement à se déplacer lentement et silencieusement sur les milieux favorables (haies,

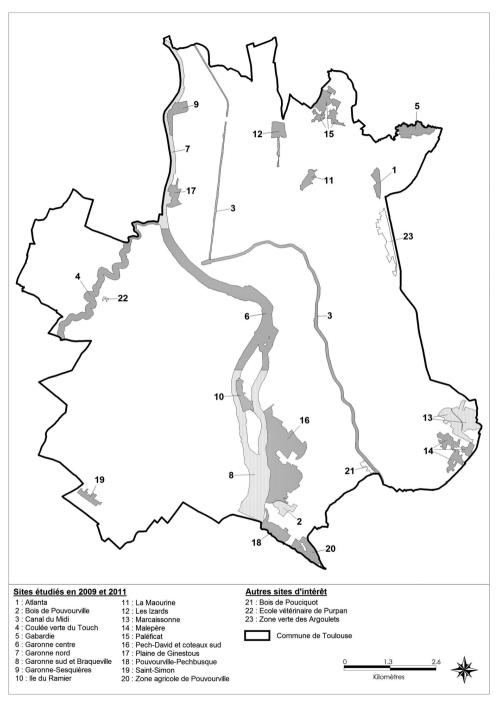


Figure 1 : Sites étudiés en 2009 et 2011 et autres sites d'intérêt.

Figure 1: Studied sites and other sites of interest.

lisières forestières, abords de cours d'eau...) ou en limite de ces milieux, lors des périodes les plus propices (sorties de phase d'hivernage, lors de matinées ou de journées ensoleillées ou nuageuse avec des températures douces). Les espèces ont été recherchées à vue. Les objets pouvant servir de zones de refuges (tôles, pierres, morceaux de bois...) ont été soulevés puis replacés. Vingt-cinq plaques bitumées ondulées, d'une surface d'environ 1 m², ont par ailleurs été déposées sur des milieux favorables : secteurs broussailleux, lisières de zones humides et de boisements. Aucun protocole standardisé de suivi et de relevés de ces plaques n'a toutefois été mis en place. Les plaques ont été relevées au gré des passages sur sites des personnes en charge de l'étude. Tous les individus et regroupements d'individus ont été géolocalisés sur le terrain à l'aide d'un GPS. De plus, nous avons recueilli les informations sur les types d'habitats pour chaque enregistrement d'espèce. Nous avons utilisé une typologie d'habitats simplifiée qui comprend les 18 classes d'habitats suivantes : abreuvoir, bassin, bâtiment, berges de cours d'eau, boisement, bras mort, cours d'eau, enrochement, espace vert, étang, flaque, fossé, fourré, friche, haie, jardin, lisière, mare.

#### C. Traitements et analyses des données

#### Traitement cartographique

Les données récoltées ont été intégrées à la base de données biodiversité de la ville de Toulouse, fonctionnant sous Access®, et leur traduction cartographique a été effectuée à l'aide d'un système d'information géographique (MapInfo Professional® Version 7.0). Au sein de cette base de données, ont également été recueillies les données des structures associées au comité de pilotage de l'étude.

#### Traitement statistique

Nous avons procédé à une analyse factorielle des correspondances (AFC) afin de déterminer la composition des cortèges d'espèces par types d'habitats. Après avoir vérifié que les conditions d'application pour un test paramétrique n'étaient pas applicables, nous avons procédé à une analyse de variance non-paramétrique de la distribution des espèces d'Amphibiens et de Reptiles au sein des différents types d'habitats avec un test de Kruskal-Wallis afin de déterminer si la répartition des espèces est homogène au sein des types d'habitats ou si des habitats sont privilégiés par les espèces. Ces différentes analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel « R » v.2.9.1. (R Development Core Team 2010). Pour l'AFC, nous avons utilisé le package ade4 (Dray & Dufour 2007).

#### III. RÉSULTATS

Sept-cent-soixante-trois données d'Amphibiens et de Reptiles ont été récoltées en tout au cours de cette étude (Amphibiens n = 269 ; Reptiles n = 494). Au total, douze espèces d'Amphibiens et dix espèces de Reptiles ont été recensées.

Remarque : Les numéros qui suivent les noms des lieux-dits dans la suite de cet exposé renvoient à la localisation sur la figure 1.

## A. Amphibiens

#### 1. Urodèles

# Lissotriton helveticus helveticus (Razoumowsky, 1789)

Décrit par Pottier (2008) comme « adaptable et très répandu » en Midi-Pyrénées, le Triton palmé a été recensé en 2009 à Toulouse sur seulement sept sites. Sur ces derniers, l'espèce démontre sa plasticité quant aux choix de ses habitats de reproduction : bassins de rétention autoroutiers sur « Atlanta » (1), et au niveau de « Malepère » (14), mare forestière et bassins bétonnés sur « Bois de Pouciquot » (21), fossé de drainage sur « Gabardie » (5), ballastières sur « Garonne sud et Braqueville » (8), mares à vocation pédagogique et étang sur « La Maourine » (11), noue temporairement en eau sur « Plaine de Ginestous » (9). En 2012, un individu a par ailleurs été trouvé sous une plaque en métal dans le quartier de « Montaudran », voisin de « Malepère » (B. Presseq com. pers. 2012). Ce triton apparaît aujourd'hui comme assez rare à l'échelle de la commune, alors qu'il était cité comme « fort abondant » fréquentant « toutes les mares et ruisseaux » à Toulouse et dans ses environs à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle (Lahille 1888).

#### Triturus marmoratus (Latreille, 1800)

Le Triton marbré est une espèce à tendance localisée, qui apparaît comme menacée en Midi-Pyrénées (Pottier *et al.* 2008). À Toulouse, il ne subsiste que sur le site du « Bois de Pouciquot » (21) (G. Pottier, Nature Midi-Pyrénées), boisement au contact du Canal du Midi et comprenant plusieurs points d'eau forestiers (mares et bassins bétonnés). Vers la fin des années 1970, ce site aurait été au contact d'un vaste ensemble prairial humide partant de Ramonville-Castanet et Labège, longeant la vallée de l'Hers mort jusqu'au-delà d'Escalquens (Joachim non publié). Mais depuis, le secteur a été largement urbanisé. Le « Bois de Pouciquot » est aujourd'hui l'un des rares espaces naturels à Toulouse, non entretenu de façon régulière et lourde (maintien de zones broussailleuses, des arbres sénescents ou morts et de points d'eau à visée non esthétique...) et peu fréquenté, ce qui a très probablement permis le maintien du Triton marbré *in situ*. A la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, le Triton marbré était noté comme assez répandu dans les fossés du « Busca », à « Lardenne » et sur le Canal du Midi (Jammes & Mandoul 1901).

#### Salamandra salamandra terrestris Bonnaterre, 1789

La Salamandre tachetée est localement commune et bien distribuée en Midi-Pyrénées (Pottier *et al.* 2008). A Toulouse, elle est rare à très rare. Ses habitats de prédilection (boisements de feuillus ou mixtes, bocage) sont peu répandus. Elle n'est ainsi connue que de quatre stations, toutes localisées au sud de la commune. Ces stations sont les suivantes : mares forestières et bassins bétonnés (« Bois de Pouciquot » [21]), dépression forestière alimentée par un écoulement d'eau (« Pech-David et coteaux sud » [16]), mare en sous-bois (« Zone agricole de Pouvourville » [20]) et ballastières (« Garonne sud et Braqueville » [8]). L'espèce était déjà mentionnée comme présente et assez commune à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle sur le « *ramier de Braqueville* » par Jammes et Mandoul (1901). A cette époque, elle était également connue sur « *le bois de Larramet* » (devenu aujourd'hui « La Ramée ») attenant à la commune de Toulouse (Lahille 1888, Jammes & Mandoul 1901).

#### 2. Anoures

#### Alytes obstetricans obstetricans (Laurenti, 1768)

Largement distribué en Midi-Pyrénées (Pottier *et al.* 2008), l'Alyte accoucheur n'est connu que de cinq stations toulousaines : « Bois de Pouciquot » (21) (Pottier, donnée non publiée), voie ferrée en limite nord de « Pech-David et coteaux sud » (16), « Bois de Pouvourville » (2), « Paléficat » (15) et « Zone agricole de Pouvourville » (20). Lors des prospections menées en 2009, les milieux de reproduction de cette espèce n'ont pu être identifiés que sur deux sites : une mare en voie d'atterrissement avancé sur « Paléficat » et un abreuvoir sur « Zone agricole de Pouvourville ». L'Alyte accoucheur semble rare et peu abondant à Toulouse, même si sa relative discrétion (couleurs ternes, petite taille et chant peu puissant) explique très probablement en partie la pauvreté des données recueillies. Une station abritant au moins 35 mâles est connue depuis 2011 sur la commune voisine de Balma, à un peu plus d'un kilomètre de Toulouse.

## Pelobates cultripes (Cuvier, 1829)

Le Pélobate cultripède est peu abondant en France (Duguet & Melki 2003) et très localisé en Midi-Pyrénées (Pottier et al. 2008). Dans cette région, le site de « La Maourine » (11) est la seule station connue en dehors de celles des Causses du Larzac. Ce site correspond essentiellement au périmètre des jardins du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse dans le quartier de « Borderouge ». En 2004, un juvénile a été trouvé dans une piscine du quartier (A. Sournia in Pottier et al. 2008), puis un adulte a été trouvé en 2008 dans les jardins du Muséum dans un fossé collecteur d'eau (M. Fusari com. pers. 2011). Toujours en 2008, le 20 avril, deux mâles adultes ont été trouvés écrasés sur une route (rue de l'Allier) en bordure du site (G. Deso et N. Delmas com. pers. 2009). Le lendemain soir, sous une forte pluie, une femelle adulte a été photographiée pendant son déplacement entre les jardins de « La Maourine » et la rue de l'Allier (N. Delmas com. pers. 2009). En 2009, des naturalistes de l'association Nature Midi-Pyrénées ont pu identifier un site de reproduction sur ce site, avec une douzaine de têtards au sein des jardins du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse (G. Pottier com. pers. 2009). Il s'agit d'un bassin d'agrément aux parois verticales sur lequel une planche avait été mise afin de permettre aux animaux tombés accidentellement, et notamment à des Grenouilles rieuses Pelophylax ridibundus (Pallas, 1771) qui s'y reproduisent de pouvoir entrer et sortir du site. En juillet 2009, un seul têtard était encore présent dans le bassin. Étant sur le point de se métamorphoser, il est possible que ses congénères étaient déjà sortis du bassin, via la planche, mais il ne peut être exclu qu'ils étaient aussi morts noyés ou prédatés. Depuis, seul un adulte a été observé au printemps 2010 (P.-O. Cochard com. pers. 2012). Avec une seule population connue et très vulnérable (population présentant a priori très peu d'individus et située sur un espace de nature totalement isolé au milieu de zones urbanisées), la viabilité du Pélobate cultripède à moyen terme, voire à court terme, est loin d'être assurée à Toulouse. Historiquement, Pottier et al. (2008) rapportent qu'un ancien chercheur de l'université Paul Sabatier (J.-C. Beetschen) aurait régulièrement observé l'espèce à peu de distance du quartier de « Borderouge » jusqu'au début des années 1960 sur une mare aujourd'hui disparue (« mare de Périole »).

## Pelodytes punctatus (Daudin, 1802)

Le Pélodyte ponctué, peu exigeant en termes d'habitats terrestres et aquatiques, est largement distribué en Midi-Pyrénées (Pottier *et al.* 2008). A Toulouse, il est peu commun, observé lors des inventaires de 2009 uniquement sur les sites de « La Maourine » (11) et d'« Atlanta » (1). Sur ce dernier site, ses populations peuvent être qualifiées de remarquables avec plusieurs centaines de têtards recensées. L'espèce se reproduit sur des mares temporaires, aménagées dans le cadre des activités d'un « Bike Park » (lieu dédié à la pratique du VTT et composé d'aménagements spécifiques : tremplins, passerelles, pentes raides...), sur des ornières au sein d'une friche et dans un bassin de rétention d'eaux pluviales. Le Pélodyte ponctué est également connu à Toulouse sur la « Zone verte des Argoulets » (23) (O. Calvez, N. Delmas et G. Pottier, Nature Midi-Pyrénées), sur le périmètre de l'École vétérinaire de Purpan (22) (P.-A. Crochet, EPHE) et, depuis 2012, sur « Malepère » (14). À la fin du xixe siècle, l'espèce était connue à Toulouse uniquement du quartier de « Lardenne » (Jammes & Mandoul 1901).

## Bufo calamita (Laurenti, 1768)

Très commun dans la région toulousaine à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, notamment sur « Saint-Simon » (19) (Lahille 1888, Jammes & Mandoul 1901), le Crapaud calamite est aujourd'hui considéré comme localement commun sur la Communauté urbaine du Grand Toulouse (Albinet non publié). À Toulouse même, il est courant sur les surfaces de cultures et/ou de friches en zone périurbaine. Mais il est également présent à l'intérieur du périphérique, à la faveur de zones d'espaces verts (« Zone verte des Argoulets » [23]) et de quelques secteurs encore non aménagés. Ainsi, en 2011, après un épisode pluvieux, plusieurs centaines de têtards ont été trouvés sur une des rares friches au sein du quartier de « Borderouge ». Le Crapaud calamite se maintient par ailleurs au sein d'une petite exploitation de maraîchage isolée au sein du quartier voisin des « Izards » (12). Cet anoure apparaît aujourd'hui comme le plus adaptable en contexte périurbain (friches, bases de loisirs, cultures...) du fait de ses bonnes capacités de déplacement et de ses faibles exigences quant à ses sites de reproduction.

#### Bufo bufo spinosus (Daudin, 1803)

Le Crapaud commun est très largement distribué en Midi-Pyrénées (Pottier *et al.* 2008). A la fin du XIX° siècle, Lahille (1888) le mentionnait comme commun partout sur la région toulousaine, principalement sur les coteaux de « Pech-David » (16). Si le Crapaud commun est toujours présent sur « Pech-David », il ne semble vraiment commun aujourd'hui que sur la périphérie de la commune. En 2009, il a été recensé sur 12 des 19 sites étudiés. Au contraire du Crapaud calamite, il est peu représenté, voire absent des secteurs pauvres en végétation arborée (« Atlanta » (1), « Gabardie » (5), « Paléficat » (15)…).

## Hyla meridionalis Boettger, 1874

La Rainette méridionale est une espèce localement commune en région Midi-Pyrénées, notamment dans la plaine toulousaine (Pottier *et al.* 2008). A la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, elle était confondue avec la Rainette verte *Hyla arborea* (Linné, 1758), citée comme très commune dans la région toulousaine (Lahille 1888, Jammes & Mandoul 1901). Lahille (1888) la mentionne notamment au Jardin des Plantes, situé dans le centre-ville de Toulouse. En 2009, cet anoure a été observé ou entendu sur les sites de la « Coulée verte du Touch » (4), de « La

Maourine » (11), de « Saint-Simon » (19), de « Garonne sud et Braqueville » (8) et de « Bois de Pouvourville » (2). Adaptable quant au choix des sites de reproduction, l'espèce apparaît comme assez commune à Toulouse.

# Rana dalmatina Fitzinger in Bonaparte, 1838

À l'instar de la Salamandre tachetée, la Grenouille agile est liée à des contextes forestiers ou bocagers (Pottier *et al.* 2008). À Toulouse, commune pauvre en boisements, elle est très rare. En 2009, elle a été recensée uniquement sur le site « Garonne sud et Braqueville » (8), où sa reproduction est avérée sur des ballastières. Sa présence est également signalée dans le « Bois de Pouciquot » (21) (F. Bourgeot). Elle était autrefois présente sur « Périole » et considérée comme très commune sur les bords de l'Hers (Lahille 1888, Jammes & Mandoul 1901).

#### Pelophylax sp.

À la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, Lahille (1888) citait « Rana viridis » comme présente « dans toutes les mares » de la région toulousaine, alors que Jammes et Mandoul (1901) mentionnaient « Rana viridis ou esculenta » comme « très répandue dans toute la région ». Aujourd'hui, les « Grenouilles vertes » du groupe Pelophylax sp. sont de loin les Amphibiens les plus observés à Toulouse. Très ubiquistes, elles fréquentent tous les types de points d'eau, et notamment les cours d'eau (Garonne, Touch, Canal du Midi, Sausse, Marcaissonne,...), généralement délaissés par les autres espèces d'Amphibiens. Durant les prospections menées en 2009, seule la Grenouille rieuse Pelophylax ridibundus (Pallas, 1771) a été formellement identifiée sur la commune.

## Lithobates catesbeianus (Shaw, 1802)

Un mâle chanteur de Grenouille taureau a été contacté sur le site de « La Maourine » (11), le 1<sup>er</sup> juillet 2009 (Muratet 2010). Il s'agit de la première mention en Midi-Pyrénées de cette espèce susceptible de présenter de graves perturbations des écosystèmes où elle est présente (Détaint & Coïc 2003). Une veille nocturne a été mise en place par le service du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse afin de suivre l'individu localisé. Cependant, depuis 2009, aucun individu n'a été observé.

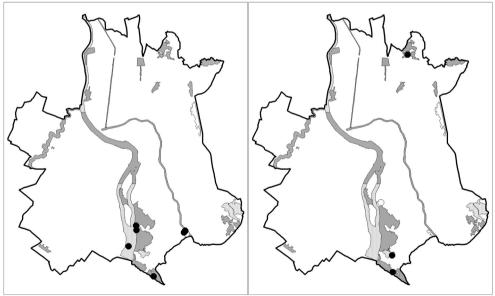
## 3. Cortège d'espèces

L'AFC indique que le cortège type d'Amphibiens de la ville de Toulouse se compose de *Pelophylax* sp., *Lissotriton helveticus*, *Hyla meridionalis* et *Salamandra salamandra* (Fig. 5). Les espèces annexes au cortège sont *Pelodytes punctatus*, *Pelobates cultripes* et *Bufo bufo*. Enfin, *Bufo calamita* et surtout *Alytes obstetricans* ne semblent pas liés à ce cortège urbain mais occupent de manière ponctuelle quelques habitats isolés.



Lissotriton helveticus helveticus

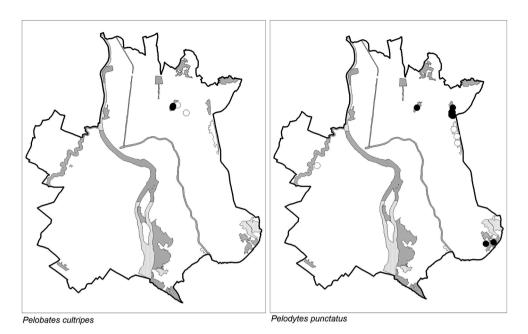
Triturus marmoratus



Salamandra salamandra terrestris

Alytes obstetricans obstetricans

**Figure 2**: Répartition des données contemporaines de *Lissotriton helveticus helveticus*, *Triturus marmoratus*, *Salamandra salamandra terrestris* et *Alytes obstetricans obstetricans*, sur la commune de Toulouse. Ronds noirs: observations à partir de 2009, Ronds blancs: observations antérieures à 2009. Figure 2: Distribution of recent data of *Lissotriton helveticus helveticus*, *Triturus marmoratus*, *Salamandra salamandra terrestris* and *Alytes obstetricans obstetricans* in the county of Toulouse. Black dots: observations from 2009; white dots: observations before 2009.

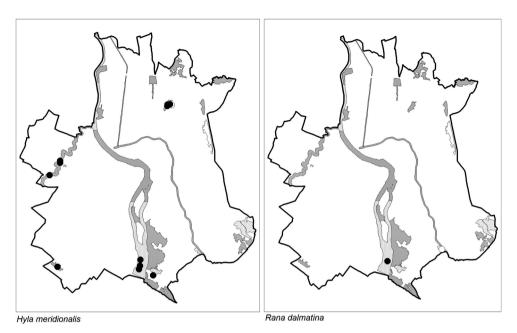


**Figure 3** : Répartition des données contemporaines de *Pelobates cultripes*, *Pelodytes punctatus*, *Bufo calamita* et *Bufo bufo spinosus*, sur la commune de Toulouse. Ronds noirs : observations à partir de 2009, Ronds blancs : observations antérieures à 2009.

Bufo bufo spinosus

Bufo calamita

Figure 3: Distribution of recent data of *Pelobates cultripes*, *Pelodytes punctatus*, *Bufo calamita* and *Bufo bufo spinosus* in the county of Toulouse. Black dots: observations from 2009; white dots: observations before 2009.

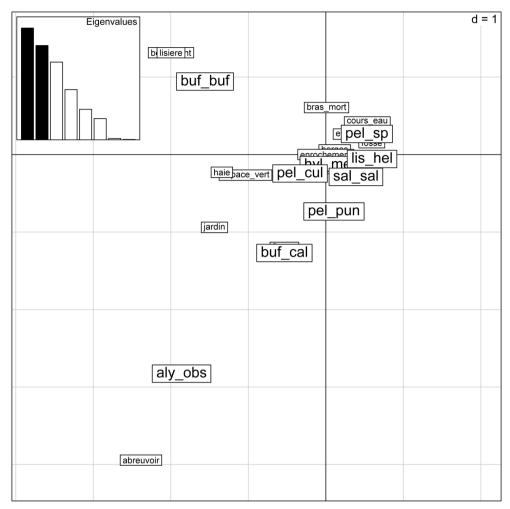


**Figure 4** : Répartition des données contemporaines de *Hyla meridionalis*, *Rana dalmatina*, *Pelophylax* sp. et *Lithobates catesbeianus*, sur la commune de Toulouse. Ronds noirs : observations à partir de 2009, Ronds blancs : observations antérieures à 2009.

Lithobates catesbeianus

Pelophylax sp.

Figure 4: Distribution of recent data of *Hyla meridionalis*, *Rana dalmatina*, *Pelophylax* sp. and *Lithobates catesbeianus* in the county of Toulouse. Black dots: observations from 2009; white dots: observations before 2009.



**Figure 5** : Répartition en AFC (Analyse Factorielle des Correspondances) des données d'espèces d'Amphibiens et d'habitats occupés sur la ville de Toulouse.

Figure 5: Factorial correspondence analysis of data of amphibian species and types of habitat occupied in the city of Toulouse.

#### **B.** Reptiles non aviens

#### 1. Chéloniens

## Trachemys scripta elegans (Wied, 1839)

La Trachémyde à tempes rouges a été massivement importée en France durant les années 1970 à 1990. Sont ainsi arrivées 4 238 809 jeunes tortues sur le sol français entre 1985 et 1994 (Warwick 1991). Du fait de leur croissance et de leur longévité, un grand nombre de ces animaux ont été relâchés dans la nature (Vacher & Geniez 2010). Cette espèce alloch-

tone est aujourd'hui présente dans la quasi-totalité des départements français, dont tous les départements de Midi-Pyrénées (Pottier *et al.* 2008). Elle est largement répandue à Toulouse, principalement le long des grands cours d'eau (Garonne, Touch, Hers, Canal du Midi) et sur les espaces verts comprenant des points d'eau (parc de « Compans-Caffarelli »,...). Une importante population (plus de 90 individus) a été recensée sur le site « Garonne sud et Braqueville » (8). *T. scripta elegans* est aujourd'hui interdite à l'importation en France, mais d'autres espèces de tortues exotiques sont depuis importées. Ainsi, *Pseudemys concinna* (Le Conte, 1830) a été recensée en 2009 sur le site de « La Maourine » (11). Il s'agit de la première mention de cette espèce en Midi-Pyrénées.

## 2. Squamates

# Podarcis muralis brongniardii (Daudin, 1802)

Le Lézard des murailles, ubiquiste et anthropophile, est très commun à Toulouse. Il a été recensé sur tous les sites étudiés et sur la quasi totalité des types d'habitats. Les données récoltées montrent que cette espèce peut pénétrer dans le centre-ville, notamment à la faveur de certains corridors : voies ferrées, Canal du Midi, Garonne... L'espèce est par exemple présente sur l'Hôtel-Dieu (P.-A. Crochet, EPHE).

#### Lacerta bilineata bilineata Daudin, 1802

Le Lézard vert occidental est largement répandu en Midi-Pyrénées et localement commun (Pottier 2003). Autrefois considéré comme « *très commun aux environs de Toulouse* » (Lahille 1888), il est aujourd'hui localisé sur cette commune. Jusqu'en 2009, il était uniquement connu du site « Zone agricole de Pouvourville » [20] (P.-A. Crochet, EPHE) et sur les bords de l'Hers au niveau du lieu-dit « Roquette ». Les prospections menées depuis ont permis de le recenser sur « Garonne nord » (7), et surtout au sud de la commune, sur les sites « Garonne sud et Braqueville » (8), « Pouvourville-Pechbusque » (18) et « Zone agricole de Pouvourville » (20). Le Lézard vert profite sur ces deux derniers sites d'une exposition favorable (coteaux orientés au sud) et d'une mosaïque de milieux ouverts et fermés (pelouses, parcelles agricoles, friches, haies et bosquets) lui permettant de s'exposer au soleil et de se dissimuler. L'urbanisation assez faible du secteur est par ailleurs très probablement favorable à son maintien : mortalité due à la circulation routière et à la prédation par les chats domestiques réduite, traitements chimiques moins importants, etc. L'espèce est également mentionnée sur le « Bois de Pouciquot » (21) (Pottier donnée non publiée).

## Anguis fragilis Linné, 1758

L'Orvet fragile est probablement « rare et localisé dans l'étage planitaire de la région » Midi-Pyrénées (Pottier et al. 2008). Un individu a été trouvé écrasé dans la rue 1814, entre la gare Matabiau et le quartier de « Jolimont » (N. Delmas, Nature Midi-Pyrénées, 2009). Compte-tenu de la rareté de l'espèce en secteur de plaine midi-pyrénéenne et du contexte très urbain de l'observation, l'hypothèse d'un transport accidentel (espèce transportée dans des pots de fleurs...) ou volontaire (terrariophilie) apparaît plus probable que l'existence d'une petite population isolée se maintenant au sein de quelques jardins et espaces verts. L'auteur de la donnée, Norbert Delmas, nous a toutefois indiqué que le quartier dans lequel cet orvet a été trouvé abrite une structure de vieux jardins, plus ou moins connectés. Si toutefois une

population subsistait dans ce quartier, il est certain qu'elle est vouée à disparaître à court ou moyen terme, du fait de son isolement et de l'urbanisation très forte du quartier. Il convient de relever que Lahille (1888) considérait l'Orvet fragile comme assez commun le long du Canal du Midi. Cet auteur ne précise pas toutefois si ce taxon était effectivement présent sur la commune de Toulouse.

#### Tarentola mauritanica mauritanica (Linné, 1758)

La Tarente de Maurétanie, très localisée en Midi-Pyrénées (Pottier et al. 2008), a pour la première fois été citée dans un jardin du quartier « Saint-Michel » en 1994 (Defos du Rau & Crochet 1994). L'espèce a été ensuite observée, essentiellement par Grégory Deso (com. pers. 2011) dans les années 2000 sur plusieurs quartiers de Toulouse : « Saint-Michel », « Saint-Roch », « Saint-Agne », « les Récollets », « le Busca », « Saint-Aubin », « les Minimes », « les Ponts Jumeaux », « les Sept-Deniers ». Elle a été également observée dans les quartiers du « Capitole » (J. Maran in Pottier et al. 2008), de « Matabiau » (B. Presseq com. pers. 2011) et « les Chalets » (S. Tribot com. pers. 2011). Pottier et al. (2008) considèrent qu'il y a « fort à parier que la présence de populations reproductrices de ce gecko à Toulouse résulte de la conjugaison d'un micro-climat favorable et de l'apport régulier d'individus depuis le biome méditerranéen ». La présence de cette espèce sur la commune de Toulouse est en effet artificielle, par exemple par l'apport d'individus à travers le commerce de marchandises depuis la zone méditerranéenne. Le quartier de « Saint-Agne », où l'espèce est bien représentée, abrite d'ailleurs une gare ferroviaire, source possible d'apports de tarentes.

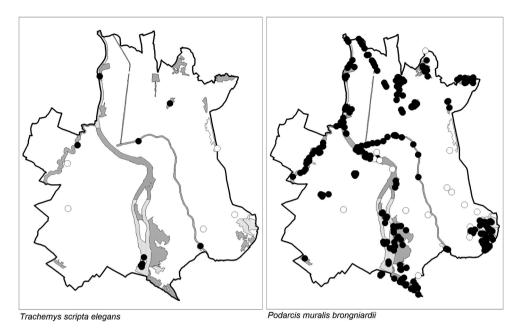
## 3. Ophidiens

# Natrix natrix helvetica (Lacepède, 1789)

La Couleuvre à collier est décrite comme « relativement exigeante du point de vue écologique, plutôt liée à des paysages complexes et se raréfiant dans les zones de grandes cultures » (Pottier et al. 2008). À Toulouse, elle avait été jusqu'en 2009 uniquement mentionnée sur le site de « La Maourine » (11) (P.-O. Cochard, Nature Midi-Pyrénées). En 2009, elle a été observée sur quatre des sites étudiés : « Garonne sud et Braqueville » (8), « Gabardie » (5), « île du Ramier » (10) et « Marcaissonne » (13). Elle est également mentionnée sur le « Bois de Pouciquot » (21) (Pottier donnée non publiée). Toutes les observations ont été réalisées à proximité de points d'eau courante ou stagnante. La Couleuvre à collier apparaît comme peu commune et essentiellement liée au réseau hydrographique à Toulouse.

## Natrix maura (Linné, 1758)

A l'instar de la Couleuvre à collier, la Couleuvre vipérine, largement distribuée en Midi-Pyrénées et localement abondante (Pottier *et al.* 2008), était jusqu'en 2009 uniquement mentionnée à Toulouse sur le site de « La Maourine » (11) (P.-O. Cochard, Nature Midi-Pyrénées) et en bordure de l'Hers au niveau de « Montaudran ». Elle a depuis été également observée sur quatre des sites étudiés : dans un bassin de rétention d'eaux pluviales sur « Atlanta » (1), sur les rives de la Garonne (« Garonne centre » [6]), dans un bassin artificiel en bordure du « Canal du Midi » (3), et sur des enrochements sur les berges du Touch (« Coulée verte du Touch » [4]). Discrète, l'espèce est probablement assez commune en bordure des principaux cours d'eau toulousains.

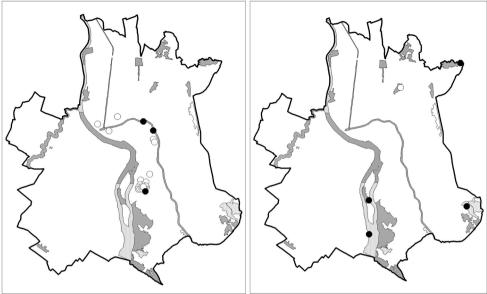


Lacerta bilineata bilineata

Anguis fragilis

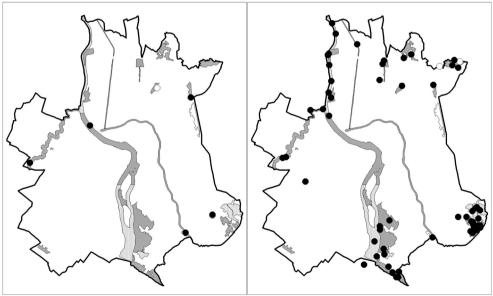
**Figure 6** : Répartition des données contemporaines de *Trachemys scripta elegans*, *Podarcis muralis brongniardii*, *Lacerta bilineata et Anguis fragilis*, sur la commune de Toulouse. Ronds noirs : observations à partir de 2009, Ronds blancs : observations antérieures à 2009.

Figure 6: Distribution of recent data of *Trachemys scripta elegans*, *Podarcis muralis brongniardii*, *Lacerta bilineata* and *Anguis fragilis* in the county of Toulouse. Black dots: observations from 2009; white dots: observations before 2009.



Tarentola mauritanica mauritanica

Natrix natrix helvetica

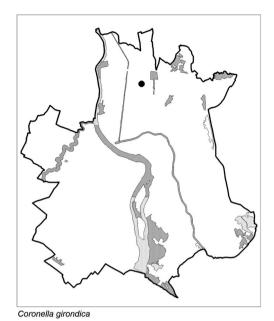


Natrix maura

Hierophis viridiflavus viridiflavus

**Figure 7** : Répartition des données contemporaines de *Tarentola mauritanica mauritanica*, *Natrix natrix helvetica*, *Natrix maura* et *Hierophis viridiflavus viridiflavus*, sur la commune de Toulouse. Ronds noirs : observations à partir de 2009, Ronds blancs : observations antérieures à 2009.

Figure 7: Distribution of recent data of *Tarentola mauritanica mauritanica*, *Natrix natrix helvetica*, *Natrix maura* and *Hierophis viridiflavus viridiflavus* in the county of Toulouse. Black dots: observations from 2009; white dots: observations before 2009.



**Figure 8**: Répartition des données contemporaines de *Coronella girondica* sur la commune de Toulouse. Ronds noirs: observations à partir de 2009.

Figure 8: Distribution of recent data of *Coronella girondica* in the county of Toulouse. Black dots: observations from 2009.

## Hierophis viridiflavus viridiflavus (Lacepède, 1789)

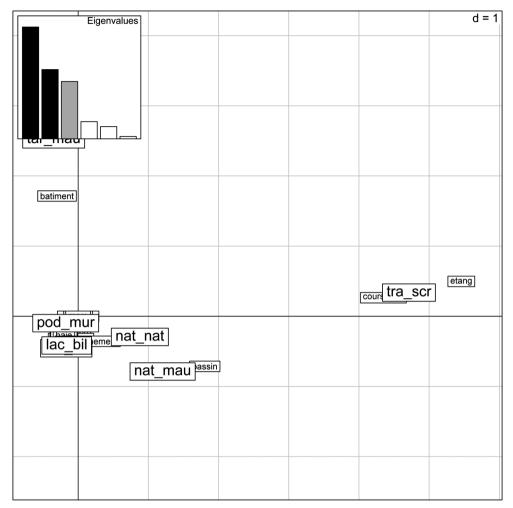
La Couleuvre verte et jaune ubiquiste et adaptable, est commune à très commune à Toulouse. Elle a été observée sur 18 des 20 sites étudiés. Sur ces sites, elle a été observée principalement en bordure de milieux broussailleux et/ou arborés. Les données récoltées montrent que cette espèce peut pénétrer dans le centre-ville à la faveur de certains corridors : voies ferrées, Canal du Midi, Garonne, etc. À la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, elle était connue sur le bois de « La Ramée » attenant à la commune de Toulouse et sur les coteaux de « Pech-David » (16) (Lahille 1888).

## Coronella girondica (Daudin, 1803)

Les restes d'une Coronelle girondine, espèce localisée en Midi-Pyrénées (Pottier *et al.* 2008), ont été trouvés en 2010, en bordure de la voie ferrée au niveau des quartiers de « Lalande » et de « La Vache ». Il s'agit de la première mention de cette couleuvre à Toulouse. Sa découverte n'est toutefois pas étonnante. En effet, la Coronelle girondine apprécie les talus de voies ferrées et se nourrit principalement de petits lézards (Vacher & Geniez 2010). Or, les lézards du genre *Podarcis* abondent sur certains secteurs de la voie ferrée au nord de Toulouse. Ce serpent peut par ailleurs facilement passer inaperçu du fait de ses mœurs crépusculaires et nocturnes. Son statut reste toutefois à définir à Toulouse.

## 3. Cortège d'espèces

L'AFC montre que le cortège type de Reptiles de la ville de Toulouse se compose de toutes les espèces autochtones inventoriées (Fig. 9), sans prendre en compte l'Orvet fragile et la Coronelle girondine qui ne sont représentées que par une seule donnée et n'ont donc pas été intégrées dans l'analyse. Seules les deux espèces introduites, *Tarentola mauritanica* et



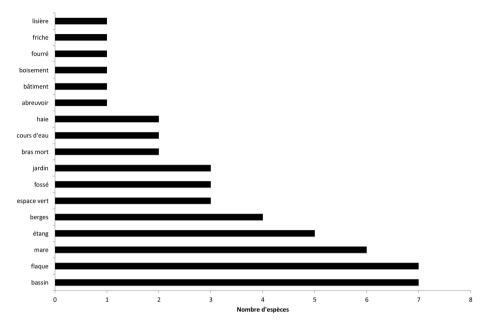
**Figure 9** : Répartition en AFC (Analyse Factorielle des Correspondances) des données d'espèces de Reptiles et d'habitats occupés sur la ville de Toulouse.

Figure 9: Factorial correspondence analysis of data of reptile species and types of habitat occupied in the city of Toulouse.

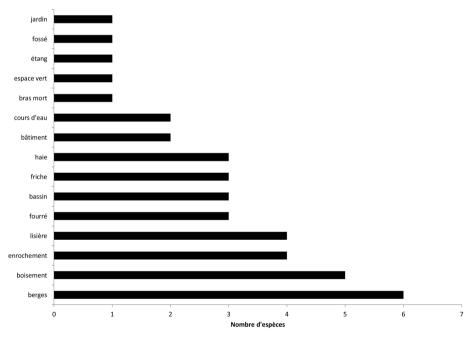
Trachemys scripta elegans, se singularisent nettement du reste du cortège (Fig. 9). Ces deux espèces occupent en effet des niches qui ne sont pas occupées par les autres espèces, respectivement les bâtiments et les pièces d'eau courantes (cours d'eau de différents calibres) ou stagnantes de grande surface (étangs).

#### IV. DISCUSSION

Les sites les plus remarquables en termes de richesse spécifiques sont celui de « La Maourine » (11) et celui de « Garonne sud et Braqueville » (8), qui détiennent plus de 50 % de la richesse spécifique d'Amphibiens et de Reptiles de Toulouse. Les sites du « Bois de



**Figure 10**: Nombre d'espèces d'Amphibiens par type d'habitat sur la commune de Toulouse. Figure 10: Number of amphibian species in each habitat type in the county of Toulouse.



**Figure 11**: Nombre d'espèces de Reptiles par type d'habitat sur la commune de Toulouse. Figure 11: Number of reptile species in each habitat type in the county of Toulouse.

**Tableau I**: Nombre d'espèces d'Amphibiens et de Reptiles pour les sites étudiés en 2009 et 2011 et les autres sites d'intérêt. Abréviations : AS : Albinet Sébastien, AC : Arlaud Cindie, BF : Bourgeot François, CA : Chapuis Antoine, CO : Calvez Olivier, CPA : Crochet Pierre-André, CPO : Cochard Pierre-Olivier, DG : Déso Grégory, DN : Delmas Norbert, EPHE : École Pratique des Hautes Études, FM : Fusari Marien, MHNT : Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse, MJ : Muratet Jean, PG : Pottier Gilles, RJ : Robin Jérôme. Les numéros des sites correspondent à ceux reportés sur la carte de la Fig. 1. Table I: Number of species of amphibians and reptiles on the studied sites in 2009 and 2011, and other sites of interest. Abreviations: AS : Albinet Sébastien, AC : Arlaud Cindie, BF : Bourgeot François, CA : Chapuis Antoine, CO : Calvez Olivier, CPA : Crochet Pierre-André, CPO : Cochard Pierre-Olivier, DG : Déso Grégory, DN : Delmas Norbert, EPHE : École Pratique des Hautes Études, FM : Fusari Marien, MHNT : Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse, MJ : Muratet Jean, PG : Pottier Gilles, RJ : Robin Jérôme. The site numbers are the ones that are used on the map in Fig. 1.

		Nombre d'espèces observées			Ohaarantaaran
N°	Sites étudiés en 2009	Amphibiens	Reptiles	Total	Observateurs
1	Atlanta	3	3	6	AS, AC, MJ (Biotope)
2	Bois de Pouvourville	0	2	2	AS, AC, MJ, RJ (Biotope)
3	Canal du Midi	2	3	5	AS, CA, MJ, RJ (Biotope)
4	Coulée verte du Touch	4	3	7	AS, AC, CA, MJ, RJ (Biotope)
5	Gabardie	3	3	6	AS, MJ, RJ (Biotope)
6	Garonne centre	1	3	4	AS, CA, MJ, RJ (Biotope) / CPA (EPHE)
7	Garonne nord	3	4	7	AS, AC, CA, MJ, RJ (Biotope)
8	Garonne sud et Braqueville	6	5	11	AS, AC, CA, MJ, RJ (Biotope)
9	Garonne-Sesquières	1	3	4	AS, AC, MJ, RJ (Biotope)
10	Île du Ramier	1	2	3	AS, CA, MJ, RJ (Biotope)
11	La Maourine*	7	6	13	AS, AC, MJ (Biotope) / FM / DG, DN (Nature Midi-Pyrénées) / CPO (MHNT, Nature Midi-Pyrénées)
14	Malepère	2	2	4	AS, AC, MJ (Biotope)
13	Marcaissonne	2	3	5	AS, AC, CA, MJ, RJ (Biotope)
15	Paléficat	3	2	5	AS, MJ, RJ (Biotope)
16	Pech-David et coteaux sud	2	2	4	AS, AC, CA, MJ (Biotope)
17	Plaine de Ginestous	4	2	6	AS, CA, MJ, RJ (Biotope)
18	Pouvourville-Pechbusque	1	3	4	AS, CA, MJ, RJ (Biotope)
19	Saint-Simon	3	1	4	AS, MJ (Biotope)
20	Zone agricole de Pouvourville	3	3	6	AS, AC, CA, MJ, RJ (Biotope) / CPA (EPHE)
	Site étudié en 2011				
12	Les Izards	1	2	3	AS, MJ (Biotope)
	Autres sites d'intérêt				
21	Bois de Pouciquot	7	2	9	PG (Nature Midi-Pyrénées) / BF / AS, MJ (Biotope)
22	École vétérinaire de Purpan	4	1	5	CPA (EPHE)
23	Zone verte des Argoulets	3	0	3	CO, DN, PG (Nature Midi-Pyrénées)

<sup>\*</sup> Sur ce site, trois espèces allochtones ont été trouvées : la Grenouille taureau, la Trachémyde à tempes rouges et *Pseudemys concinna*.

Pouciquot » (21) et de « Garonne nord » (7) sont également remarquables car ils détiennent respectivement plus de 50% de la richesse spécifique d'Amphibiens et plus de 50% de la richesse spécifique de Reptiles de Toulouse (Tab. I). Concernant les habitats, les plus importants pour les Amphibiens sont les milieux aquatiques lentiques (Fig. 10). Ce résultat est logique car la plupart des espèces sont trouvées soit au moment de leur période de reproduction, soit à l'état larvaire. C'est par exemple le cas de la Salamandre tachetée qui n'a été trouvée qu'à l'état larvaire. Pour les Reptiles, nous constatons que les habitats les plus riches sont des habitats bordiers : berges, enrochements, lisières et boisements (Fig. 11). Ce résultat est également consistant avec ce qui est connu des préférences écologiques des Reptiles en termes d'habitats (Vacher & Geniez 2010).

# A. Amphibiens

La richesse spécifique de la batrachofaune toulousaine, avec onze espèces autochtones, peut être considérée comme très forte puisqu'elle regroupe toutes les espèces présentes en plaine centrale midi-pyrénéenne (Fig. 12). Cette diversité est à corréler au maintien sur les sites étudiés d'habitats à la fois terrestres et aquatiques variés et susceptibles de convenir au bon accomplissement du cycle de vie des différentes espèces recensées. Concernant les habitats terrestres, les Amphibiens ont besoin de milieux pourvus de refuges pour les périodes hivernale et estivale: milieux boisés, haies et broussailles, tas de pierres ou d'autres matériaux, etc. Ces refuges sont plus ou moins bien représentés sur les 20 sites étudiés, mais sont rares ou fortement dégradés (espaces verts aménagés...) en dehors de ces sites. Concernant les habitats aquatiques (sites de reproduction), les taxons recensés, à l'exception du Crapaud commun et des « Grenouilles vertes » qui sont ubiquistes, apprécient plus particulièrement les eaux stagnantes dépourvues de poissons, habitats peu répandus à Toulouse. Ces derniers ont été essentiellement recensés sous les formes suivantes : ornières, fossés, mares dégradées, bassins de rétention d'eaux pluviales autoroutiers, anciens bras morts et milieux anthropiques (abreuvoir, piscines...). Parmi ces habitats, il convient de distinguer les ornières, qui se caractérisent par une durée de mise en eau généralement assez courte et dépendant de l'intensité et de la durée des pluies. Ce type de milieux est fréquenté par des espèces pionnières, dont le développement des larves est rapide, principalement le Crapaud calamite et secondairement le Pélodyte ponctué à Toulouse. Les autres espèces fréquentent préférentiellement des habitats plus stables en termes de durée de mise en eau, mais ces points d'eau sont généralement artificiels (bassins de rétention d'eaux pluviales autoroutiers...) ou dégradés (mares en voie d'atterrissement avancé...) et surtout rares sur la commune de Toulouse. Les Amphibiens qui en dépendent sont donc très rares à assez rares : Triton palmé, Triton marbré, Salamandre tachetée, Alyte accoucheur, Pélobate cultripède et Grenouille agile.

Concernant l'Alyte accoucheur, il est assez étonnant de le trouver en position singulière vis à vis du cortège d'espèces (Fig. 5), car c'est une espèce à reproduction et développement embryonnaire terrestre, qui apprécie particulièrement les habitats à substrat minéraux. Pour le développement larvaire, il s'accommode entre autres de petites pièces d'eau comme des bassins de jardins, des fossés temporaires et diverses collectes d'eau. Il est d'ailleurs présent au sein d'autres villes au tissu urbain plus ou moins dense, comme Cahors (46), Bagnères-de-Bigorre (65), Montauban (82), et même Paris (75) (S. Albinet & J.-P. Vacher obs. pers.). Bien que les habitats aquatiques favorables semblent *a priori* peu répandus, le très faible nombre de données d'Alytes à Toulouse (n = 5) est assez surprenant, d'autant plus que l'es-

pèce semble relativement bien répandue dans la région (Pottier *et al.* 2008). Il serait intéressant de mettre en place une campagne de sensibilisation auprès des riverains et des services municipaux afin de favoriser le développement au sein de la ville d'habitats favorables pour cette espèce relativement bien adaptée au contexte urbain.

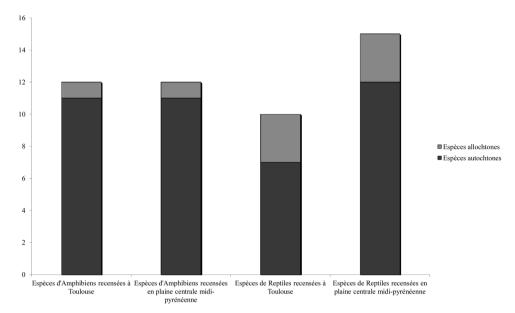
Le Pélobate cultripède, classé dans la catégorie de menace « Vulnérable » de la Liste rouge nationale des Amphibiens de France métropolitaine (UICN France et al. 2009), est une espèce particulièrement remarquable sur la commune. La station toulousaine (« La Maourine » [11]) constitue en effet l'unique point de présence actuellement connu de l'espèce dans la quasi-totalité de la région, à l'exception de quelques sites sur le causse du Larzac en Aveyron. Il est donc notable que la seule population qui ait survécu jusqu'alors soit aujourd'hui totalement insularisée au sein de la matrice urbaine. La proximité de l'homme (zones résidentielles) induit une source de facteurs aggravants par des phénomènes de destructions directes (écrasement de Pélobates cultripèdes autour du site dû à la circulation routière ; présence d'espèces domestiques potentiellement prédatrices comme le chat et ou le chien). Des mesures de gestion conservatoire du site orientées vers cette espèce seraient intéressantes à mettre en place afin de garantir la pérennité de cette population exceptionnelle.

## B. Reptiles non aviens

Quinze espèces de Reptiles non aviens ont été recensées en plaine centrale midi-pyrénéenne (d'après Pottier *et al.* 2008). Avec sept espèces de Reptiles non aviens autochtones et trois espèces allochtones recensées (*Trachemys scripta elegans*, *Pseudemys concinna* et *Tarentola mauritanica*) à Toulouse, la richesse spécifique peut donc être considérée comme forte (Fig. 12). La quasi-totalité des taxons inventoriés sont relativement ubiquistes et peu exigeants quant à la qualité des habitats qu'ils fréquentent. La Tarente de Maurétanie et le Lézard des murailles, à très forte tendance anthropophile, ainsi que la Couleuvre verte et jaune et la Trachémyde à tempes rouges, ubiquistes et adaptables, pénètrent au plus profond du tissu urbain, en s'accommodant de la fréquentation humaine et de milieux fortement artificialisés. Avec la Couleuvre vipérine, ces espèces sont largement répandues sur la commune et ont été trouvées dans des milieux fortement secondarisés : friches urbaines, enrochements, berges de cours d'eau canalisées...

Mais Toulouse compte également deux espèces plus exigeantes d'un point de vue écologique : la Couleuvre à collier et la Coronelle girondine. La présence de la seconde, très spécialisée du point de vue de son régime alimentaire (prédation de petits lézards) (Vacher & Geniez 2010), est très probablement liée à l'importante population de Lézard des murailles des emprises de la voie ferrée au nord de la ville et du maintien de milieux non urbanisés en bordure de cette voie. La Couleuvre à collier se localise quant à elle sur des sites assez bien conservés (présence de boisements naturels, de haies...) et dotés de points d'eau (où elle peut chasser des Amphibiens).

Il convient de relever à ce jour l'absence à Toulouse de la Couleuvre d'Esculape Zamenis longissimus (Laurenti, 1768) et de la Vipère aspic Vipera aspis zinnikeri (Krammer, 1958), espèces également relativement exigeantes en termes de qualité d'habitats. Si la première était déjà considérée par Lahille (1888) comme « assez rare aux environs de Toulouse », la seconde était présente jusqu'à récemment sur le boisement situé sur le lieu-dit « Pouchalou » sur Saint-Orens-de-Gameville (G. Deso com. pers. 2011) à moins de 500 mètres du site de « Malepère ». Jusqu'à six individus différents de ce serpent rare en plaine midi-pyré-



**Figure 12** : Comparaison entre le nombre d'espèces d'Amphibiens et le nombre d'espèces de Reptiles non aviens recensées à Toulouse et en plaine centrale midi-pyrénéenne.

Figure 12: Comparison between the number of species of amphibians and reptiles found in Toulouse and in the central plain of the Midi-Pyrénées Region.

néenne, dont une femelle gravide, ont été observés en 2008. Le bois de « Pouchalou » recèle par ailleurs une forte diversité herpétologique, avec pas moins de 11 espèces de Reptiles et d'Amphibiens : Triton palmé, Salamandre tachetée, Pélodyte ponctué, Rainette méridionale, Crapaud commun, Grenouille rieuse, Lézard des murailles, Lézard vert occidental, Couleuvre verte et jaune, Couleuvre à collier et Vipère aspic (Geniez & Deso 2009). Concernant cette dernière, il convient d'ajouter qu'elle a été également signalée à Ramonville-Saint-Agne (commune voisine de Saint-Orens-de-Gameville) sur le lieu-dit « Cinquante » (J. Maran & J.-P. Vacher com. pers. 2011), soit à environ 1 km de Toulouse. Enfin, citons également la présence du Lézard catalan *Podarcis liolepis liolepis* (Boulenger, 1905) à moins d'un kilomètre de Toulouse sur la commune de Labège (Geniez & Deso 2009). La population recensée sur le lieu-dit « Labège-Innopole » est représentée par la sous-espèce nominative et considérée comme introduite. Compte tenu de sa proximité avec la ville de Toulouse, il est possible que l'espèce puisse y être recensée dans l'avenir.

#### V. CONCLUSION

Les prospections herpétologiques menées dans le cadre de l'inventaire faune et flore de la ville de Toulouse traduisent, tant du point de vue qualitatif que quantitatif, la richesse particulièrement remarquable de ce territoire urbain. C'est sur les limites communales, où l'empreinte « verte » est encore assez bien marquée, que la richesse spécifique est la plus élevée. Les espaces naturels du sud de la commune (« Pech-David et coteaux sud » (16), « Garonne sud et Braqueville » (8), « Zone agricole de Pouvourville » (20)…) abritent ainsi la quasi-

totalité des espèces recensées. *A contrario*, le centre géographique du territoire forme un océan urbain hostile à la plupart des espèces. L'herpétofaune peut toutefois se maintenir sur les rares îlots d'espaces naturels existants, sous conditions que ces habitats soient gérés favorablement (intégration de la biodiversité dans les opérations d'entretien) et bénéficient d'une relative tranquillité (gestion de la fréquentation humaine). Ainsi, six espèces autochtones d'Amphibiens et quatre de Reptiles non aviens fréquentent encore le site de « La Maourine » (11) au sein du quartier très urbanisé de « Borderouge ».

Fort de cet état des lieux, bien que non exhaustif, la ville de Toulouse possède aujourd'hui une vision globale de la qualité biologique des sites disséminés sur son territoire, lui permettant ainsi de prendre en compte la biodiversité locale et de répondre précisément à ses objectifs de préservation et de développement de la biodiversité : orientation des aménagements urbains, gestion de sites favorables à la diversité biologique et sensibilisation de la population à la biodiversité urbaine.

Remerciements – A la ville de Toulouse pour avoir accepté la rédaction de cet article permettant de valoriser les résultats des études d'inventaire, en particulier à Michèle Bleuse, conseillère municipale déléguée à la biodiversité et aux espaces verts, et à Isabelle Salvi et Laurence Berasategui, du Service Écologie Urbaine du Grand Toulouse. Au comité de lecture ayant permis de faire évoluer la première ébauche de l'article : Robert Guyétant, Ivan Ineich, Jean-Christophe de Massary, Guy Naulleau et Claude Pieau. À Grégory Deso pour les compléments apportés. À Norbert Delmas pour les informations concernant l'Orvet fragile.

# RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUAT (Agence d'Urbanisme et d'Aménagement du Territoire) 2008 – La mesure de l'artificialisation des sols pour un suivi de l'étalement urbain. Perspectives Villes. Toulouse Aire urbaine. Observatoire partenarial de l'environnement. Juillet 2008. 4 p. [Accessible Internet] http://www.auat-toulouse.org/IMG/pdf/4P\_EtalUrbain-ImpactEnvir-light.pdf. Consulté le 27 mars 2013.

AUAT (Agence d'Urbanisme et d'Aménagement du Territoire) 2009 – Les impacts environnementaux et l'étalement urbain. *Perspectives Villes. Toulouse Aire urbaine*. Observatoire partenarial de l'environnement. Février 2009. 4 p. [Accesssible Internet] http://www.cnes.fr/automne\_modules\_files/standard/public/p8018\_67df5ce48558cbbd681624a7fe1f24094P\_EtalUrbain3\_klight.pdf. Consulté le 27 mars 2013.

Defos du Rau P. & Crochet P.-A. 1994 – Présence et reproduction de la tarente *Tarentola mauritanica* (Sauria, Gekkonidae) à Toulouse (Haute-Garonne, France). *Bull. Soc. Herp Fr.*, 69-70: 66-67.

Détaint M. & Coïc C. 2003 – La Grenouille taureau : *Rana catesbeiana* Shaw, 1802. *In* Pascal M., Lorvelec O., Vigne J.-D., Keith P. & Clergeau P. (coords), Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et disparitions, pp 154-156. Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum national d'Histoire naturelle. Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris, France. 396 p.

Dray S. & Dufour A.B. 2007 – The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Software*, 22(4): 1-20.

Duguet R. & Melki F. (éds) 2003 – Les amphibiens de France, Belgique et Luxembourg. Collectif ACEMAV (Association pour la connaissance et l'étude du monde animal et végétal), Biotope, Mèze (Collection Parthénope). 480 p.

Frenot S. 2009 - Toulouse, moteur de la forte poussée démographique en Midi-Pyrénées. 6 pages de l'INSEE, 116: janvier 2009. 6 p. [Accesssible Internet] http://www.insee.fr/fr/insee\_regions/midi-pyrenees/themes/six\_pages/6p\_n116/6p\_n116.pdf. Consulté le 27 mars 2013.

Geniez P. & Deso G. 2009 – Découverte de *Podarcis liolepis liolepis* (Boulenger, 1905). (Reptilia : Squamata : Lacertidae) en agglomération toulousaine. *Bull. Soc. Herp Fr.*, 129: 25-33.

Jammes L. & Mandoul H. 1901 – Note sur les amphibiens de la région toulousaine. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 34, Séance du 20 novembre 1901: 94-104.

Lahille F. 1888 – Les Batraciens de Toulouse et des environs. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 22<sup>e</sup> année: 114-119.

Muratet J. 2010 – Première observation d'une Grenouille taureau *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) en région Midi-Pyrénées. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 135-136: 53-55.

Pottier G. 2003 – Guide des reptiles & amphibiens de Midi-Pyrénées. Les escapades naturalistes de Nature Midi-Pyrénées. Nature Midi-Pyrénées, Toulouse. 138 p.

Pottier G., Paumier J.-M., Tessier M., Barascud Y., Talhoët S., Liozon R., D'Andurain P., Vacher J.-P., Barthe L., Heaulmé V., Esslinger M., Arthur C.-P., Calvet A., Maurel C. & Redon H. 2008 – Atlas de répartition des reptiles et amphibiens de Midi-Pyrénées. Collection Atlas naturaliste de Midi-Pyrénées. Nature Midi-Pyrénées, Toulouse. 126 p.

R Development Core Team (2010) - R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, http://www.R-project.org.

UICN France, MNHN & SHF 2009 – La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine. Paris, France. 8 p. [Accesssible Internet] http://www.uicn. fr/IMG/pdf/Liste\_rouge\_France\_Reptiles\_et\_Amphibiens\_de\_metropole.pdf. Consulté le 27 mars 2013.

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

Warwick C. 1991 – Conservation of red-eared terrapins *Trachemys scripta elegans*: threats from international pet and culinary markets. *B.C.G. Testudo* 3(3): 34-44

Manuscrit accepté le 2 avril 2013



Têtards de Crapaud calamite dans une ornière. Borderouge, commune de Toulouse, Haute-Garonne, France - 28 juillet 2011 Photo : Sébastien Albinet
Natterjack toad tadpoles in a rut. Borderouge, Toulouse, Department of Haute-Garonne, France - July

28, 2011 Picture: Sébastien Albinet

# La Vipère aspic *Vipera aspis* (Linnaeus 1758) (Serpentes : Viperidae) en Lorraine

par

#### Pierre GRISVARD

25 rue Mazelin, 55 190 Void-Vacon pierre.grisvard@laposte.net

Résumé – La Vipère aspic atteint sa limite septentrionale en Lorraine. Les données obtenues ces dernières années ont permis d'actualiser et d'améliorer les connaissances sur sa répartition dans cette région. Cet article est ainsi l'occasion de faire un état lieux des connaissances de l'espèce : mentions historiques, répartition, écologie, statut et menaces. La localisation la plus septentrionale se situe maintenant à environ 9 km du Luxembourg. Sa répartition s'explique par des facteurs biogéographiques et climatiques (précipitations, ensoleillement). Elle est essentiellement inféodée aux paysages des côtes de Meuse et de Moselle. Les habitats fréquentés dans la région sont principalement les pelouses calcaires et dans une moindre mesure les anciennes voies ferrées et carrières. Sa répartition semble négativement corrélée à celle de la Couleuvre verte-et-jaune (*Hierophis viridiflavus*), espèce également en limite de répartition en Lorraine. Les populations de vipères ont fortement régressé ces dernières décennies. Les principales causes de ce déclin semblent être la perte des habitats, notamment les pelouses calcaires, et la destruction directe des serpents.

Mots-clés: Vipera aspis, Lorraine, répartition, menaces, régression des populations.

Summary – The asp viper *Vipera aspis* (Linnaeus 1758) (Serpentes: Viperidae) in Lorraine. The asp viper (*Vipera aspis*) reaches its northern range limit in Lorraine. The observations obtained these last years update and improve the knowledge on its distribution in this region. This article draws up the inventory of our knowledge on the species: historical mentions, distribution, ecology, conservation status and threats. The northernmost known locality is situated approximately 9 km away from Luxembourg. Its distribution is explained by biogeographical and climatic factors (precipitations, sunshine). It is essentially found in the hillsides of Meuse and of Moselle. Habitats used in the region are mainly meadows on limestone, old railroads, and quarries. Its distribution seems negatively correlated with that of the Western whip snake (*Hierophis viridiflavus*), a species also in its northernmost limit of distribution in Lorraine. The populations of asp vipers have strongly declined these last decades. The main causes seem to be the loss of habitats, in particular meadows on limestone, and the direct destruction of snakes.

**Key-words**: *Vipera aspis*, Lorraine, distribution, threats, decline of the populations.

#### I. INTRODUCTION

La Vipère aspic (*Vipera aspis*) est une espèce para-méditerranéenne étendue présente en Espagne, en Suisse, en France et en Italie (Naulleau & Monney 2010). Une population relictuelle existe également en Allemagne dans le sud de la Forêt Noire (Cambensy 1984, Laufer 1998). D'après les dernières données françaises, son aire de répartition a tendance à s'étendre vers le Nord (Naulleau 2003, Naulleau & Monney 2010). Son statut actuel est non-

menacé (LC) en Europe (Cox & Temple 2009) ainsi qu'en France (UICN France *et al.* 2009). La région Lorraine, et plus précisément le département de la Moselle, est la limite septentrionale de l'espèce. Il existe plusieurs publications sur sa répartition dans cette région mais toutes sont maintenant relativement anciennes. Tous ces articles se concentrent surtout sur ses limites de répartition mais assez peu au reste de la région et à l'état de ses populations. Pourtant, les reptiles non aviens sont en déclin à l'échelle mondiale (Gibbons *et al.* 2000) et il semblerait que ce soit également le cas pour les populations de serpents (Reading *et al.* 2010). Le constat est le même en Europe où une grande proportion des populations de reptiles non aviens sont en déclin (Cox & Temple 2009). C'est pourquoi il est primordial de faire un point sur l'état des populations de cette espèce en Lorraine, qui reste jusqu'ici inconnu.

Ces dernières années, de nombreuses données lorraines sont venues améliorer les connaissances sur la répartition et l'écologie de la Vipère aspic. Une synthèse des connaissances historiques de l'espèce sera d'abord présentée en prenant en compte les dernières publications. Puis, à partir des nouvelles données recueillies, une carte de répartition sera exposée en intégrant toutes les données historiques. Une analyse sur l'écologie de l'espèce et ses spécificités régionales sera ensuite abordée. Les connaissances historiques associées à l'étude de sa répartition et à son écologie permettront d'établir son statut et les menaces qui la concernent.

# II. ÉTAT DES CONNAISSANCES HISTORIQUES EN LORRAINE

La Lorraine est caractérisée par un climat continental ayant une influence océanique. Les saisons sont bien contrastées avec des hivers assez froids et des étés pouvant être chauds. La Lorraine peut être découpée d'ouest en est en trois grands ensembles : (1) La région des côtes dont les principales sont les côtes du Barrois, les côtes de Meuse et les côtes de Moselle. Principalement calcaires, elles sont orientées selon un axe nord-sud. Ces côtes sont entrecoupées de vallées dans lesquelles coulent des rivières telles que l'Ornain, la Meuse ou encore la Moselle. (2) Le plateau lorrain marneux et argileux composé de grands massifs forestiers, de prairies et de cultures. Quelques buttes témoins dominent les plaines à l'est des Côtes de Moselle. (3) Le massif vosgien, très forestier (résineux) et culminant à plus de 1 300 m, où le climat y est plus humide et plus froid que dans le reste de la région.

La première mention certaine de *Vipera aspis* en Lorraine est de Fournel (1836) qui l'indique sur les côtes de Moselle à Châtel-Saint-Germain, Lorry et Gorze.

Les côtes de Moselle sont les plus citées dans la littérature de la fin du XIX° et du XX° siècles. L'Ouest de la ville de Metz est mentionnée de nombreuses fois (Escherich 1905, Schreitmüller & Wolterstorff 1923), de même que plusieurs communes situées entre Nancy et Metz (Holandre 1851, Tétry 1938, Delafosse 1950, Müller 1970, Poivre 1978, Pihan 1979, Saint Girons 1989). Avec la région de Metz, la forêt de Haye située entre Nancy et Toul, est le second secteur le plus cité (Geoffroy Saint-Hilaire 1860, Dumont 1906, Tétry 1938, Parent 1976, Poivre 1978, Saint Girons 1978). La présence de la vipère est également signalée dans toute la vallée du Rupt-de-Mad (Müller 1970, Pihan 1979) et dans le pays de Neufchâteau (Kaufmann 1893, Naulleau 1968, Baumgart *et al.* 1983). Plus récemment, quelques auteurs citent la vipère dans plusieurs communes du Barrois et des côtes de Meuse (Parent 1976, 1981, Saint Girons 1989).

La donnée la plus septentrionale de l'espèce se situe sur les côtes de Moselle à Marange-Silvange – située à 12 km au nord de Metz (Parent 1976). Saint Girons (1997) note d'ailleurs qu'elle atteint presque la frontière du Luxembourg dans la vallée de la Moselle mais sans citer précisément de commune(s).

Plusieurs auteurs s'accordent pour noter l'absence de l'espèce sur la rive droite de la Moselle (Delafosse 1950, Müller 1970) ainsi que sur le plateau lorrain et dans le massif des Vosges (Poivre 1978, Saint Girons 1997). Poivre (1978) constate que la limite de répartition est mal définie dans le Nord-Est, c'est pourquoi Saint Girons (1989) incite à la recherche de l'espèce sur ses limites de répartition.

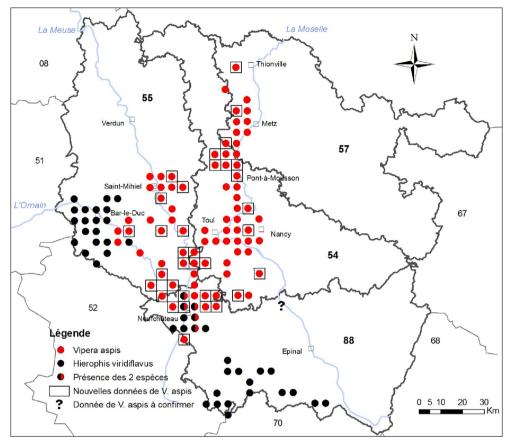
La première carte de répartition a été réalisée par Poivre (1978), qui distingue les données confirmées des données « signalées ». Mais cette carte ne prend pas en compte toutes les données citées précédemment et se limite à la région de Metz, à la forêt de Haye et au Sud-Ouest de la Meurthe-et-Moselle. Il indique des stations à confirmer dans l'extrême sud de la Meuse. François (1995) avait également initié un travail de synthèse sur la vipère en 1995. Il avait alors dressé une carte de répartition approximative faisant l'objet d'une présentation lors du 24e congrès de la SHF à Nancy (29/06-01/07/1995). Les connaissances sur l'espèce en étaient améliorées, cependant cet auteur reprend plusieurs données qu'il considère comme douteuses.

Ainsi, les connaissances sur la répartition de *Vipera aspis* dans la première moitié du xxe siècle sont très succinctes. Elle n'est connue que de quelques communes des environs de Metz et de la forêt de Haye. À partir des années 50, de nombreuses publications permettent de préciser progressivement sa répartition. Elle est alors mentionnée dans une grande partie des côtes de Moselle de Nancy à Metz ainsi que dans la vallée du Rupt-du-Mad. Le pays de Neufchâteau et le Sud meusien seront ensuite mentionnés mais de manière moins précise.

# III. DISTRIBUTION ACTUELLE ET ANALYSE DE RÉPARTITION

Depuis la première carte établie par Poivre (1978), le Collectif de la Commission Reptiles et Amphibiens de Lorraine (CRA) a édité une seconde carte dans le Pré-Atlas de répartition des amphibiens et reptiles de Lorraine (Kern 2004). La répartition est largement complétée et de nouvelles stations apparaissent, notamment dans le Sud meusien (Barrois, côtes de Meuse) et le pays de Neufchâteau. La mention la plus septentrionale devient alors Moyeuvre-Petite dans la vallée de l'Orne à 20 km au nord de Metz. L'auteur mentionne également une donnée à confirmer à Charmes sur la rive droite de la Moselle. Néanmoins, plusieurs communes citées de la littérature ci-dessus ne sont pas reprises dans cette carte.

Depuis 2004, de nouvelles observations de vipères sont venues compléter et préciser la carte de répartition du pré-atlas. Ces données proviennent de plusieurs études réalisées en Lorraine, des membres bénévoles de la CRA ainsi que du projet CARNET-B (Cartographie Nationale des Enjeux Territoriaux de Biodiversité Remarquable, porté par la DREAL Lorraine en collaboration avec le Muséum national d'Histoire naturelle). Parmi les 268 données de Vipère aspic, 142 données sont nouvelles depuis la dernière carte (soit 53 % des observations). La carte établie (Fig. 1) présente la répartition de l'espèce en Lorraine sur la base de toutes ces données mais prend également en compte toutes les mentions historiques citées de la littérature et omises par les précédents auteurs.



**Figure 1:** Répartition de *Vipera aspis* et *Hierophis viridiflavus* en Lorraine Figure 1: Distribution of *Vipera aspis* and *Hierophis viridiflavus* in Lorraine

Par rapport à la dernière carte de répartition, de nouvelles stations sont apparues. Sur les 85 mailles 5 × 5 km (mailles téléchargeables sur le site internet de l'INPN: http://inpn.mnhn.fr/download/fr/maps.jsp) qui composent la répartition de l'espèce, 35 sont nouvelles, soit 41 % de la répartition. Certaines comblent des lacunes de répartition, d'autres étoffent et précisent les zones déjà connues. Les nouvelles données concernent principalement:

- Les côtes de Moselle à l'ouest de Thionville qui correspondent à la donnée la plus septentrionale actuellement connue de l'espèce. Elle est située à seulement neuf kilomètres du Luxembourg. Cette station est fortement menacée car elle est petite (environ 0,65 ha), isolée et déconnectée des stations plus au sud par l'autoroute A30.
- La vallée du Rupt-de-Mad qui était déjà connue mais non reprise dans les dernières cartes. De nouvelles observations ont aussi permis d'actualiser les données historiques. L'espèce est présente sur toutes les côtes du Rupt-de-Mad depuis Arnaville jusqu'à Thiaucourt.
- Les côtes de Moselle au nord de Pont-à-Mousson qui étaient déjà mentionnées par Müller (1970) mais qui n'avaient pas été figurées sur les cartes récentes (Kern 2004).

- Le pays de Neufchâteau qui était peu documenté dans la littérature et souvent de manière imprécise. En effet, l'espèce y a été signalée plusieurs fois sans que les communes ne soient citées. Seuls Baumgart *et al.* (1983) mentionnent neuf communes autour de Neufchâteau.
- Le Sud de la Meuse avec la vallée de l'Ornain et surtout les côtes de Meuse autour de Commercy.

La répartition montre clairement une expansion vers le nord sur les côtes de Meuse, sur les côtes de Moselle et, dans une moindre mesure, sur les côtes du Barrois par la vallée de l'Ornain. Cette répartition relève d'une migration très ancienne. Suite au réchauffement postglaciaire, la vipère a colonisé ces côtes (Poivre 1978, Saint Girons 1989) pour s'étendre ensuite dans les vallées adjacentes à la Meuse et à la Moselle. Cette colonisation vers le nord par les côtes de Moselle s'observe aussi pour d'autres espèces à tendance méditerranéenne (Müller 1971). La répartition de Vipera aspis est conditionnée par la présence d'habitats favorables sur les côtes mais également par des facteurs climatiques (Saint Girons 1989), essentiellement l'ensoleillement printanier et estival (Kern 2004). Les précipitations semblent aussi jouer un rôle important. En effet, la vipère semble absente des zones où les précipitations annuelles moyennes sont d'environ 1100 mm (Ouest, Sud-Ouest et Nord meusien) et rare avec des précipitations annuelles moyennes d'environ 1000 mm (Vosges et côtes de Meuse). À l'inverse, la vipère est plus fréquente sur les côtes de Moselle où les précipitations sont beaucoup moins importantes de 750 à 900 mm (Source : Météo France 1971-2000). Les différences climatiques qui existent au sein de la région ainsi que le déficit en habitats favorables dans le Nord meusien expliquent par ailleurs la dissymétrie entre les aires de répartition des côtes de Meuse et de Moselle (Parent 1981, Saint Girons 1997). Renner (1996) attribue aussi les limites d'aires de répartition d'autres espèces de l'herpétofaune lorraine (Hierophis viridiflavus, Pelodytes punctatus) au climat, et plus précisément à la confluence du domaine atlantique et du domaine médio-européen, ainsi qu'à la caractéristique de certains biotopes qui permettent l'avancée d'espèces plutôt méridionales.

Ainsi, Vipera aspis est principalement inféodée aux côtes et apparaît très rarement dans les plaines. Cela s'explique par la présence d'habitats favorables sur les côtes et par le climat passé et actuel (ensoleillement et précipitations). En vue d'éventuelles stations isolées plus au nord de la limite actuelle – qui seraient les témoins d'une expansion plus importante lors de périodes climatiques plus chaudes (Saint Girons 1989) – l'espèce serait surtout à rechercher sur les côtes de Meuse au nord de Dompcevrin et sur les côtes de Moselle au nord de la latitude de Thionville. D'autre part, Proess (2007) indique qu'elle n'a jamais été trouvée au Luxembourg mais qu'il est possible de la trouver dans le sud de ce pays. À l'inverse, la Vipère aspic est absente de la plaine, du Sud et du Sud-Ouest des Vosges. En effet, elle est absente du val de Saône et de l'extrême Nord de la Franche-Comté (Pinston et al. 2000). Elle est également certainement absente au nord de Verdun et sur la rive droite de la Moselle au nord de Nancy. Pourtant, il existe une observation récente à Charmes (à reconfirmer, com. pers. Gérard C., CEN Lorraine, 2002), sur des bancs de galets en rive droite de la Moselle. De plus, Parent (1981) la signale jusque sur les graviers de cette rivière et Naulleau (1997) indique qu'elle est capable de traverser des cours d'eau. Il serait donc intéressant de confirmer cette donnée.

Toutes les espèces lorraines de reptiles non aviens ont été trouvées en syntopie avec la Vipère aspic. Cependant, la Couleuvre verte-et-jaune *Hierophis viridiflavus* semble marquer

une nette compétition interspécifique avec la vipère, ce qui induit l'exclusion de cette dernière (Fig. 1). En effet, bien que sur la figure 1 cinq mailles contiennent les deux espèces, il n'existe que deux sites connus qui hébergent les deux espèces (Neufchâteau et Circourtsur-Mouzon). Cette situation peut s'expliquer en partie par leur écologie. La Couleuvre verte-et-jaune est potentiellement prédatrice de la Vipère aspic (Naulleau & Monney 2010) et ces deux espèces peuvent être soumises à une compétition alimentaire interspécifique forte, notamment chez les juvéniles (Luiselli & Angelici 1996). Ce sont également deux espèces très thermophiles, sans doute aussi en compétition en Lorraine pour les postes d'insolation. Enfin, ces deux espèces sont en limite d'aire de répartition dans la région, les effets de la compétition auraient donc d'autant plus d'impacts sur les populations de l'espèce la moins compétitive. Toutes ces raisons pourraient expliquer l'exclusion de la Vipère aspic de certains sites pourtant *a priori* favorables comme par exemple à Naives-Rosières (55).

## IV. HABITATS OCCUPÉS PAR LA VIPÈRE ASPIC EN LORRAINE

Excepté les individus situés en haute altitude (Alpes, Pyrénées), les individus lorrains sont ceux qui subissent les conditions les plus sélectives. Ils vont toujours privilégier les milieux les plus secs et les mieux ensoleillés (Kern 2004). De fait, les pelouses calcaires (Fig. 2) constituent le milieu de prédilection de la Vipère aspic en Lorraine avec 39,2 % des



**Figure 2 :** Pelouse calcaire à Chauvoncourt (55) (Photo : D. Aumaitre) Figure 2: Meadow on limestone in Chauvoncourt (55) (Picture: D. Aumaitre)

stations occupées. Il existe aussi plusieurs stations de vipère sur des voies ferrées (désaffectées) situées en plaine ou au pied des côtes (11,4%). Ces biotopes sont de très bons substituts aux pelouses et participent à la dispersion des reptiles (Graitson 2006), notamment dans les plaines pour le cas lorrain. Les anciennes carrières sont également des milieux très fréquentés par la vipère (11,4%). Les friches (7,6%) et les coteaux boisés (7,6%) sont aussi occupés par l'espèce. Les autres milieux fréquentés sont minoritaires : prairie sèche (6,3%), verger (5,1%), forêt de feuillus (3,8%), lisière forestière (3,8%), talus de bord de route (2,5%) et vigne (1,3%).

Les caractéristiques communes à tous ces habitats sont un bon ensoleillement (Poivre 1978, Naulleau 1997, Pinston *et al.* 2000) ainsi que la présence de pierriers, murets, rochers ou éboulis (obs. pers.). D'ailleurs, une particularité de la région est la fréquentation par la vipère des forts construits par les français et les allemands entre 1870 et 1918, principalement autour de Toul, Metz et sur les côtes de Meuse (Delafosse 1950). En effet, ces forts sont érigés sur le sommet des côtes, et leurs environs immédiats sont relativement ouverts (faciès de pelouses). Les pelouses calcaires et coteaux accueillant la vipère sont tous orientés au sud, sud-est voire sud-ouest (Müller 1970, Poivre 1978, Parent 1981) permettant ainsi une insolation journalière maximale et par conséquent les meilleures conditions d'héliothermie.

Les milieux utilisés par les vipères dans la région correspondent à ceux trouvés dans la littérature. Cependant, les biotopes lorrains semblent soumis à des facteurs écologiques plus stricts que dans le reste de son aire de répartition. Ainsi, certains auteurs citent parfois la vipère dans des milieux humides (Naulleau 1997, Pottier 2003, Naulleau & Monney 2010) ce qui n'est jamais le cas en Lorraine.

#### V. STATUT, MENACES ET CONSERVATION

Plusieurs auteurs du début du XX° siècle indiquent que la vipère n'est pas rare, voire commune, dans certains sites (Fournel 1836, Dumont 1906, Tétry 1938). De même, certaines populations de vipères (Metz, forêt de Haye) étaient considérées comme localisées mais denses (Delafosse 1950, Parent 1981). Les primes accordées durant des décennies dans les départements lorrains pour les destructions de vipères ont occasionné beaucoup de dégâts aux populations de serpents. Ainsi, dans plusieurs communes des côtes de Moselle (Gorze, Gravelotte, Châtel-Saint-Germain,...) et du pays de Neufchâteau, plusieurs dizaines, voire centaines de serpents étaient tués en quelques semaines. Par exemple, dans les années 1940, Delafosse (1950) comptabilise 461 vipères tuées uniquement sur six communes aux alentours de Metz en seulement quatre ans. À Villers-sur-Meuse, plus de 200 serpents ont été capturés et tués en seulement trois semaines (Chevallier 1863). Même si les animaux tués ne sont pas tous des vipères, cela laisse imaginer l'impact d'une telle destruction sur les populations de serpents dont les vipères.

Plus récemment, Poivre (1978) mentionne qu'il n'a jamais pu en rencontrer plus de deux en une demi-journée et Baumgart *et al.* (1983) écrivent que l'espèce est beaucoup plus rare dans le pays de Neufchâteau qu'il y a 50 ans. Enfin, Pinston *et al.* (2000) notent également un déclin marqué ces 50 dernières années au moins dans la moitié nord de la Franche-Comté, région limitrophe avec la Lorraine.

Aujourd'hui, la grande majorité des observations ne concerne qu'un ou deux individus en une journée (Commission Reptiles et Amphibiens de Lorraine 2012). Pourtant, la recher-

che et l'observation de cette espèce sont considérées assez aisées grâce à sa thermorégulation comportementale (Pinston *et al.* 2000, Kern 2004). Mais la plupart des populations paraissent maintenant en si faibles effectifs qu'il est difficile d'observer des individus (exemple : pelouse calcaire de Choloy-Ménillot où l'espèce était régulièrement observée jusque dans le milieu des années 90 mais n'a plus été observée depuis). En effet, Kéry (2002) a calculé que la probabilité de détection des serpents augmente avec la taille de la population. Il a calculé dans le Jura qu'un site doit être prospecté 12 fois pour être sûr à 95 % qu'il est inoccupé par la Vipère aspic. Beaucoup de sites ont ainsi été difficiles à découvrir ces dernières années car les populations sont petites et localisées. Les populations de vipères semblent donc avoir fortement diminué en Lorraine ces dernières décennies.

Les causes de ce déclin sont multiples, avec en premier lieu, la destruction directe. Les primes pour captures et destructions de vipères, instaurées depuis le XIX<sup>e</sup> siècle, ont pu faire disparaître certaines populations ou en tout cas avoir un impact non négligeable (Müller 1970), comme cela semble être le cas pour la Haute-Saône (Pinston *et al.* 2000). Dumont (1906) indique, lui-même, que la mise en place de primes accordées aux captures de vipères « pourrait, au bout d'un certain temps, assurer la destruction de ces animaux ». La destruction directe des serpents est malheureusement toujours d'actualité, souvent par peur ou méconnaissance.

Un autre facteur majeur de déclin est la destruction de ses habitats (Baumgart *et al.* 1983, Saint Girons 1997, Pinston *et al.* 2000, Naulleau & Monney 2010): destruction des haies (en Lorraine en 1993: 13 489 ha et en 2004: 10 728 ha; Source: Enquête Teruti), urbanisation sur les côtes notamment sur l'axe Nancy-Metz-Thionville. L'abandon des pratiques agropastorales est aussi une menace importante car elle contribue à la perte de ses habitats par la fermeture des milieux (Pinston *et al.* 2000, Naulleau & Monney 2010). Or, en Lorraine plus qu'ailleurs, la vipère a besoin de milieux ouverts à semi-ouverts pour thermoréguler. Une comparaison diachronique des sites à *Vipera aspis* à Arnaville et à Novéant-sur-Moselle sur les côtes de Moselle montre très clairement l'importance de la fermeture des milieux au cours de ces dernières décennies (Fig. 3). Dans les années 50, ces côtes étaient composées de pelouses calcaires entretenues par du pâturage ovin. L'abandon de cette pratique et la plantation de résineux dans les années 70 et 80 ont progressivement fermé le milieu qui est devenu non favorable à la Vipère aspic.

La fermeture des milieux en association avec la destruction des habitats et la rupture des continuités écologiques, conduisent à l'isolement des populations et à l'appauvrissement génétique. De plus, les populations lorraines semblent moins importantes que d'autres populations plus méridionales. En effet, le nombre d'individus observés en une journée est nettement moins important que dans le Sud et l'Ouest de la France (Poivre 1978). Par ailleurs, certains auteurs avancent que l'espèce aurait plus de difficultés à se reproduire dans le Nord que dans le Sud de sa répartition (Poivre 1978, Saint Girons 1997). Les populations ont donc beaucoup plus de mal à se reconstituer et sont moins résistantes aux menaces (Poivre 1978, Saint Girons 1997, Naulleau 2002).

En conséquence, il est nécessaire de protéger les sites existants, de limiter l'urbanisation sur les côtes et de contribuer au maintien de l'activité agropastorale surtout sur les côtes de Moselle. La restauration des haies et des murets de pierres sèches serait également favorable aux populations de vipères et aux reptiles non aviens en général.



**Figure 3 :** Vues aériennes des sites de *Vipera aspis* à Arnaville et Novéant-sur-Moselle en 1951 à gauche et en 2009 à droite (Source : © 2011 - IGN)

Figure 3: Aerial views of sites of *Vipera aspis* in Arnaville and Novéant-sur-Moselle in 1951 to the left and in 2009 to the right (Source: © 2011 - IGN)

#### VI. CONCLUSION

La Vipère aspic est connue en Lorraine depuis maintenant plus d'un siècle. Progressivement, les connaissances sur sa répartition se sont améliorées. Les cartes incomplètes réalisées jusqu'ici ont permis de mettre en évidence les lacunes de prospection.

Les nombreuses données de ces dernières années ont permis de préciser la répartition de *Vipera aspis*. La connaissance et la compréhension de sa distribution régionale sont plus précises. L'espèce est principalement présente sur les côtes de Meuse et de Moselle et dans les vallées adjacentes. Sa limite septentrionale est désormais située à la latitude de Thionville sur les coteaux nord du val de Fensch, à environ 9 km du Luxembourg. Sa situation particulièrement précaire compte tenu de l'isolement et de la densité urbaine mériterait une protection. L'espèce pourrait également être trouvée plus au nord sur les côtes de Moselle (Escherange,...) ainsi que plus au nord sur les côtes de Meuse (Villers-sur-Meuse, Génicourt-sur-Meuse, Dieue-sur-Meuse). Des pelouses sèches sont encore présentes dans ces localités, les températures et le niveau des précipitations semblent favorables à la présence de la Vipère aspic.

La distribution de la vipère dans le Barrois et le pays de Neufchâteau semble négativement corrélée à la distribution de *Hierophis viridiflavus*. Ces deux espèces entrent probablement en compétition ce qui expliquerait un phénomène d'exclusion. Une étude plus approfondie dans le pays de Neufchâteau, principalement sur les deux sites connus pour abriter simultanément les deux espèces, pourrait mettre en évidence les facteurs qui déterminent l'occupation des sites par la vipère (compétition pour les ressources alimentaires et les postes d'insolation, prédation).

Les pelouses calcaires sont les milieux de prédilection de la Vipère aspic en Lorraine. Plusieurs de ces pelouses accueillant la vipère sont protégées et gérées par le CEN Lorraine. Les carrières et les voies ferrées (désaffectées) semblent prendre une part également importante comme substitut dans les plaines et pour la dispersion des individus. La reconversion et la bonne gestion de ces milieux en accord avec Réseau Ferré de France et les carriers sont donc essentielles.

La comparaison entre la littérature et les données actuelles montre une très nette régression de la Vipère aspic. En effet, commune dans certains sites au début du xxe siècle, elle y est devenue difficilement observable aujourd'hui. Ce déclin des populations est principalement dû à la prime accordée il y a quelques décennies pour les destructions de vipères. Cette régression a aussi pour cause la perte des habitats par l'urbanisation et l'abandon des pratiques agropastorales sur les côtes. Ces deux facteurs entraînent la disparition de l'habitat préférentiel de la vipère en Lorraine : les pelouses calcaires. Cette évolution a eu pour effet l'isolement des populations qui représente également une menace pour l'espèce. En effet, beaucoup d'observations ne concernent qu'un ou deux individus et parfois sur des sites isolés. Il est donc nécessaire de maintenir les pelouses calcaires et la continuité écologique des paysages ouverts sur les côtes. Il est également important de limiter l'urbanisation principalement sur les côtes de Moselle afin de conserver les populations de Vipère aspic.

La carte de répartition établie dans cet article est maintenant suffisamment exhaustive pour observer une éventuelle modification de la distribution régionale de l'espèce dans les années à venir. Par exemple, le changement climatique serait favorable à l'espèce pour une éventuelle migration plus au nord, même si les possibilités de migration sont faibles à cause d'un manque de connexions dues à la fermeture des milieux et à l'urbanisation. D'autre part, il serait intéressant de mettre en place des indicateurs de suivi de la taille de certaines populations afin d'évaluer leurs viabilités. Le suivi temporel des reptiles en cours d'élaboration par la SHF conviendrait pour connaître l'importance des variations apparentes d'effectifs des populations. Afin de connaître la taille de certaines populations, il serait également intéressant d'appliquer la méthode de capture-marquage-recapture. Celle-ci a déjà fait ses preuves sur des populations de Vipère aspic dans le Jura (Flatt *et al.* 1997). La combinaison de ces deux méthodes permettrait d'identifier les sites prioritaires à conserver.

Remerciements – Je remercie tout particulièrement Damien Aumaitre et Christophe Courte ainsi que les relecteurs Guy Naulleau et un anonyme pour la correction de cet article. Leurs remarques ont largement contribué à son amélioration. Mes remerciements s'adressent également à Jean-Pierre Vacher pour la correction des textes anglais et à Xavier Bonnet pour ses conseils. Je tiens aussi à remercier l'ensemble des observateurs qui ont fourni leurs données à la CRA: Renner M. (47), Koenig J-C. (25), Aumaitre D. (20), Grisvard P. (16), Lehouck M. (14), Meysmans A. (13), Gaillard M. (12), Chemin S. (11), François J. (11), Despaquis G. (9), Gsegner C. (9), Kuchler C. (7), Phillippe D. (7), Schmidt S. (7), Bergerot J-M. (5), Vitzthum S. (5), Arets M. (4), Baudet C. (4), Colardelle F. (4), Courte C. (4), Frissen D. (4), Leblanc G. (4), Moors C. (4), Schwaab F. (4), Tilmans R. (4), Avril N. (3), Godé L. (3), Midy S. (3), Muller F. (3), Patier N. (3), Robillot L. (3), Baille R. (2), Baudoin J-M. (2), Delatre B. (2), Etienne V. (2), Ferry B. (2), Henry T. (2), Kern S. (2), Kieffer P. (2), Kopf M. (2), Maison de l'environnement de Vaudigny (2), Massot S. (2), NEOMYS (2), Sardet E. (2), Aubry P. (1), Becker J. (1), Breton F. (1),

Cavelier D. (1), Clément J-M. (1), Crouzier O. (1), Czaplinski S. (1), Dabry J. (1), Dao J. (1), Didier C. (1), Eggert C. (1), Hacker P. (1), Jaussaud E. (1), Jimenez F. (1), Joncour R. (1), Kalan V. (1), Kinet T. (1), Lemoine C. (1), Lesclavec J. (1), Levivier A. (1), Liegois G. (1), Lincker J-C. (1), Massit P. (1), Maurice J-P. (1), Montagne P. (1), Naulleau G. (1), Pierrot S. (1), Puttemans A. (1), Richard P. (1), Simont V. (1), Stasser C. (1), Vogel G. (1).

# VII. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Baumgart G., Parent G.H. & Thorn R. 1983 – Observations récentes de la Vipère péliade (*Vipera berus* L.) dans le massif vosgien. *Ciconia*, 7(1): 1-23.

Cambensy J. 1984 – Vorkommen der Aspis-Viper, *Vipera aspis aspis* (Linnaeus, 1758) in Baden-Württemberg (Serpentes: Viperidae). *Salamandra*, 20 (1): 56-58.

Chevallier M.A. 1863 – Destruction des vipères. *In*: Chevallier M.A. (éd.), Journal de Chimie Médicale de Pharmacie de Toxicologie et Revue des Nouvelles Scientifiques Nationales et Etrangères, pp. 303-306. Paris. 4° Série, Tome IV, (1). 772 p.

Commission Reptiles et Amphibiens de Lorraine 2012 – Base de données. Conservatoire des Sites Lorrains.

Cox N.A. & Temple H.J. 2009 – European Red List of Reptiles. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. 32 p.

Delafosse W. 1950 - La Vipère aspic en Moselle. Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle, 36: 127-130.

Dumont P. 1906 – La vipère dans nos pays. Bull. Soc. Sci. Nancy, Série III, 6(4): 77-84.

Escherich K. 1905 – Die Reptilien von Elsass-Lothringen, Mitt. Philomat. Ges. Els.-Lothr., 13(3): 196-208.

Flatt T., Dummermuth S. & Anholt B.R. 1997 – Mark-Recapture Estimates of Survival in Populations of the Asp Viper, *Vipera aspis aspis J. Herpetol.*, 31(4): 558-564.

Fournel D.H.L. 1836 – Faune de la Moselle ou manuel de zoologie contenant la description des animaux libres ou domestiques observés dans le département de la Moselle. 2 vol. Impr. Verronais, Metz, Paris Legrand. 512 p.

François J. 1995 – La Vipère aspic en Lorraine. *In*: 35° Congrès de la Société Herpétologique de France, p. 75. Nancy, du 29/06/1995 au 01/07/1995. Prof. Christian Dournon, Laboratoire de biologie expérimentale-immunologie, Université Henri Poincaré Nancy 1.80 p.

Geoffroy Saint-Hilaire I. 1860 – Extraits des procès verbaux des séances générales de la société. Séance du 6 janvier 1860. *In*: Bulletin de la Société impériale zoologique d'acclimatation, pp 33-40. Tome VII, Paris. 651 p.

Gibbons J.W., Scott D.E. Ryan T.J., Buhlmann K.A., Tuberville T.D., Metts B.S., Greene J.L., Mills T., Leiden Y., Poppy S. & Winne C.T. 2000 – The global decline of Reptiles, déjà vu Amphibians. *BioScience*, 50(8): 653-666.

Graitson E. 2006 – Répartition et écologie des reptiles sur le réseau ferroviaire en Wallonie. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 120: 15-32.

Holandre J. 1851 – Catalogue des animaux vertébrés observés et recueillis dans le département de la Moselle. *Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle*, 6: 87-132.

Kaufmann M. 1893 – Les Vipères de France, morsures, traitement. Asselin et Houzeau (éds.). Impr. Crété. Paris. 180 p.

Kern S. 2004 – Pré-atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de Lorraine. Commission Reptiles et Amphibiens. Conservatoire des Sites Lorrains. Cd-Rom.

Kéry M. 2002 – Inferring the absence of a species - a case study of snakes. *J. Wildl. Manage.*, 66(2): 330-338.

Laufer H. 1998 – Die Roten Listen der Amphibien und Reptilien Baden-Württembergs (3. Fassung, Stand 31.10.1998). 34 p.

Luiselli L. & Angelici F.M. 1996 – The prey spectrum of terrestrial snakes in the Tolfa Mountains (Latium, Central Italy). A synthesis from earlier analyses. *Herpetozoa*, 9(3/4): 111-119.

Müller P. 1970 – Die saarlandnächsten Fundorte der Aspisviper (*Vipera aspis*). Faun.-florist. Not. Saarland, 3(4): 25-27.

Müller P. 1971 - Biogeographische Probleme des Saar-Mosel-Raumes dargestellt am Hammelsberg bei Perl. *Faun.-florist. Not. Saarland*, 4: 1-14.

Naulleau G. 1968 – Le comportement des vipères. Bull. Acad. Soc. Lorraines Sci., 7(2): 199-200.

Naulleau G. 1997 – La vipère aspic. Collection Approche (n° 11), Éditions Éveil Nature, Saint-Yrieix-sur-Charente, France. 72 p.

Naulleau G. 2002 – Bocage et dynamique des populations de reptiles. Journées d'études européennes sur les bocages. Ruralité, faune sauvage et développement durable. Le bocage, enjeux de territoire pour demain. Actes du colloque. Cerizay (79) - 16 et 17 octobre 2002. 8 p.

Naulleau G. 2003 – Évolution de l'aire de répartition en France, en particulier au centre ouest, chez trois serpents : extension vers le nord (la Couleuvre verte et jaune, *Coluber viridiflavus* Lacepède et la Vipère aspic, *Vipera aspis* Linné) et régression vers le nord (la Vipère péliade, *Vipera berus* Linné). *Biogeographica*, 79(2): 59-69.

Naulleau G. & Monney J.-C. 2010 – La vipère aspic *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758). *In*: Vacher J.-P. & Geniez M. (éds), Les reptiles de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. Biotope, pp 486-495. Mèze (Collection Parthénope); Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 544 p.

Parent G.H. 1976 – Mise en point sur l'Herpétofaune de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg et des territoires adjacents. *Bull. Soc. Nat. Luxemb.*, 79: 79-131.

Parent G.H. 1981 – Esquisse écologique du peuplement herpétologique du Nord-Est de la France. *Soc. Hist. Nat. Moselle*, 43: 339-389.

Pihan J.C. (coord.) 1979 – Mammifères, batraciens et reptiles. Volume 4 La Nature en Lorraine, Éditions Mars et Mercure, Wettolsheim, Impr. S.A.E.P. Colmar-Ingersheim. 121 p.

Pinston H., Craney E., Pépin D., Montadert M. & Duquet M. 2000 – Amphibiens et reptiles de Franche-Comté. Atlas commenté de répartition. Groupe Naturaliste de Franche-Comté. Besançon. 116 p.

Poivre C. 1978 – La Vipère aspic en Lorraine (*Vipera aspis* L.) Étude préliminaire, 103<sup>e</sup> Congrès Sociétés Savantes, Nancy, Sci., fascicule III: 52-62.

Pottier G. 2003 – Guide des reptiles & amphibiens de Midi-Pyrénées. Les escapades naturalistes de Nature Midi-Pyrénées. 138 p.

Proess R. (éd.) 2007 – Verbreitungsatlas der Reptilien des Großherzogtums Luxemburg. Travaux scientifiques du Musée national d'histoire naturelle, Luxembourg. Ferrantia, 52.58 p.

Reading C.J., Luiselli L.M., Akani G.C., Bonnet X., Amori G., Ballouard J.M., Filippi E., Naulleau G., Pearson D. & Rugiero L. 2010 – Are snake populations in widespread decline? *Biol. Lett.*, 6: 777-780. doi:10.1098/rsbl.2010.0373.

Renner M. 1996 – Amphibiens et Reptiles de Lorraine. Bull. Soc. Herp. Fr., 78: 71-74.

Saint Girons H. 1978 – Vipère aspic. *In*: Castanet J. (éd.), Atlas préliminaire des Reptiles et Amphibiens de France, pp. 126-127. Société Herpétologique de France, Ministère de la Culture et de l'Environnement (Direction de la Protection de la Nature), Montpellier. 137 p.

Saint Girons H. 1989 – *Vipera aspis* (Linné, 1758). Vipère aspic. In: Castanet J. & Guyétant R. (éds), Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France, pp. 164-165. Société Herpétologique de France, Paris. 191 p.

Saint Girons H. 1997 – *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758). *In*: Gasc J.-P., Cabela A., Crnobrnja-Isailovic J., Dolmen D., Grossenbacher K., Haffner P., Lescure J., Martens H., Martínez Rica J.P., Maurin H., Oliveira M.E., Sofianidou T.S., Veith M. & Zwiderwijk A., (eds), Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe, pp. 386-387. Societas Europaea Herpetologica, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (Institut d'Écologie et de Gestion de la Biodiversité, Service du Patrimoine Naturel), Paris. 494 p.

Schreitmüller W. & Wolterstorff W. 1923 – Beiträge zur Fauna Nord und Nordost Frankreich und die angrenzenden Gebiete Belgiens. *Arch. Nat.gesch.*, 89A (12): 119-168.

Tétry A. 1938 – Contribution à l'étude de la faune de l'Est de la France (Lorraine). Thèse de Sciences, Université de Nancy, Impr. Georges Thomas. 453 p.

UICN France, MNHN, & SHF 2009 – La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine, Paris.

Manuscrit accepté le 12 octobre 2012



Vipère aspic femelle adulte. En amont du château de Mostuéjouls (Aveyron), le 29 juin 1996. Photo : Philippe Geniez / EPHE-BEV-UMR CEFE.

Adult female of Asp viper. Upstream of the castel of Mostuéjouls (Aveyron department, France). 29<sup>th</sup> June 1996. Picture: Philippe Geniez / EPHE-BEV-UMR CEFE.



Vipère aspic femelle gestante. "Le Veygalier", Nîmes le Vieux (Causse Méjean, Lozère), le 19 mai 1989 Photo : Philippe Geniez / EPHE-BEV-UMR CEFE.

Pregnant adult female of Asp viper. "Le Veygalier", Nîmes le Vieux (limestone plateau of Méjean, Lozère department, France). 19th May 1989. Picture: Philippe Geniez / EPHE-BEV-UMR CEFE.

## In memoriam Michel Delsol (1922-2012)

par

#### Jean-Marie EXBRAYAT

Université de Lyon, UMRS 449, Biologie générale, Université Catholique de Lyon, Reproduction et Développement Comparé, EPHE, 25 rue du Plat, 69288 Lyon Cedex 02



Figure 1: Michel Delsol avec un Gymnophione dans les mains, sur les terrasses de l'Université Catholique de Lyon, en 1979, au retour de la première expédition de collecte de *Typhlonectes compressicauda* en Guyane française.

Figure 1: Michel Delsol with a Gymnophione in the hands, on the terraces of the Catholic University of Lyon, returning from the first expedition of sampling of *Typhlonectes compressicauda* in French Guiana.

Michel Delsol nous a quittés le 11 mai 2012. Professeur de biologie à l'Université Catholique de Lyon et Directeur d'Études à l'École Pratique des Hautes Études (EPHE), il a dirigé entre 1952 et 1990 le Laboratoire de Biologie générale des Facultés catholiques de Lyon qui était également, pour l'EPHE, le Laboratoire d'Étude du Développement post-embryonnaire des Vertébrés inférieurs. Il était connu pour ses travaux sur la métamorphose des amphibiens et notamment la néoténie, phénomène qui a fait l'objet de ses premières recherches. Au cours des années, Michel Delsol a développé des études sur les cycles de reproduction des amphibiens anoures qu'il confiait à ses élèves. Histologiste de talent, il avait introduit de rigoureuses méthodes de quantification de la spermatogenèse sur coupes histologiques afin d'obtenir des résultats chiffrés, comparables, basés sur des tests statistiques. A la fin des années 1970, il démarrait avec Jean Lescure un programme de recherche sur les Amphibiens Apodes, les Gymnophiones actuels, dont la connaissance, rendue difficile par leur mode de vie fouisseur dans des contrées lointaines souvent difficiles d'accès, était par la force des choses, limitée à quelques travaux certes

de qualité mais dont nombre d'entre eux étaient anciens. L'étude de ce groupe allait devenir l'une des principales thématiques du laboratoire. Conjointement à ces travaux, Michel Delsol était aussi un spécialiste de la théorie synthétique de l'évolution dont les divers cours et exposés concernant le rôle du hasard sur la spéciation était bien connus. Outre les aspects

proprement scientifiques, il abordait volontiers pour ne pas dire systématiquement, les aspects philosophiques et les répercussions de la théorie sur la société, s'élevant ainsi notamment contre le créationnisme et le mélange des données scientifiques et des opinions religieuses. Partisan de la théorie synthétique et du gradualisme, il s'élevait énergiquement contre le saltationnisme prôné par la théorie des équilibres ponctués qu'Eldredge et Gould avaient énoncée dès 1972.

#### 1. Carrière universitaire

Michel Delsol est né le 5 août 1922 à Montignac, où il passera sa jeunesse. Après des études à l'Université de Toulouse, c'est sur les conseils du Professeur Albert Vandel qu'il rencontrera le Professeur Pierre-Paul Grassé et préparera une thèse de Doctorat d'État ès Sciences Naturelles à la Sorbonne, devant laquelle il soutiendra le 13 mars 1952 un travail intitulé « Action du thiouracile sur les larves de Batraciens – néotenie expérimentale, rôle de l'hypophyse dans ce phénomène », thèse qui sera publiée la même année dans les *Archives de Biologie*. Alors jeune assistant en Sorbonne, il quittait toutefois Paris pour rejoindre l'Université Catholique de Lyon où se déroulera sa carrière.

Dès son arrivée à Lyon, il était chargé d'un important enseignement de biologie dans le cadre du certificat préparatoire du SPCN puis de la licence et de la toute nouvelle école de Biochimie Pratique, maintenant l'ESTBB, dont il fut d'abord directeur-adjoint puis directeur. Outre ces activités d'enseignement, Michel Delsol, d'abord maître de conférences puis rapidement nommé professeur, développait dans le cadre du Laboratoire de Biologie Générale une thématique portant sur la métamorphose, sujet de pointe très travaillé à l'époque. En 1966, il devenait Directeur d'Études à l'École Pratique des Hautes Études tout en restant professeur à l'Université Catholique. Le Laboratoire de Biologie Générale acquerrait ainsi une double appartenance et même un double nom car, pour l'EPHE, il devenait le « Laboratoire d'Étude du Développement post-Embryonnaire des Vertébrés inférieurs ». Michel Delsol s'intéressait également aux cycles de reproduction des animaux, en lien avec les conditions naturelles et les variations saisonnières. À partir de 1979, il développa une nouvelle thématique de recherches, l'étude des Amphibiens Apodes (aujourd'hui Gymnophiones), A cette époque, il fonda une formation en microscopie dont l'une des originalités était un apprentissage approfondi de la langue anglaise conjointement à la formation scientifique et technique des étudiants. En effet, Michel Delsol, en précurseur, tenait à ce que ses élèves soient capables de s'exprimer en anglais, la langue qui devenait prépondérante dans les publications et les congrès scientifiques internationaux.

Mais Michel Delsol ne se limitait pas à des travaux strictement scientifiques. Ses contacts au quotidien avec le tout proche laboratoire de géologie et paléontologie dirigé par le professeur René Mouterde, également directeur de recherches au CNRS, l'amenèrent rapidement à conforter sa réflexion sur la théorie synthétique de l'évolution, non seulement au plan purement scientifique mais également au plan épistémologique. Michel Delsol était en effet un passionné de philosophie, d'échanges d'idées, de réflexions. Son sens de la communication et sa convivialité naturelle épaulée par Madame Delsol, occasionnaient des rencontres avec de nombreux savants scientifiques, philosophes, théologiens, venus de France et d'autres pays. Ces échanges étaient également l'occasion de déplacements à l'étranger pour des congrès, colloques ou enseignements au Canada, aux États-Unis, ou plus près, en Belgique, des pays où Michel Delsol avait noué des liens étroits avec de nombreux chercheurs.

Ses réflexions permanentes sur les rapports entre science et philosophie, sa passion pour la transmission du savoir, son goût pour l'édition, l'amenèrent rapidement après son arrivée à Lyon, à créer une collection d'ouvrages, *les Cahiers d'Études Biologiques* qui abordaient de manière interdisciplinaire de nombreux aspects des sciences du vivant. Les quinze numéros de ces cahiers, publiés entre 1956 et 1970 ont abordé successivement le psychisme animal, l'évolution biologique, l'origine de la vie, l'hérédité, l'espèce, les origines de l'Homme, les limites des possibilités de la vie, la liberté, l'unité, le langage, la méthode, autrement dit un bel échantillonnage des grandes questions soulevées par la biologie.

Michel Delsol était un fervent participant du groupe interdisciplinaire « Des naturalistes aux théologiens » de l'Université Catholique, groupe qui confrontait les points de vue des savants de diverses disciplines sur les grandes questions que se pose l'Humanité. Au début des années 1980, il fondait l'Institut Interdisciplinaire d'Études Épistémologiques (l'IIEE) qui publiait – et publie toujours – des ouvrages à l'interface des diverses disciplines, dans le cadre de la collection « Science, Histoire, Philosophie » de la Librairie Philosophique Vrin (Paris).

Au cours de toutes ces années d'une activité impressionnante, au-delà de ses nombreux enseignements et travaux scientifiques, ses réflexions épistémologiques le conduisirent à soutenir en 1981, devant l'Université de Dijon, une thèse de Doctorat en Philosophie intitu-lée : « Les philosophies implicites des scientifiques du début du XX° siècle peuvent-elles éclairer la notion d'existence ? Mécanisme et finalité. ». Michel Delsol a également dirigé les tomes XIV A et B du *Traité de Zoologie* du Professeur Grassé, parus respectivement en 1995 et 1986 représentant un travail de très grande ampleur qui avait pour ambition de synthétiser les connaissances sur les Amphibiens. Michel Delsol a écrit de nombreuses publications et livres aussi bien dans le domaine des sciences biologiques pures, par exemple son *Anatomie du système vasculaire des Batraciens* paru chez Hachette en 1972, que dans des domaines plus larges, par exemple *Peut-on créer des êtres nouveaux* ?, paru également chez Hachette en 1968 ou, bien entendu, sur la théorie de l'évolution, par exemple, *Cause*, *loi et hasard en biologie* paru aux éditions Vrin en 1985.

Michel Delsol a été Doyen de la Faculté des Sciences de l'Université Catholique de Lyon. Étant « bi-appartenant », il participait également aux diverses activités de l'École Pratique des Hautes Études, se déplaçant fréquemment à Paris où il rencontrait de nombreux collègues et amis dans le bouillonnement intellectuel de la capitale. Il a été également membre de plusieurs sociétés savantes telles que la Société Linnéenne de Lyon, la Société Zoologique de France et, bien entendu la Société Herpétologique de France dont son laboratoire avait accueilli le congrès en 1987 avec un colloque *Envenimation*, venin et traitement sous le patronage de la Fondation Mérieux. Son intense activité intellectuelle s'est prolongée bien au-delà de son départ à la retraite prise en 1990, en assurant encore pendant quelques années des enseignements à l'Université catholique, des cours magistraux sur le développement embryonnaire ou sur la théorie de l'évolution.

En 1991, il publiait chez Vrin un ouvrage de 860 pages intitulé *L'évolution biologique* en vingt propositions - essai d'analyse épistémologique de la théorie synthétique de l'évolution dans lequel il développait ses idées qui avaient maturé tout au long de sa carrière. En 1996, ses élèves et collaborateurs organisaient en son honneur un colloque international de deux journées qui réunissait environ 80 participants qui s'exprimaient dans une cinquantaine de communications. Les actes du colloque étaient publiés en 1997 par ses collaborateurs chez

Vrin sous le titre *L'évolution biologique : science, histoire ou philosophie ?* 

La retraite (mais peut-on parler de retraite?) de Michel Delsol a été active avec la publication ou la direction de nombreux ouvrages sur la théorie de l'évolution et ses aspects épistémologiques mais aussi, sociétaux, par exemple en 2002, le gros ouvrage en deux volumes intitulé *L'évolution biologique*, *faits*, *théories*, *épistémologie*, *philosophie* qui réunissait une quinzaine de contributeurs et dans lequel étaient présentés des aspects historiques de la théorie de l'évolution, de l'origine de la vie, les preuves de l'évolution avec l'exposé des mécanismes suivi des aspects épistémologiques et des répercussions sociologiques de cette théorie. Michel Delsol publiait aussi, en 1998 *L'hérédité des caractères acquis*, un *Que sais-je*? consacré à Lamarck et au lamarckisme. En 2007, dans son livre *Darwin*, *le hasard et Dieu* il faisait part de ses interrogations de savant devant la grande question de la vie. Dans son tout dernier livre *Naissance*, *vie et mort des espèces biologiques*, paru en 2011, il donnait une synthèse actualisée sur la notion d'espèce, une problématique qui lui tenait à cœur et sur laquelle il avait beaucoup réfléchi et écrit au cours de sa carrière.

### 2. Travaux scientifique (Exbrayat, 2008)

Les premiers travaux scientifiques de Michel Delsol ont été consacrés à l'étude du développement des amphibiens et plus particulièrement au phénomène de la néoténie, phénomène
découvert au XVIII<sup>e</sup> siècle. La néoténie, rappelons-le, est un état larvaire prolongé temporairement ou perpétuellement. Des formes néoténiques avaient déjà été décrites par Linné en
1766. Cuvier, en 1811 donnait également des descriptions d'espèces néoténiques dans *Le*règne animal, formes telles qu'Amphiuma tridactylum, Menobranchus lateralis (aujourd'hui
Necturus), Proteus anguinus, Siren lacertina et surtout Siren pisciformis, l'axolotl, qui
deviendra Siredon mexicanus puis Ambystoma mexicanus (en passant d'ailleurs par Amblystoma mexicanus), animal ramené pour la première fois du Mexique par Alexandre de Humboldt au retour de son voyage en Amérique du Sud et centrale, puis par l'expédition mexicaine du Second Empire dont Michel Delsol raconte l'histoire de la découverte dans la Revue
générale des Sciences (1954):

« Une seule chose paraissait certaine : cet animal, l'Axolotl, était le têtard d'une espèce inconnue. Attendre patiemment le jour de sa métamorphose, découvrir sa forme adulte et la décrire, tel pouvait être alors l'espoir des zoologistes du muséum. Or, il advint que l'Axolotl refusa de se métamorphoser; mieux encore, lorsqu'il vint pour lui l'époque des amours, cet animal, que l'on tenait pour une larve, effectuera une ponte en tous points semblable aux pontes de Batraciens. De ses œufs naquirent des embryons qui devinrent de jeunes Axolotls. Pondre et se reproduire est par excellence le caractère d'un adulte. Une conclusion s'interposa sans conteste aux observateurs : l'Axolotl était une larve de Batracien, c'était une forme adulte et il avait le droit d'occuper une place dans la classification zoologique. Cette conclusion allait être démentie par l'histoire.

Nous avons pris l'habitude de voir les êtres vivants subir au cours de la première période de leur vie, une évolution morphologique qui les amène du stade œuf au stade embryon, puis au stade adulte ; c'est à cette dernière période seulement que s'établit la maturité sexuelle, la possibilité de reproduction. Dans l'étrange histoire de la salamandre mexicaine, cette loi générale avait subi deux exceptions. Bien qu'ils se soient montrés capables de pondre ses œufs et de se reproduire, les Axolotls du muséum étaient bien des larves. Il arriva en effet que parmi leurs descendants, quelques individus subirent un jour, sans raison apparen-

te, une métamorphose qui leur donna l'aspect d'une salamandre que l'on connaissait déjà, Amblystoma mexicanus. On comprit alors que ces animaux pouvaient, dans certaines circonstances, se reproduire à l'état larvaire. Ce phénomène reçut le nom de « néoténie » (νεοσ: jeune et τενι: se prolonger).»

Le phénomène de la néoténie a été étudié d'abord dans le contexte global du déterminisme de la métamorphose puis il a été jugé comme suffisamment important pour être étudié comme un fait scientifique à part entière. C'est ainsi que la thèse de doctorat d'État de Michel Delsol, consacrée à « L'action du thiouracile sur les larves de Batraciens » portait en soustitre « néoténie expérimentale ». Les découvertes de Michel Delsol sur la néoténie ont finalement été la conséquence d'une recherche avant tout consacrée à comprendre le déterminisme de la métamorphose des Amphibiens. En effet, depuis le début du xxe siècle, la question du déterminisme de la métamorphose était le sujet d'étude de plusieurs chercheurs qui procédaient à l'ablation chirurgicale de la thyroïde, glande impliquée dans ce phénomène, mais cette méthode ne satisfaisait plus à la précision requise pour l'avancée des découvertes et la recherche finissait par stagner. Vers 1940, des molécules aux effets antithyroïdiens étaient découvertes. Michel Delsol, alors assistant à l'Université de Paris, commençait un travail dont le but était d'examiner avec précision, « de faire une étude mesurable », comme il le dit lui-même, de l'effet des antithyroïdiens sur la métamorphose. Il ajoutait :

« Et, si l'on pouvait alors bloquer la métamorphose des Batraciens avec facilité, ne possèderait-on pas là le moyen d'étudier expérimentalement le phénomène de néoténie ? Qu'allait-il en effet se passer, au niveau de la glande génitale, chez des têtards maintenus artificiellement à l'état larvaire ? »

C'était bien la première fois que le phénomène de la néoténie allait être étudié de manière systématique sous ses aspects physiologiques et sa régulation endocrinienne. C'est ainsi que Michel Delsol a mis en place des expériences, choisissant des animaux dont les variations individuelles étaient les moins marquées qui soit et il choisit le crapaud Discoglossus pictus dont la durée de la vie larvaire était connue (29 jours à 23°C). Puis il mit au point un système d'élevage aux conditions rigoureusement maîtrisées : il obtenait ainsi des pontes en élevant la température à 25°C en période de reproduction dans des étuves correctement chauffées et éclairées. Dès que les têtards développaient leurs membres antérieurs, ils étaient élevés dans un cristallisoir ne contenant qu'un fond d'eau « avec une île de coton hydrophile ». Des élevages de drosophiles étaient également mis en place pour nourrir les batraciens. Il expérimentait aussi chez d'autres espèces d'anoures et d'urodèles. Il obtenait gracieusement les antithyroïdiens puis, plus tard, les hormones sexuelles nécessaires à ses expérimentations auprès de laboratoires pharmaceutiques. Après avoir dressé une table de développement du discoglosse à partir des tables pré-existantes chez d'autres anoures, il appréciait les effets des antithyroïdiens sur la métamorphose. Finalement, le thiouracile répondait aux souhaits du savant qui pouvait démarrer ses travaux. Il put alors apprécier que c'était après le stade 9, début de la métamorphose, que l'antithyroïdien provoquait un blocage de cette dernière. Il en déduisait que le développement du têtard était d'abord indépendant de la thyroïde jusqu'au stade 11. Et, à partir de ce stade, le développement passait sous contrôle thyroïdien consécutivement à l'accumulation de thyroxine. L'application d'un antithyroïdien provoquait également une croissance importante des têtards qui finissaient par être atteints de gigantisme, ce qui était certainement dû à un effet indépendant du blocage de la métamorphose. Réfléchissant à ces résultats, Michel Delsol (1952) écrivait : « l'hypothèse d'une réaction hypohysaire vint à note esprit ».

Il examina ensuite l'action du thiouracile sur la thyroïde et conclut que : 1) aucune sécrétion d'hormone n'était d'abord observée mais que l'animal réagissait à son administration et démarrait sa métamorphose ; 2) à partir des stades 8 et 9, la thyroïde excrétait de l'hormone, mais sa suppression expérimentale n'empêchait pas l'évolution morphologique du têtard jusqu'au stade 11 ; 3) à partir du stade 11, la présence d'hormone restait indispensable pour que la métamorphose se poursuive.

Une autre partie des travaux de Michel Delsol était consacrée à la néoténie : pour cela. l'utilisation de larves géantes obtenues au cours de ses expériences sur la métamorphose était motivée par la découverte de larves géantes de Batraciens dans le milieu naturel. Etaient alors mis en parallèle le phénomène de la néoténie et l'existence de ces larves géantes. C'est ainsi que Michel Delsol examina des animaux traités par l'antithyroïdien et constata des différences avec les animaux témoins, au niveau des reins embryonnaires avec un retard de la disparition des pronephroi et au niveau des canaux de Müller qui dégénèrent normalement chez les mâles mais qui apparaissaient après la métamorphose au moment théorique de leur dégénérescence. Pour comprendre ce phénomène, Michel Delsol, injecta du benzoate d'œstradiol chez des animaux maintenus à l'état de larves consécutivement à l'action du thiouracile, afin de provoquer le développement des canaux de Müller (Delsol 1953a, b). La métamorphose pouvait en effet constituer une des étapes du développement de ces organes. Puis Michel Delsol étudiait le développement des gonades et, toujours chez des animaux à la métamorphose bloquée par le thiouracile, il montrait que les gonades poursuivaient leur évolution mais avec des différences selon le stade atteint par les « larves artificielles ». On pouvait observer des spermatozoïdes chez certaines larves mâles. Par contre, le tissu interstitiel situé entre les tubes séminifères restait réduit. Chez les femelles, des ovocytes (appelés alors « auxocytes ») étaient observés chez les larves âgées de deux mois, quel que soit le stade embryonnaire atteint.

La dernière partie de ces travaux était consacrée à l'examen de l'importance de l'hypophyse dans la néoténie. Au cours de la néoténie, le système rénal poursuit son évolution malgré l'arrêt de la métamorphose, les gonades présentent d'abord un développement retardé puis elles rattrapent le stade normal. Et c'est alors que « l'hypothèse d'une hypersécrétion hypophysaire due au blocage de la thyroïde et de la métamorphose se présentait à nouveau à mon esprit » (Delsol, 1952). Un schéma de régulation était alors proposé par l'auteur, dans lequel une action de l'hypophyse permettant d'expliquer le « rattrapage » du développement de la gonade était plausible. Il fallait procéder à de nouvelles expériences mais en utilisant comme modèle un animal à la vie larvaire plus longue. Rana temporaria fût choisie. Les têtards placés à l'obscurité retardaient leur métamorphose alors que lorsqu'ils étaient placés à la lumière, elle était accélérée. Mais aucune réaction de l'organisme n'expliquait les faits relatifs à la taille des gonades. Michel Delsol examinait alors la structure de l'hypophyse du discoglosse, son premier modèle, qui montrait une hypervascularisation de l'adénohypophyse chez les têtards traités au thiouracile. Cette hypervascularisation, la présence de cellules hypophysaires aux caractéristiques adultes étaient certainement le reflet d'une suractivité gonadotrope et somatotrope.

Après ces expériences, Michel Delsol montrait l'importance de l'action hypophysaire d'espèces naturellement néoténiques et de têtards non métamorphosés; il comparait la structure histologique de ces hypophyses avec celles d'anoures et d'urodèles non néoténiques et

observait des similitudes avec les discoglosses néoténiques expérimentaux. Dans la conclusion de ces beaux travaux, soulignons la dernière phrase de Michel Delsol :

« Ces faits laissent supposer, chez les batraciens naturellement néoténiques, que l'hypophyse joue peut-être, dans le déroulement des formes, un rôle analogue à celui de cette glande chez les néoténiques expérimentaux.»

Après ces premiers travaux, Michel Delsol (1955) s'est intéressé aux rapports entre thyroïde et hypophyse et il a examiné l'action de la sécrétion de l'hormone thyréotrope (TSH) chez *Rana esculenta* (on ne connaissait pas à l'époque l'existence du complexe *Pelophylax* kl *esculentus*), le rôle de l'hormone antidiurétique chez *Alytes obstetricans* (publié en 1960) et effectué des recherches sur la néoténie de l'Axolotl, montrant qu'il s'agissait d'un mécanisme tissulaire, les tissus de l'Axolotl réagissant mal à la thyroxine (Delsol et Masnou, 1957); notons qu'à cette époque, l'existence de récepteurs hormonaux étaient soupçonnés mais pas encore démontrés ce qui a été précisé depuis.

Comme toute thèse de science, celle de Michel Delsol consistait à étudier de manière exhaustive un phénomène bien précis et somme toute très pointu et il n'était certainement pas question de replacer immédiatement les résultats obtenus dans un contexte trop large. Une seule fois dans son document publié aux *Archives de Biologie* en 1952, une allusion est faite à l'évolution biologique : c'est à la page 31, où il est noté qu'« un rappel général des définitions et du sens évolutif de la néoténie a été fait par Vachon en 1944 ». C'est peu pour quelqu'un qui allait devenir un grand spécialiste de la théorie synthétique de l'évolution.

L'étude du phénomène de l'évolution biologique devait devenir l'une des préoccupations scientifiques principales de Michel Delsol. En 1954, maintenant Dr ès Sciences et Professeur, il publie un premier article de synthèse intitulé « un mécanisme évolutif riche en suggestion : la néoténie chez les Batraciens » qui paraissait dans la *Revue générale des Sciences*. Il laisse alors libre cours à sa passion pour le phénomène de l'évolution indiquant : « des milliers d'insectes qui vivent sous le soleil se sont formés par néoténie à partir d'une souche d'arthropodes », « et l'homme lui-même [...] représenterait une forme fœtale de simiens ». Il supposait que les « phénomènes de la néoténie se réalisaient par des mutations » et que « le phénomène de néoténie permet d'échapper à certaines règles de l'évolution » et proposant « comment les phénomènes néoténiques peuvent éclairer certains aspects de l'évolution des espèces animales ».

Parmi les autres travaux expérimentaux de Michel Delsol, une grande partie a été consacrée à l'étude des cycles de reproduction des amphibiens anoures. C'est ainsi qu'en utilisant des méthodes histologiques dont le laboratoire était passé maître, Michel Delsol et ses élèves vont étudier les cycles de reproduction de plusieurs espèces africaines et européennes. A cette époque, vers 1980, on distingue des espèces présentant des mâles à cycle spermatogénétique continu, discontinu ou potentiellement continu. Les testicules des premiers comportent toutes les catégories spermatogénétiques pendant toute l'année, les seconds ont des cycles étroitement liés aux alternances saisonnières, avec présence de toutes les catégories germinales en période de reproduction et limitées aux spermatogonies en période de repos sexuel, la troisième catégorie présentant une succession de spermatogenèses tout au long de l'année. Chez les femelles, les cycles ovogénétiques étaient encore peu étudiés mais ils montraient (heureusement !) des cycles superposés à ceux des mâles. Les travaux de Michel Delsol ont ainsi porté sur quelques espèces africaines : *Bufo regularis*, *Ptychadena maccarthyensis*, *Ptychadena oxyrhynchus*, *Phrynobatrachus calcaratus*. L'étude des cycles de reproduction

était confiée à ses élèves et Michel Delsol leur faisait part de ses connaissances en matière de biologie des amphibiens (Delsol et al. 1980; Exbrayat et al. 1997). A cette même période, l'utilisation de thymidine tritiée permettait de confirmer, par une étude dynamique, l'évolution de la spermatogenèse chez Bufo regularis. C'est ainsi que la continuité du cycle de cette espèce africaine maintenue en élevage dans des conditions tropicales était confirmée : il y avait bien continuité du cycle avec spermatogenèse continue sans période de stockage des spermatozoïdes qui dégénéraient lorsqu'ils n'étaient pas évacués. L'application de la même méthode montrait que les vitesses de la spermatogenèse étaient différentes d'une espèce à l'autre : rapide chez Ptychadena calcaratus, plus lente chez Ptychadena maccarthyensis, pourtant deux espèces très proches, et encore plus lente chez Bufo regularis, espèce bien plus volumineuse. Les cycles des femelles de ces mêmes espèces présentaient des ovogenèses et vitellogenèses continues suivies de l'ovulation ou d'atrésie folliculaire. Quelques travaux portaient également sur Rana esculenta... On sait maintenant connu que Rana esculenta résulte d'un phénomène d'hybridogenèse (R. esculenta, hybride primaire issu du croisement entre Rana ridibunda et Rana lessonae, se rétrocroise avec l'une de ces deux espèces parentes pour former des hybrides secondaires ; c'est une reproduction hémi-clonale). De nouveau, l'utilisation de thymidine tritiée permettait de montrer que les vitesses de spermatogenèse de chacun des composants du complexe étaient différentes.

À partir de 1979, Michel Delsol initie des recherches sur un groupe d'amphibiens peu connus: les Apodes (on dit maintenant Céciliens ou Gymnophiones). Il organisait avec Jean Lescure, des expéditions en Guyane française pour la collecte d'une espèce qui pouvait être trouvée en abondance. Il s'agissait de Typhlonectes compressicaudus (maintenant compressicauda) dont l'étude allait devenir le sujet de ma propre thèse d'État. Pour organiser les expéditions et des envois d'animaux vivants, il avait obtenu des financements de la Fondation Singer-Polignac. Les premiers résultats étaient au-delà de tout espoir : outre des adultes des deux sexes, des femelles gestantes avaient été récoltés, contenant des embryons à différents stades de développement. L'étude du développement particulier de ces animaux tenait à cœur à Michel Delsol qui voyait en eux une sorte d'intermédiaire évolutif, un « chaînon manquant » entre les amphibiens et les autres vertébrés. Une première publication sur la gestation de Typhlonectes compressicauda paraissait en 1981, ainsi que la toute première description des grandes lignes de son développement embryonnaire. Dans ce dernier article, Michel Delsol et ses collègues décrivaient une structure vraisemblablement impliquée dans les échanges materno-fœtaux et qu'il nommait « ectotrophoblaste ». Un colloque international Quelques mises au point des connaissances acrtuelles sur l'ordre des Gymnophiones était accueilli à son laboratoire en 1984, puis publié en 1986. La première thèse française sur les Gymnophiones était soutenue en 1986. Par la suite, au cours des années qui suivirent, d'autres travaux allaient paraître portant sur le développement, les rapports materno-fœtaux, les cycles de reproduction et leur régulation endocrinienne. Le travail initié par Michel Delsol allait devenir l'une des activités principales du laboratoire.

Outre ses travaux expérimentaux, nous l'avons dit, Michel Delsol, passionné par l'évolution biologique était un partisan militant de la théorie synthétique de l'évolution. Sa première publication parlant d'évolution de manière explicite, datée de 1954, concerne « un mécanisme évolutif riche en suggestion : la néoténie chez les Batraciens » paru dans la *Revue Générale des Sciences*. Ce n'était que le début d'une longue série de travaux. En 1956, il publiait dans le deuxième numéro des *Cahiers d'études biologiques*, « le passage des Pois-

sons aux Batraciens ; suggestions et hypothèse sur le rôle de la glande thyroïde dans la naissance de la vie terrestre ». Ces premiers articles étaient de toute évidence basés sur la spécialité de Michel Delsol en matière de reproduction et développement des vertébrés inférieurs, mais placés dans un contexte plus global, celui de l'évolution biologique. En 1958, il publiait « Les vertébrés, les poissons, les batraciens, les reptiles ». En 1958, il écrivait « Qu'est-ce qu'une espèce ? La naissance, la vie, les vicissitudes et la mort des espèces », abordant ainsi l'un des grands thèmes qui le questionneront jusqu'à la fin de ses jours. Son ouverture aux grandes questions soulevées par a biologie se manifestera par la publication, en 1962 de « Existe-t-il des êtres vivants en d'autres lieux du cosmos ? Philosophie biologique de cette question ». En 1965, il parle des « Relations entre phylogenèse et ontogenèse », suivi en 1967 par « Peut-on aujourd'hui perturber ou modifier les êtres vivants ? », « Comment se constituent les espèces animales, » et Peut-on créer des êtres nouveaux ?, un livre paru en 1968 chez Hachette et traduit en espagnol en 1972. Il semble que ce soit en 1970 qu'apparaît pour la première fois de manière explicite l'intérêt porté par Michel Delsol à l'épistémologie avec « Quelques remarques épistémologiques sur les preuves de l'évolution ». À partir de ce moment les travaux concernant la théorie synthétique de l'évolution avec ses aspects épistémologiques vont se succéder : « La théorie synthétique de l'évolution » en 1970, « Discussion autour d'un vieux problème : les relations entre embryologie et évolution » publié en 1971 avec Henri Tintant, « Hasard, ordre et finalité », en 1973, « Ordre, hasard, finalité, déterminisme dans l'évolution biologique » en 1975, « relations entre phylogenèse et ontogenèse » avec René Mouterde et Henri Tintant en 1976, puis « Embryogenesis, morphogenesis, genetics and evolution » en 1977 dans un colloque de l'Institut d'Études avancées de l'OTAN. En 1978, Michel Delsol publie « Phylogenèse et mécanismes de l'évolution. Essai de reconstitution des séquences évolutives dans le comportement sexuel des Batraciens », puis « Embryologie, anatomie comparée et évolution I- aspects néo-zoologiques » avec J. Flatin dans Les aspects modernes des recherches de l'évolution issu d'un colloque publié dans les Mémoires et Travaux de l'Institut EPHE de Montpellier.

En 1981, Michel Delsol soutenait une thèse de philosophie devant l'Université de Dijon avec le Professeur Janine Parrain-Vial comme Directeur. Dans cette thèse « Les philosophies implicites des scientifiques du début du xxe siècle peuvent-elles éclairer la notion d'existence ? Mécanisme et finalisme », il énonce les idées qu'il développera dans plusieurs publications. Michel Delsol s'intéresse également aux « Résurgences du lamarckisme » dans un colloque tenu en 1980 et publié en 1981 par le Centre d'Histoire des Sciences de l'Université Paris 1. En 1983, il publie en collaboration « Analyse critique des certaines formulations des théories évolutionnistes » dans *Modalités*, *rythmes et mécanismes de l'évolution biologique*, actes d'un colloque international du CNRS tenu à Dijon l'année précédente.

Au début des années 1980, Michel Delsol fonde l'Institut Interdisciplinaire d'Études Épistémologiques (IIEE) qui se veut une association dans laquelle les participants appartenant à diverses disciplines restent libres de leurs opinions. À cet Institut est liée une collection d'ouvrages, la collection « Science, Histoire, Philosophie » publiée conjointement avec les éditions philosophiques Vrin. Le premier livre que Michel Delsol publie en 1985 dans cette collection est *Cause*, *loi*, *hasard en philosophie* dans lequel il donne une explication détaillée et claire de la théorie synthétique, bref il s'agit d'un ouvrage à la fois pédagogique et dans lequel il exprime sa manière de penser. Vont suivre des articles portant sur le même thème : « Le hasard et l'évolution biologique » en 1986, « Oui au réductionnisme biologi-

que » en 1987, « Zoology, comparative anatomy and gradualism in the biologic evolution » dans les Summer conferences in history, philosophy and social studies of biology à Blacksburg, aux Etats-Unis, « L'embryogenèse récapitule la phylogenèse ». Universalité et diversité du monde vivant » dans Evolution, histoire, philosophie, un hommage au Professeur Grassé paru en 1987, « Théorie synthétique et sélection. Analyse épistémologique » en 1989 dans La Vie, ouvrage qui regroupe les interventions à un des séminaires du département de philosophie de l'Université Paul Valéry à Montpellier. En 1989, il co-dirige un ouvrage consacré à l'Évolution biologique, quelques données actuelles dans lequel il parle de la « Construction des preuves dans la théorie de l'évolution. Valeur scientifique de cette théorie ». En 1989, il publie également un texte intitulé « Arguments chrétiens et d'origine chrétienne contre l'évolution biologique » dans l'ouvrage Christianisme et science.

C'est en 1991 que Michel Delsol écrit en collaboration *L'Évolution biologique en vingt propositions*, un volumineux ouvrage de 860 pages dans lequel il exprime l'ensemble de ses idées concernant l'évolution biologique et, plus particulièrement, la théorie synthétique qui, à l'époque de la publication de ce livre a déjà 60 ans. Il explique que cette théorie a été beaucoup discutée, critiquée et que le but de son livre est d'en donner une présentation claire et de répondre aux critiques. Ce livre représente en réalité une synthèse des réflexions de Michel Delsol sur les preuves de l'évolution biologique et sur l'explication satisfaisante de cette évolution par la théorie synthétique dont les mots-clés sont mutation, sélection, gradualisme, adaptation, sans oublier bien entendu le hasard, toutes notions qui lui étaient chères. Ce livre est aussi un ouvrage pédagogique qui sera suivi en 2002 par un autre ouvrage de synthèse sur l'évolution biologique qui réunira plusieurs auteurs et qui regroupera les faits, les théories, les aspects philosophiques et idéologiques en lien avec la théorie de l'évolution. A lecture de ces ouvrages, la théorie synthétique de l'évolution reste finalement toujours valide malgré son âge même si, depuis son élaboration, de nouvelles méthodes d'analyse biologique, de nouvelles découvertes, de nouveaux concepts ont vu le jour.

Après cette date, Michel Delsol continue à approfondir les différents points soulevés par la théorie synthétique, portant sur le réductionnisme, la définition d'une théorie biologique et, bien entendu, la notion d'espèce : « L'espèce existe-t-elle ? » publié dans Buffon 88 en 1992, puis, en 1995, en collaboration, L'origine des espèces aujourd'hui, l'espèce existe-telle? L'impasse ponctualiste. Repris, en 2011 dans son tout dernier ouvrage Naissance, vie et mort des espèces biologiques. Il écrit également seul ou en collaboration 29 contributions au Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution, ouvrage dirigé par Patrick Tort en 1997. Tout au long de ces travaux, Michel Delsol alliait une connaissance sans cesse actualisée des avancées de la biologie, ce qui lui permettait d'argumenter en faveur de la théorie synthétique, s'opposant à la théorie des Équilibres ponctués de Gould et Eldredge des années 1970, théorie qui remplaçait le gradualisme par des sauts évolutifs. Michel Delsol s'intéressait aussi aux rapports entre la science et les religions, notamment la religion catholique, la sienne, combattant ainsi les prises de position créationnistes et expliquant qu'il n'existait pas, selon lui, d'incompatibilité entre la science et la religion, les deux manières d'appréhender le monde ne se situant pas sur les mêmes plans. Il exprimait ceci dans divers articles et aussi dans un de ses derniers livres, Darwin, le hasard et Dieu paru en 2007 chez Vrin.

Michel Delsol repose maintenant à Montignac, sa ville natale qui lui était si chère.

Ses collaborateurs et ses élèves garderont le souvenir d'un Professeur passionné, à la culture impressionnante, toujours informé des dernières découvertes, ouvert aux idées, à

l'esprit sans cesse en activité, dont l'enthousiasme rejaillissait sur eux ; ils garderont le souvenir de quelqu'un qui avait à cœur de toujours dépasser les sujets de recherche de son laboratoire qui, par nécessité, ne pouvaient être que spécialisés, pour les recadrer dans le contexte plus large de l'évolution biologique et de la réflexion épistémologique.

Pour ma part, je me souviendrai de son accueil lorsque, jeune Docteur de l'Université de Montpellier, j'arrivais au laboratoire de Biologie, je me souviendrai aussi du magnifique sujet de thèse de Doctorat d'État qu'il m'a proposé: l'étude de *Typhlonectes compressicauda* (on disait alors *compressicaudus*), un Gymnophione si peu connu. Je me souviendrai aussi de la grande confiance qu'il m'a montrée et de notre amitié qui s'est développée tout au long de ces presque 35 années d'échanges.

Jean-Marie EXBRAYAT

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Delsol M. 1952 – Action du thiouracile sur les larves de Batraciens – néotenie expérimentale, rôle de l'hypophyse dans ce phénomène. *Arch. Biol.*, 63: 279-392.

Delsol M. 1953a – Phénomènes de néoténie expérimentale chez des têtards de Batraciens Anoures et Urodèles. *Act. Congr. A.F.A.S. Luxemb*.: 453-454.

Delsol M. 1953b – Action du benzoate de dihydrofolliculine sur les canaux de Müller de quelques Batraciens Anoures et Urodèles à l'état têtard : phénomène de néoténie partielle. *C. R. Soc. Biol.*, 148: 1180-1182.

Delsol M. 1954 – Un mécanisme évolutif riche en suggestions : la néoténie chez les Batraciens. *Rev. Gén. Sci.*, 61: 7-8.

Delsol M. 1955 – La sécrétion de thyroxine et d'hormone thyréotrope chez *Rana esculenta* L. au début de l'hiver. *C. R. Soc. Biol.*, 149: 532-533.

Delsol M. 1956a – La sécrétion d'hormone thyréotrope dans l'hypophyse de *Rana esculenta* L. Variations annuelles et spécificité sexuelle de cette sécrétion. *C. R. Soc. Biol.*, 150(1): 132-134.

Delsol M. 1956b – Le passage des Poissons aux Batraciens ; suggestions et hypothèse sur le rôle de la glande thyroïde dans la naissance de la vie terrestre. *Cah. Et. Biol.*, 2: 3-13.

Delsol M. 1958a – Les vertébrés, les poissons, les batraciens, les reptiles. *In:* Êtres vivants, Animaux et Végétaux, pp. 4370-4400. Ed. Clarté.

Delsol M. 1958b – Qu'est-ce qu'une espèce ? La naissance, la vie, les vicissitudes et la mort des espèces. *Cah. Et. Biol.*, 5: 3-22.

Delsol M. 1960 – Sur l'action de l'hormone gonadotrope FSH sur le testicule du têtard d'*Alytes obste-tricans* Laur. Durée de la spermatogenèse expérimentale. *C. R. Soc. Biol.*, 154(5):761-765.

Delsol M. 1962 – Existe-t-il des êtres vivants en d'autres lieux du cosmos ? Philosophie biologique de cette question. *Cah. Et. Biol.*, 10: 113-126.

Delsol M. 1965 – Relations entre phylogenèse et ontogenèse. Biol. Méd., 54(1): 41-64.

Delsol M. 1967 – Peut-on aujourd'hui perturber ou modifier les êtres vivants? *Les Études*, 327: 372-387.

Delsol M. 1968a – Comment se constituent les espèces animales. *Bull. Fac. Cath. Lyon*, n. sér., 45: 21-35.

Delsol M. 1968b – Peut-on créer des êtres nouveaux? Hachette, Paris. 209 p.

Delsol M. 1970a – Quelques remarques épistémologiques sur les preuves de l'évolution. *Cah. Et. Biol.*, 18-19: 39-50.

Delsol M. 1970b – La théorie synthétique de l'évolution. *In:* La Biologie, t. 2, Les Dictionnaires du savoir moderne, pp. 474-525. Centre d'étude et de promotion de la lecture, Paris.

Delsol M. 1972a - Anatomie du système vasculaire des Batraciens. Hachette, Paris. 64 p.

Delsol M. 1972b – Pueden crearse seres nuevos ? Trad. Corella L.G., Coleccion "Se Habla". Ed. FHER, Bilbao. 199 p.

Delsol M., 1973 – Hasard, ordre et finalité en biologie. Pr. Univ. Laval, Québec. 244 p.

Delsol M. 1975 – Ordre, hasard, finalité, déterminisme dans l'évolution biologique. *Rev. Théol. Phil. Lausanne*, II, n° sp.: 104-124.

Delsol M. 1977 – Embryogenesis, morphogenesis, genetics and evolution. *In:* Major patterns in Vertebrate evolution. NATO Adv. St. Inst., ser A Life Sci., Plenum Pub Co., New-York, 14: 119-138

Delsol M. 1978 – Phylogenèse et mécanismes de l'évolution. Essai de reconstitution des séquences évolutives dans le comportement sexuel des Batraciens. *Rev. Quest. Sci.*, 149(1): 77-90.

Delsol M. 1980 – Les résurgences du lamarckisme. Coll. Épistémologie de l'évolution du Cent. Hist. Sci. Univ. Paris 1. *Ann. C.E.H.N.* 1: 63-81.

Delsol M. 1981 – Les philosophies implicites des scientifiques du début du xx° siècle peuvent-elles éclairer la notion d'existence ? Mécanisme et finalité. Thèse Doct. Phil., Univ. Dijon. 454 p.

Delsol M. 1985 - Cause, loi, hasard en philosophie. IIEE, Lyon, Vrin, Paris. 241 p.

Delsol M. 1986 – Le hasard et l'évolution biologique. L'Homme futur, 8: 63-75.

Delsol M. 1987a – Oui au réductionnisme biologique. *In:* Le réductionnisme en question, pp. 49-69. IIEE, Lyon, Vrin, Paris.

Delsol M. 1987b – L'embryogenèse récapitule la phylogenèse. Universalité et diversité du monde vivant. *In:* Évolution, histoire, philosophie, un hommage au Professeur Grassé, pp. 69-76. Masson, Paris.

Delsol M. 1987c – Quelques réflexions épistémologiques sur les théories biologiques. *La Cellule*, 74: 23-39.

Delsol M. 1989 – Arguments chrétiens et d'origine chrétienne contre l'évolution biologique. *In:* Christianisme et science, pp. 147-165. IIEE, Lyon, Vrin, Paris.

Delsol M. 1991 – L'évolution biologique en vingt propositions – essai d'analyse épistémologique de la théorie synthétique de l'évolution. IIEE, Lyon, Vrin, Paris. 860 p.

Delsol M. 1998 – L'hérédité des caractères acquis. Que sais-je ? 127 p.

Delsol M. 2007 – Darwin, le hasard et Dieu. Vrin, Paris. 142 p.

Delsol M. 2011 – Naissance, vie et mort des espèces biologiques. Atlantica, Biarritz. 319 p.

Delsol M. & Exbrayat J.-M. (sous la direction de) 2002 – L'évolution biologique, faits, théories, épistémologie, philosophie, tome I. IIEE, Lyon, Vrin, Paris. 371 p.

Delsol M. & Exbrayat J.-M. (sous la direction de) 2002 – L'évolution biologique, faits, théories, épistémologie, philosophie, tome II. IIEE, Lyon, Vrin, Paris. 401 p.

Delsol M. & Flatin J. 1978 – Embryologie, anatomie comparée et évolution. I- Aspects néo-zoologiques. *In:* Les aspects modernes des recherches de l'évolution. *Mém. Trav. Inst. EPHE Montpellier*. 10(2): 1-17.

Delsol M. & Flatin J. 1987 – Zoology, comparative anatomy and gradualism in the biologic evolution. *In:* Summer conferences in history, philosophy and social studies of biology. Blacksburg, Virginia. 26 p.

Delsol M. & Flatin J. 1989 – Construction des preuves dans la théorie de l'évolution. Valeur scientifique de cette théorie. *In:* Bons J. & Delsol M. (éds), L'Évolution biologique, quelques données actuelles, pp. 293-314. Boubée, Paris.

Delsol M. & Flatin J. 1992 – L'espèces existe-t-elle ? *In:* Gayon J. (éd.), Buffon 88, pp. 527-539. IIEE, Lyon, Vrin, Paris.

Delsol M. & Masnou F. 1957 – Dosage de l'hormone antidiurétique hypophysaire et capacité réactionnelle à cette hormone chez les *Alytes obstetricans* au cours de la métamorphose. Colloque sur les métamorphoses, Congrès de l'A.F.A.S., Périgueux, *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 97: 65-66.

Delsol M. & Tintant H. 1971 – Discussion autour d'un vieux problème : les relations entre embryologie et évolution. *Rev. Quest. Sci.*, 5° sér., 32(1): 85-101.

Delsol M., Mouterde R. & Tintant H. 1976 – Relations entre phylogenèse et ontogenèse *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 101(5): 942-943.

Delsol M., Flatin J., Gueydan-Baconnier M., Neyrand de Leffemberg F. & Pujol P. 1980 – Action des facteurs externes sur les cycles de reproduction chez les Batraciens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 106(4): 419-431

Delsol M., Flatin J., Exbrayat J.-M; & Bons J. 1981 – Développement de *Typhlonectes compressicau-dus* amphibien apode vivipare. Hypothèse sur sa nutrition embryonnaire et larvaire par un ectotrophoblaste. *C. R. Séances Acad. Sci.*, *Paris*, Sér. II, 293: 281-285.

Delsol M., Flatin J., Mouterde R. & Ruget, C. 1983 – Analyse critique de certaines formulations des théories évolutionnistes. *In:* Chaline J. (ed), Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique: gradualisme phylétique ou ponctualisme? *Coll. Intern. CNRS*, *Dijon*, 330: 43-49.

Delsol M., Flatin J. & Lescure J. (sous la direction de) 1986 – Biologie des amphibiens : quelques mises au point des connaissances actuelles sur l'ordre des Gymnophiones. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 43: 1-177, 19 pl. HT.

Delsol M., Sentis P. & Flatin J. 1989 – Théorie synthétique et sélection. Analyse épistémologique. *In:* La Vie, séminaires du département de philosophie de l'Université Paul Valéry à Montpellier, pp. 19-53. IIEE. Lyon, Vrin, Paris.

Delsol M., Sentis P. & Flatin J. 1991 – L'évolution biologique en vingt propositions. Essai d'analyse épistémologique de la théorie synthétique de l'évolution. IIEE, Lyon, Vrin, Paris. 860 p.

Delsol M., Parent J.-P., Mouterde R., Ruget C., Exbrayat J.-M., Sentis P., Boudchiche L. & Nicollin J.-P. 1995 – L'origine des espèces aujourd'hui, l'espèce existe-t-elle ? L'impasse ponctualiste. Boubée, Paris. 361 p.

Eldredge N. & Gould S.J. 1972 – Punctated equilibrium: an alternative to phyletic gradualism. *In:* Schopf T.J.M. (ed.), Models in paleobiology, pp. 82-115. Freeman, Cooper & Co, San Francisco.

Exbrayat J.-M. 1986 – Quelques aspects de la biologie de la reproduction chez *Typhlonectes compressicaudus* (Duméril et Bibron, 1841). Doct. État Sci., Paris VI. 308 p.

Exbrayat J.-M. 2008 – Des expériences de néoténie expérimentale à l'évolution biologique (1945-1954) : les travaux de Michel Delsol. *In:* Morange M. & Perru O. (éds), Embryologie et évolution (1880-1950). Histoire générale et figures lyonnaises, pp. 73-98. IIEE, Lyon, Vrin, Paris.

Exbrayat J.-M. & Flatin J. (sous la direction de) 1997 – L'évolution biologique : science, histoire ou philosophie ? IIEE, Lyon, Vrin, Paris. 659 p.

Exbrayat J.-M., Flatin J., Gueydan-Baconnier M., Neyrand de Leffemberg F., Pujol P. 1997 – Variété et souplesse des cycles sexuels et conquête du milieu terrestre par les Amphibiens. *In:* Exbrayat J.-M. & Flatin J. (éds), L'évolution biologique, science, histoire ou philosophie ? pp. 249-268.

Grassé P.P. & Delsol M. (sous la direction de) 1986 – Traité de Zoologie, anatomie, systématique, biologie. Tome XIV Batraciens, fasc. IB, Masson, Paris. 828 p.

Grassé P.P. & Delsol M. (sous la direction de) 1995 – Traité de Zoologie, anatomie, systématique, biologie. Tome XIV Batraciens, fasc. IA, Masson, Paris. 1355 p.

Société Herpétologique de France 1987 – Serpents, venins, envenimation. Ed. Fondation Marcel Mérieux, Lyon. 229 p.

Tort P. 1997 – Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution, 3 vol., PUF, Paris. 4862 p.

Manuscrit accepté le 15 octobre 2012

# - Analyses d'ouvrages -

Les Amphibiens et les Reptiles de la Loire-Atlantique à l'aube du XXI<sup>e</sup> siècle. Identification • Distribution • Conservation par Olivier Grosselet, Laurent Gouret et François Dusoulier (Coords), 2011, Éditions « De mare en mare », La Cribotière, 44521 Couffé (France), 207 pages. Prix : 19 €.



Bien plus qu'un atlas de répartition départemental, ce livre est une véritable faune moderne de la Loire-Atlantique. Il constitue une mine de renseignements pour le naturaliste qui s'intéresse à l'herpétologie (et non pas seulement à l'herpétofaune) de ce département. Les auteurs ont particulièrement mis l'accent sur le côté historique de l'herpétologie de la Loire-Atlantique ainsi que sur l'aspect participatif du recueil des données qui ont été utilisées pour traiter les espèces.

L'ouvrage débute par un chapitre de présentation physique et géographique du département. Les principaux habitats naturels rencontrés sont illustrés et décrits. On trouve ensuite un très intéressant chapitre sur l'histoire de l'herpétologie dans la Loire-Atlantique divisé en deux parties, le XIX<sup>e</sup> siècle et le XX<sup>e</sup> siècle avant 1990.

L'ouvrage continue par un bref chapitre sur la systématique, plutôt réservé aux connaisseurs mais cependant très utile et instructif car les auteurs exposent clairement la notion de systématique évolutionniste avec

une explication des principaux concepts de phylogénie et une liste taxinomique complète et claire de l'herpétofaune du département. Cette thématique est rarement abordée dans des ouvrages de ce type et il faut souligner le très bon travail réalisé par les auteurs en ce sens.

Les clés d'identification couvrent les larves, les chants et les adultes pour les amphibiens, et les adultes pour les reptiles.

Il faut souligner l'originalité de la clé des chants d'anoures, illustrée par des sonagrammes de chaque espèce, qui sera certainement très utile aux naturalistes attentifs aux sons. Notons aussi la qualité de la clé des amphibiens adultes et notamment la partie sur les *Pelophylax*, les « grenouilles vertes », très souvent traitées sommairement dans ce type d'ouvrage. Les auteurs ont particulièrement travaillé sur ce groupe et nous livrent des indications précises et claires permettant la détermination.

Concernant les reptiles, les critères proposés, ayant principalement trait à l'écaillure, peuvent aussi s'appliquer aux juvéniles, bien qu'ils nous paraissent parfois trop restrictifs. Par exemple, l'une des dichotomies entre les couleuvres du genre *Natrix* et les autres couleuvres se fait par les écailles dorsales carénées *vs* lisses. Or des carènes sont quelquefois obser-

vées également chez la couleuvre d'Esculape (Vacher & Geniez 2010). De plus, il aurait été intéressant d'inclure des critères de coloration plus détaillés que ceux qui sont proposés. Nous pouvons citer par exemple le critère du patron ventral tacheté du lézard des souches qui permet une différenciation aisée avec le lézard vert occidental chez qui le ventre est toujours immaculé. Ce critère, complémentaire aux caractéristiques de l'écaillure céphalique présentées dans la clé, est bien plus visible. De même, la coloration vert pomme des juvéniles de lézard vert occidental permet de les différencier de tous les autres lézards de l'aire d'étude, et ce critère n'est pas utilisé dans la clé.

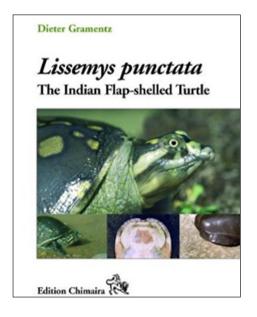
Chaque espèce d'amphibiens et de reptiles non aviens est ensuite traitée dans une monographie de deux pages. Plusieurs photographies représentent les différents stades (adultes, œufs, larves, juvéniles), colorations particulières (albinisme, mélanisme), différenciation entre espèces proches (grands tritons, grenouilles brunes...) Une carte de répartition est proposée pour chaque espèce, même pour les tortues marines ainsi que pour les espèces introduites (xénope lisse, grenouille rieuse et tortue de Floride). Les textes traitent de la biologie et de l'écologie, de la distribution dans le département et des problématiques de conservation. Cette dernière thématique est ensuite reprise de manière plus globale dans un chapitre qui lui est entièrement dédié. Les auteurs décrivent les diverses menaces qui pèsent sur l'herpétofaune, avec notamment plusieurs sous-chapitres très informatifs sur les espèces introduites, depuis les poissons et les écrevisses jusqu'aux chats domestiques. La vision des auteurs sur ce vaste sujet est fort pertinente et souligne notamment sa complexité et sa connexion avec d'autres facteurs de perturbation, ces critères étant souvent délaissés dans les recommandations sur la régulation des espèces dites « invasives ». D'ailleurs, les réflexions des auteurs, concernant le caractère invasif de certaines espèces comme par exemple le xénope lisse et les méthodes mises en place pour lutter contre, se positionnent à contre-courant des discours généralement entendus de la part des gestionnaires de la nature (éradication, gestion, contrôle). En effet, l'Homme, même lorsqu'il œuvre pour la protection de l'environnement, a bien trop souvent tendance à se positionner « en dehors » de la nature et à vouloir ainsi la gérer et la contrôler alors qu'il en est une composante, comme tous les autres organismes! Ces questions dépassent le cadre de l'étude biologique et biogéographique des espèces mais les auteurs de cet ouvrage les évoquent à bon escient dans plusieurs paragraphes, offrant ainsi au lecteur une autre vision de la gestion et de la conservation de la nature qui n'en demeure pas moins tout aussi pertinente, sinon plus efficace, que celle qui est habituellement proposée.

En conclusion, cette faune départementale est très instructive, les illustrations (photographies en couleurs et dessins) sont de très bonne qualité et sa lecture est très agréable et intéressera certainement beaucoup plus de lecteurs que les seuls herpétologistes.

# RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Vacher J.-P & Geniez M. (coord.) 2010 – Les Reptiles de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. Biotope, Mèze (collection Parthénope)/MNHN, Paris, 544 p.

Jean-Pierre VACHER BUFO Musée d'Histoire naturelle et d'Ethnographie 11 rue de Turenne, 68000 Colmar *Lissemys punctata*. The Indian Flap-shelled Turtle, par Dieter Gramentz, 2011, Édition Chimaira Buchhandelsgesellschaft mbH, Serpents Tale (Natural History Book Distributors), Frankfurt Contributions to Natural History n° 51, Frankfurt am Main, Allemagne. 278 pages. Prix: 50 euros.



Encore une fois, les éditions Chimaira apportent une contribution décisive à la connaissance des Reptiles, avec un ouvrage soigné, à couverture cartonnée à reliure piquée et pincée dédié à Lissemys punctata (Lacepède, 1788). Le travail d'investigation bibliographique est remarquable, tant par la diversité des sources que par la qualité de leur emploi. Ainsi la monographie de cette Trionychidé indienne, ne regroupe-t-elle pas moins de 346 citations bibliographiques! L'auteur puise l'information dans un large éventail de revues, de l'obédience nationale comme l'incontournable Journal de la Bombay National History Society, à une couverture internationale comme Conservation Biology ou Copeia, en passant par des parutions bien éloignées de l'aire de distribution de cette tortue, comme notre Bulletin de la Société herpétologique de

France. L'ouvrage est composé de six parties, d'importances variables. Deux parties couvrent à elles seules les deux tiers du volume : d'une part la systématique et les descriptions anatomique et physiologique de l'espèce et d'autre part, son écologie. Les autres parties traitent du comportement, en une vingtaine de pages, des menaces et des mesures de protection, en neuf pages, des variations des caractères (partie qui aurait pu être rattachée à la description), sur cinq pages, et enfin de la liste bibliographique. L'iconographie, historique et récente, est soignée. Elle compte 184 figures, dont 70 polychromies, avec 24 clichés de l'auteur, dix de P.L. Duda et V.K. Gupta, investis dans l'étude comportementale de cette espèce, sept de I. Das et ceux des deux holotypes (déposés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris), de R. Bour.

En terme comportemental, cette compilation révèle l'existence d'un énorme travail de terrain réalisé en l'espace d'un siècle. Il montre aussi l'importance de l'apport des observations en milieu confiné. En effet, *Lissemys punctata* est présente dans la plupart des zoos indiens et pakistanais. Pour autant, cette espèce « paye le prix fort ». Elle a été et est toujours massivement tuée et consommée, et Gramentz montre combien elle est aujourd'hui mise en danger par le prélèvement abusif à des fins commerciales, notamment vers la Chine, pour suppléer à la réduction drastique des populations autochtones de tortues à carapace molle dans ce pays. L'auteur pointe aussi tout un ensemble d'autres causes comme la modification de la salinité de l'eau du Gange en liaison avec l'agriculture, la colossale perte d'habitats au Sri-Lanka ou encore le sacrifice à des fins scientifiques, tels ces 3 284 individus comptabili-

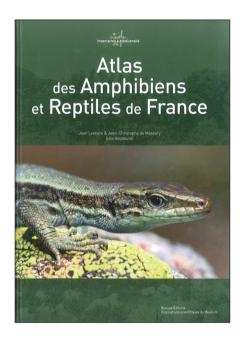
sés dans 54 publications et souvent tués dans des conditions effroyables. Heureusement, souligne l'auteur, la montée d'une conscience éthique devrait réduire, voire éradiquer ce dernier type d'impact. Si l'enjeu moral de ces agissements est d'importance, il reste mineur en regard de ceux touchant le devenir des populations. Or les autres causes avérées et présumées de la réduction des effectifs de *Lissemys punctata* (comme les pollutions diverses) sont loin de s'amenuiser. Pour autant, en 2013, l'espèce est toujours classée par l'UICN dans la liste des espèces à préoccupation mineure (IUCN 2013)...

Ce travail de Dieter Gramentz dépasse largement l'approche terrariophile souvent caractéristique des éditions Chimaira. Il se pose comme une référence encyclopédique pour l'espèce. De plus, à travers cette rédaction transparaît non seulement la passion de l'auteur, mais également, chose remarquable dans le monde scientifique et naturaliste, un engagement documentaire pour le devenir de cette tortue, victime de la mollesse, non pas de sa carapace, mais des politiques locales pour l'éducation et la préservation du biopatrimoine.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

IUCN 2013. – IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. <www.iucnredlist.org>. Consulté le 19 août 2013.

Olivier SWIFT 1 rue des Vergers 90340 Novillard Atlas des Amphibiens et Reptiles de France par Jean Lescure et Jean-Christophe De Massary (coords), 2012. Biotope éditions, Mèze ; Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (collection Inventaires & biodiversité, tome 4), 272 pages. Prix : 34.90 euros.



Ce fut une longue gestation, un accouchement un peu laborieux, mais quel bel enfant! Vingt-trois ans après l'atlas de 1989, voici enfin la 3<sup>e</sup> synthèse sur la répartition des Amphibiens et Reptiles de France réalisée par la SHF en collaboration avec le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN). Présenté dans un format A4. avec une solide couverture cartonnée, une reliure traditionnelle, une belle qualité d'impression et d'illustration, le premier contact avec cet ouvrage est particulièrement agréable. Soulignons d'emblée l'effort et la somme considérable de travail que représente cet atlas : plus de 6000 observateurs et plus de 30 coordinateurs régionaux et départementaux ont fourni et géré un total de 179426 données dont 135226 depuis 1990 (l'atlas de 1989 n'en comptait « que » 44 200). Cinquante-cinq spécialistes ont rédigé les textes commentant les cartes générées pour les 80 espèces d'Amphibiens et de Reptiles (73

autochtones et sept introduites) vivant actuellement sur nos côtes et notre territoire métropolitain (Corse comprise). Près de 130 photographies d'espèces, plusieurs paysages et images « solarisées » parfois en pleine, voire en double page, illustrent très agréablement cet ouvrage. Les cartes de répartition figurant les reliefs permettent d'emblée de se faire une idée de la distribution altitudinale des espèces. Un rappel des données clairement identifiées en seulement quatre catégories (de 70 à 89 et après 89, pour les espèces autochtones et pour celles introduites) accompagne chaque carte. Notons que ces cartes de répartition, pratiquement au même format que celles de l'atlas de 1989, permettent une première comparaison rapide des grands ensembles de distribution. Un calque transparent, comportant le découpage des cartes IGN au 1/50000°, (rectangles de 20 × 27 km, comme en 1989), bien rangé dans une jaquette plastique en 3° de couverture, permet la localisation plus précise des espèces.

La première partie de l'Atlas suivant le sommaire comporte tout d'abord une présentation de la SHF, une préface très synthétique par Jean-Philippe Siblet, Directeur du Service du Patrimoine naturel (SPN) au MNHN, puis un avant propos et une introduction de Jean Lescure, responsable national de l'inventaire, qui rappelle le cheminement et toutes les étapes de ce travail, entrepris depuis 1974 par la SHF. Vient ensuite une explication détaillée sur la façon dont ce travail d'inventaire a été organisé, puis une liste taxinomique de l'herpétofaune française, signée par 11 de nos meilleurs systématiciens actuels en herpétologie, ce qui assure de sa fiabilité, d'autant que Jean Lescure et Ivan Ineich commentent ensuite longuement

cette liste. Pour ne pas oublier que les Amphibiens et Reptiles actuels ont une histoire, Salvador Bailon et Jean-Claude Rage présentent ensuite de façon exhaustive et très précise la mise en place de l'herpétofaune actuelle de la France, avérée depuis les débuts du Mésozoïque pour les chéloniens, à partir du Jurassique pour les amphibiens et les lézards et enfin depuis le milieu du Crétacé pour les serpents. Au delà même du présent atlas, la lecture de ce texte remarquable doit être recommandée à quiconque veut comprendre la répartition des Amphibiens et Reptiles actuels. La première partie de l'atlas se termine par :

- (1) une présentation là encore très détaillée des menaces qui pèsent sur nos Amphibiens et Reptiles, des textes officiels assurant leur protection (espèces inscrites à la Directive Habitat Faune-Flore pour le réseau Natura 2000 dans la loi française sur la protection de la nature et dans l'annexe II de la convention de Berne) et du réseau des espaces protégés français.
- (2) La liste rouge des Amphibiens et Reptiles établie par le comité français de l'UICN, le MNHN et la SHF en août 2009.

La seconde et majeure partie de l'atlas concerne naturellement la répartition des espèces. Chacune a droit à une double page. À gauche, figure(nt) une (parfois deux) photo(s) de l'espèce, suivie(s) du texte explicatif de la répartition présenté de façon standardisée en trois rubriques : statut taxonomique et sous espèces ; répartition-habitat ; conservation. À droite on trouve la carte de répartition avec, si nécessaire, la suite du texte et parfois une photo supplémentaire de l'animal. Les Urodèles et les Anoures autochtones (respectivement 12 et 22 espèces) sont présentés en premier, puis les Chéloniens dont les Tortues marines (huit espèces), les tortues d'eau douce et terrestres (cinq, deux et une espèce), et enfin les Sauriens et les Ophidiens (19 et 12 espèces). Une section finale est réservées aux sept espèces introduites (Triton crêté italien, Xénope lisse, Discoglosse peint, Sonneur à ventre de feu, Grenouille taureau, Tortue « de Floride » et Lézard sicilien).

Il ne saurait être question dans cette brève analyse de revenir en détail sur la répartition de chaque espèce. Pour la plupart d'entre elles, l'aire de distribution apparaît relativement stable avec seulement quelques variations « à la marge » qui sont bien discutées par les rédacteurs. D'autres espèces montrent au contraire des nouveautés dans leur répartition qui ne manqueront pas d'alimenter les discussions entre spécialistes. Donnons seulement quelques exemples.

Amphibiens – Triturus cristatus : découverte de nouvelles stations dans le sud de la France malgré une régression globale de ses populations. Bombina variegata : sa régression est aussi bien soulignée en France mais sa présence dans l'Aude restera à vérifier. Hyla meridionalis : une extension de sa distribution ne serait pas impossible avec notamment la découverte de nouvelles stations en Isère. Pelophylax ridibundus : la répartition de cette espèce « complexe », considérée comme introduite en France (sauf Haut-Rhin et Bas-Rhin) est en considérable extension. Rana arvalis : espèce en raréfaction mais découverte de deux stations dans le Nord et, récemment, d'une dans le Pas-de-Calais. Rana perezi : son aire de répartition encore très mal connue (difficultés d'identification, confusion avec Rana ridibundus) semble pourtant s'étendre jusqu'en Loire-Atlantique. Rana pyrenaica : signalée pour la première fois en France en 1998. Soulignons enfin la présentation partielle mais certaine de stations de Pelophylax kl. esculentus et de Pelophylax kl. grafi, un bel exploit quant on connaît la difficulté à identifier ces hybridogènes.

**Reptiles** – la Tortue caret (*Eretmochelys imbricata*) n'a plus été observée depuis 1990. La présence de *Mauremys leprosa* dans de nouvelles stations ne doit pas faire illusion sur le

statut très fragile de cette espèce. *Tarentola mauritanica* apparaît s'étendre dans le sud-ouest et remonter dans la vallée du Rhône. *Lacerta bilineata* a été retrouvé en Basse-Normandie. La situation de *Timon lepidus*, quoique répertorié maintenant sur tout le littoral sud atlantique reste préoccupante notamment en raison du déclin d'importantes populations dans le pourtour méditerranéen. *Chalcides striatus* a été redécouvert en Charentes-Maritimes, dans le Gers, la Haute-Garonne et l'Ariège mais ces populations restent vulnérables. La présence de *Malpolon monspessulanus* dans le sud du Lot est à surveiller. Concernant *Coronella girondica*, de nombreuses nouvelles stations dans la zone sud-ouest témoignent certes d'une augmentation de la prospection mais peut être aussi d'une réelle extension de l'aire de répartition de l'espèce... à suivre! *Hierophis viridiflavus* semble continuer sa progression vers le nord de même que *Vipera aspis* tandis que les aires de distribution de *Vipera berus* semblent se réduire. Par ailleurs la présence de la Couleuvre d'Esculape près de Paris semble bien réelle.

De nouvelles espèces « apparaissent » dans cet atlas qui n'étaient pas connues comme telles en 1989. Ceci est naturellement dû à la relance active des recherches en systématique avec les apports de la biologie moléculaire et de la révolution cladistique. Citons comme exemples les cas de *Salamandra corsica* et de *Salamandra lanzai* pour les Amphibiens et ceux des trois Lézards pyrénéens, *Iberolacerta aranica*, *I. aurelioi* et *I. bonnali* pour les Reptiles (antérieurement confondus avec *Lacerta monticola* des monts Cantabriques ou considéré (*I. bonnali*) comme une simple sous espèce de ce taxon).

Bien entendu comme pour tout travail on doit pouvoir imaginer des critiques pour cet atlas. Sans doute quelques « coquilles » d'impression ou fautes d'orthographes seront découvertes ici ou là (ex.: p. 246, seconde référence Anonyme: « tome 1 » apparaît en rouge) mais à l'évidence fort peu nombreuses elles n'affecteront pas la qualité de l'ouvrage. Personnellement seule la présentation de l'index me paraît discutable avec le mélange par ordre alphabétique des noms scientifiques et des noms vernaculaires: deux listes distinctes auraient plus clairement identifié les deux catégories. Pour ma part et sur le fond, je regrette aussi un peu que l'hybride naturel entre le triton crêté et le triton marbré, appelé triton de Blasius, stérile au moins en ce qui concerne les mâles, n'ait pas été mentionné, ne serait-ce que sous forme d'un petit texte sans carte, ne fût-ce que pour rappeler les études passées de notre collègue néerlandaise Annie Zuiderwijk sur cet hybride.

Et maintenant... nul doute que cet atlas de répartition sera considéré, sinon comme le « point zéro », du moins comme la base du suivi de l'évolution spatio-temporelle de la distribution de la faune herpétologique française actuellement recensée. Dans ce sens osons quelques prédictions quant à la suite de ces études d'inventaire.

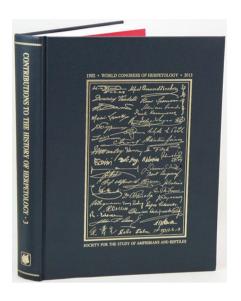
La comparaison de l'actuelle répartition, toutes espèces confondues, entre l'atlas de 1989 et celui-ci permet au mieux de ne dégager que quelques tendances sur le déplacement des espèces (extension ou diminution de leurs aires de répartition) biaisées évidemment par la variabilité importante et non mesurable de l'effort de prospection. La connaissance de cette évolution reste cependant l'un des enjeux majeur de l'étude de la répartition des espèces à la fois dans un but de connaissance fondamentale mais aussi, bien sûr, pour leur sauvegarde et celle de leurs milieux respectifs. La perspective d'un nouvel atlas à échéance de 10, 15 ou 20 ans permettra alors sans doute d'appréhender plus finement ces variations de répartition.

Dans ces travaux d'inventaire, même pour les atlas régionaux, l'aspect quantitatif ou populationnel n'a jusqu'ici peu ou pas été documenté. Or l'abondance de la population est aussi un élément majeur d'appréciation du statut des espèces et son impact est fondamental sur les décisions relatives à leur protection et à leur conservation. Nul doute que les actions de type « Popreptiles » et « Popamphibiens » actuellement entreprises dans notre pays et des données obtenues dans des « rapportages » comme ceux de la Directive Habitat (Natura 2000), devront être conjuguées dans le futur avec les simples données de répartition spatiale pour une appréciation plus précise donc plus pertinente de l'état de santé des espèces.

Soulignons enfin que la parution de l'Atlas des Amphibiens et Reptiles de France survient à un moment de profonde mutation tant dans les méthodes d'inventaires que dans la perception et la signification sociétale de la biodiversité. Concernant la méthodologie, les moyens informatiques modernes permettent désormais une gestion simplifiée, harmonisée et plus performante des bases de données, tant pour la saisie initiale de ces données que pour leur validation, leur traitement et la sortie de cartes. Chaque organisme peut ainsi, plus facilement que par le passé, gérer ses propres informations, tout en les conservant centralisées dans une base nationale. C'est ainsi que la SHF va bientôt disposer de la base de données existante des Amphibiens et Reptiles de France et la poursuite du travail d'inventaire se fera directement de l'observateur à la SHF et vice versa. Concernant la biodiversité et l'importance qu'elle prend dans nos sociétés - au moins pour celles qui y consacrent quelques moyens- il est clair que la connaissance de la répartition des espèces dans leur diversité, c'est à dire le fait de pouvoir répondre à la question : « qui vit là ? », apparaît maintenant comme une nécessité dans l'esprit de la plupart de nos concitoyens et des décideurs qui peuvent de moins en moins s'en affranchir. Cette connaissance est indispensable pour la gestion et la préservation de notre environnement en raison de l'aphorisme classique : « on ne peut protéger que ce que l'on connaît ». C'est ainsi que depuis une bonne vingtaine d'années nous assistons pour les Amphibiens et les Reptiles de France à une floraison d'atlas régionaux -et de nouveaux sont à venir- dont les données ont ensuite servi à l'atlas national. Cette utilisation et présentation étagée des résultats d'inventaire, l'intégration et la mutualisation des données traduisent bien l'intérêt et le dynamisme de la SHF mais aussi ceux d'autres structures dans la réalisation de ces travaux. Gageons que cette dynamique et cette volonté ne se ralentiront pas et que l'ensemble des personnes ou organismes qui n'auraient pas encore fourni leurs données, n'auront de cesse, à la lecture du présent Atlas des Amphibiens et Reptiles de France, de participer à la poursuite de cette aventure!

En résumé, un grand merci à toutes les personnes et à tous les organismes qui ont contribué à la réalisation de cet atlas, en particulier aux deux coordinateurs nationaux et à leurs homologues en région, ainsi qu'au Service du Patrimoine Naturel du Muséum et à son Directeur sans qui ce travail n'aurait peut-être pas pu aboutir.

Jacques CASTANET 10 rue des Haies Saint-Rémi 91210 Draveil **Contributions to the History of Herpetology**, Volume 3, dirigé par Kraig Adler. 2012. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York (Contributions to Herpetology, volume 29), 564 pages. ISBN 978-0-916984-82-3. Prix: 75 US\$.



Cet ouvrage, publié en commémoration des 30 ans de la date de création du Congrès Mondial d'Herpétologie [1982, puis premier Congrès en 1989], a été diffusé lors du 7e Congrès Mondial d'Herpétologie qui s'est tenu à Vancouver au Canada en 2012. C'est le 3e volume de la série de biographies des herpétologues mondiaux. Le volume 1 (Adler 1989) est à présent épuisé. Il peut cependant être consulté gratuitement en ligne à l'adresse suivante : www.ssarherps.org, en cliquant sur « Publications ». Il a été publié à l'occasion du Premier Congrès Mondial d'Herpétologie de Canterbury au Royaume-Uni en 1989 et remis alors à tous les participants. Le volume 2 (Adler 2007) est toujours en vente auprès de la SSAR (www.ssarherps.org) (Adler 2007). Sa parution commémorait le 50e anniversaire de la SSAR (Society for the Study of

Amphibians and Reptiles, USA). Tout comme les deux ouvrages précédents, ce troisième volume est destiné à rendre hommage à tous ceux qui ont participé, par leurs travaux de recherche, leurs collectes ou leurs élevages, au développement de l'Herpétologie afin de lui donner le rang majeur qu'elle détient actuellement au sein de la Zoologie au sens le plus large.

Le premier volume de la série rassemble 152 biographies, le deuxième 285 et le troisième 349, soit au total 786 biographies pour l'ensemble des trois volumes, sans compter les nombreuses personnes citées dans les biographies principales et faisant néanmoins souvent l'objet de mini-biographies, elles aussi reportées dans l'index final de tous les noms. À son origine, le premier volume de la série ne devait pas comporter de suite mais devant le succès de l'ouvrage la continuité s'est imposée. Le volume 3 est un ouvrage monumental de 564 pages. Son épaisseur, comparable à celle des volumes 1 et 2 réunis, tient au fait qu'un volume 4 n'est pas prévu. Il comprend trois parties majeures rédigées par des auteurs différents, précédées par une préface de quatre pages (pp. 9-12) signée par Kraig Adler. Juste avant, la page 8 nous montre le diplôme du prix Nobel « herpétologique » (1935) de Hans Spemann, zoologiste et embryologiste allemand dont les recherches primées ont porté sur le développement embryonnaire des tritons du genre *Triturus*. Ces animaux sont représentés sur le document officiel qui est une œuvre artistique unique pour chaque Nobel.

La première partie de ce volume 3, rédigée par Kraig Adler et intitulée « *Herpetologists* of the Past, Part 3 », rassemble non seulement les biographies de 349 personnalités impliquées dans le monde de l'Herpétologie, mais aussi des informations utiles sur leurs collègues, étudiants et autres connaissances. Chaque monographie comprend un texte détaillé

plus ou moins important, un portrait et la signature de la personne concernée, mais aussi ses travaux les plus importants et d'autres références de biographies. Les sources des informations sont toujours très clairement indiquées.

Ces biographies s'étalent dans le temps du II<sup>e</sup> siècle av. J.-C. jusqu'en 2012 pour les plus récentes. Elles ne concernent que des personnes décédées. Les textes couvrent les pages 12 à 353, soit la majorité de l'ouvrage. Ils débutent par l'auteur du plus ancien ouvrage herpétologique connu, Nicandre de Colophon, dont l'œuvre date du IIe siècle av. J.C. On y trouve ensuite des textes concernant prêtres et autres religieux, médecins, nobles, diplomates, poètes, apothicaires, officiers militaires, administrateurs, scientifiques ou responsables de parcs zoologiques, souvent issus d'autres disciplines mais ayant abordé ou opté pour l'Herpétologie par la suite. Cette longue liste comprend également le Nobel mentionné plus haut. D'autres personnalités sont des amateurs confirmés sans formation académique ou alors des universitaires hautement diplômés. On trouve aussi la biographie de la première personne à avoir établi une lignée commerciale de serpents albinos, ou encore celle d'un prétendant au trône d'Albanie... La vie la plus brève est celle de Worth Hamilton Weller (1913-1931) qui n'a atteint que 18 printemps avant de décéder dans la montagne, alors qu'il a décrit trois espèces de salamandres nouvelles pour la Science. François Marie Daudin était un herpétologue très productif, malgré ses handicaps physiques et ses tourments avec Lacepède au Muséum. Les recherches récentes de Roger Bour ont permis de montrer qu'il est décédé encore plus jeune (1776-1803 et non pas 1804) que ce que l'on pensait (Bour 2011). Tous ces textes reflètent la force et la passion qui animent ces personnes, parmi lesquelles plusieurs ont poursuivi leurs travaux malgré de terribles maladies, des persécutions politiques ou encore un emprisonnement prolongé. Un homme a même été assassiné par son épouse! Toutes leurs contributions sont significatives pour notre chère discipline, l'Herpétologie. Leur vie tumultueuse, mais souvent exemplaire, constitue un modèle pour les générations actuelles. La majorité de nos étudiants, à l'exception de ceux concernés par la systématique, ne connaissent plus les Pères fondateurs de la discipline, d'où l'utilité de ce type d'ouvrage.

Le choix des personnalités retenues a été délicat tant les candidats méritants étaient nombreux. L'un des critères de sélection a été de s'orienter surtout vers celles sans biographie publiée. L'ordre chronologique a été adopté pour cette partie de l'ouvrage, mais en suivant la date de publication des premiers travaux herpétologiques significatifs et non pas la date de naissance ou de décès. Chaque biographie établit clairement les connexions entre personnes et les renvois de biographie à biographie sont nombreux entre les trois volumes de la série. Chaque texte respecte scrupuleusement le cadre politique, religieux et militaire durant la vie de la personne concernée car l'influence de tous ces éléments a été primordiale pour sa production herpétologique.

Les noms valides posent souvent des problèmes délicats. Il n'était autrefois pas rare qu'une personne change de nom durant sa carrière pour des raisons variées. Le choix de Kraig Adler s'est porté sur l'adoption du nom valide utilisé par la personne dans sa signature la plus fréquente. Le texte des biographies concerne surtout la vie herpétologique des personnes retenues, même quand certaines d'entre elles avaient une vie parallèle bien plus mouvementée et souvent digne, elle aussi, d'être divulguée. Notons toutefois qu'avant le xxe siècle l'Herpétologie était surtout pratiquée par des naturalistes ou des zoologistes dont le centre d'intérêt était bien moins pointu qu'à l'heure actuelle, ce qui confère à cet ouvrage un très large éventail de lecteurs incluant aussi bien les zoologistes que les botanistes sensu lato.

Les références publiées qui sont à la base des biographies ont été indiquées à chaque fois en fin de texte mais il est fréquent de ne trouver aucune référence. Les biographies nouvelles ont souvent été créées avec l'aide d'informations et de documents produits par la famille du défunt et ses collègues du monde entier. Ceci confère bien entendu à l'ouvrage un caractère inédit incontestable et en fait un document précieux et novateur. Un autre problème à surmonter était celui de l'harmonisation des calendriers selon l'époque mais aussi le pays, chose délicate s'il en est. Les auteurs ont pris soin d'avertir le lecteur sur certaines dates anciennes douteuses.

Attardons-nous un peu sur nos collègues français présentés dans ce livre, sans toutefois oublier que de nombreux autres ont été abordés dans les volumes 1 et 2. Ils sont ici au nombre de 42, soit un peu plus de 12 % des personnalités abordées dans l'ouvrage, ce qui place notre pays à un rang très honorable pour la discipline au regard de sa population. Les biographies françaises traitées dans ce volume 3 concernent Claude Perrault (1613-1688), François de Garsault (1693-1778), Charles-Nicolas-Sigisbert Sonnini (de Manoncourt) (1751-1812), Jean Hermann (1738-1800), Louis Bosc (1759-1828), Guillaume-Antoine Olivier (1756-1814), Joseph-Hippolyte Cloquet (1787-1840), Jules-Germain Cloquet (1790-1883), Alexandre Moreau de Jonnès (1778-1870), Jean-René-Constant Quoy (1790-1869), Joseph-Paul Gaimard (1793-1858), Fortuné-Joseph-Théodore Eydoux (1802-1841), Louis-François-Auguste Souleyet (1811-1852), Jacques-Bernard Hombron (1798-1852), Honoré Jacquinot (1815-1887), Marie Jules-César Lelorgne de Savigny (1777-1851), Jean-Victor Audouin (1797-1841), Antoine-Louis Delsescautz Dugès (1797-1838), Félix-Edouard Guérin-Méneville (1799-1874), Anselme-Gaétan Desmarest (1784-1838), Alcide Charles Victor Marie Dessalines d'Orbigny (1802-1857), Christophe-Augustin Lamare-Picquot (1785-1873), François-Louis-Paul Gervais (1816-1879), Claude Gay (1800-1873), Charles-Emile Blanchard (1819-1900), Arthur René Jean-Baptiste Bavay (1840-1923), Albert-Auguste Fauvel (1851-1909), Raphaël Anatole Emile Blanchard (1857-1919), Jean Marie Alexandre Thominot (1821-1896), Pierre Marie Heude (1836-1902), Louis-Charles Emile Lortet (1836-1909), Jean-Gilbert Tirant (1848-1899), Césaire Auguste Phisalix (1852-1906), Marie Félicie Picot Phisalix (1861-1946), Louis Roule (1861-1942), Justin-Marie-Raymond Despax (1886-1950), Charles Antoine Domergue (1914-2008), Maxime Georges Lamotte (1920-2007), Marie-Charlotte Saint Girons<sup>1</sup> (1923-1995), Jean Charles Deuve (1918-2008) et Rolande Roux-Estève (1921-2009). Notons que la majorité des biographies françaises récentes (Marie et Césaire Phisalix, Maxime Lamotte, Charles Domergue et Jean Deuve) ont été publiées récemment dans le Bulletin de la Société herpétologique de France. Plusieurs biographies françaises ont largement bénéficié de l'aide précieuse apportée par Edouard-Raoul Brygoo et Roger Bour du Muséum national d'Histoire naturelle. Notre regretté collègue Claude Grenot (1937-2011) figurera sans aucun doute dans le volume 4 [non prévu mais que nous espérons] de cette majestueuse série d'ouvrages, très probablement en compagnie de Jean-Claude Monney. Notons toutefois l'oubli regrettable d'Albert Raynaud (1914-1999), membre fondateur de notre Société, pour qui une notice avait pourtant été publiée dans notre Bulletin (Renous et al. 2000), mais aussi de Michel Lemire (1943-1995). Rédiger la biographie d'une

<sup>1</sup> La biographie de notre collègue Hubert Saint Girons se trouve dans le volume 2 (p. 219-220) de cette série mais il est également fait référence à lui dans la biographie de son épouse dans ce volume 3 (p. 322-323).

personne est une étape importante de la carrière de cette personne et un ultime hommage qui doit être rendu par la profession, presque toujours à titre posthume, ce qui est discutable. Cette rédaction dépend le plus souvent de la bonne volonté de ses amis et collègues et il est fort regrettable que cette pratique ne soit pas généralisée. Je ne puis ici que solliciter tous les collègues herpétologues afin que cet ultime hommage devienne un rituel et le *Bulletin de la Société Herpétologique de France* me semble être la place idéale pour publier ces notices biographiques françaises. Leur utilité, outre l'hommage rendu, vient également du fait qu'on y trouve souvent une bibliographie complète incluant des travaux utiles mais méconnus ainsi que les parcours géographiques des missions réalisées ou encore des références à des documents inédits souvent indispensables pour répondre à certaines questions.

À la page 353, tout à la fin des biographies, on trouve la seconde publication de la seule photographie connue de René Léon Bourret, complétant ainsi sa biographie de la page 107 du volume 1. La partie biographique se poursuit par une bibliographie complémentaire (pp. 354-360) de sept pages concernant les trois volumes, suivie d'un index exhaustif très pratique sur 26 pages (pp. 361-386) qui permet de retrouver toutes les biographies abordées dans l'ensemble des trois volumes, soit au total près de 5 000 personnes. La bibliographie indiquée ici complète celle, imposante, qui est fournie à la fin de chaque biographie.

La seconde section de l'ouvrage est rédigée par John S. Applegarth (pp. 387-472). Il s'agit d'un index des 5 290 descripteurs de taxons génériques et infra-génériques en Herpétologie ou encore des personnes en l'honneur desquelles un taxon a été nommé sous réserve que ces dernières soient auteur d'au moins une publication herpétologique. Cette liste, classée alphabétiquement, comprend le nom de famille complet avec tous les prénoms, les dates de naissance et de décès quand elles sont connues, le pays de résidence, ainsi que l'ordre zoologique d'appartenance des taxons décrits. On y trouve également les liens de parenté entre les entrées de l'index (par ex. fils de ...) et les liens conjugaux (épouse de ...) quand ils sont connus. En cinq années (depuis le volume 2 publié en 2007), le nombre de personnes concernées par cette section de l'ouvrage a augmenté de près de 50 % et plusieurs entrées autrefois incomplètes sont maintenant correctement renseignées.

La troisième section de l'ouvrage (pp. 471-539), rédigée par Ronald Altig, est une liste aussi complète que possible des herpétologistes du monde entier, avec indication de l'université dans laquelle leur thèse a été soutenue, l'année de soutenance et le nom du directeur de thèse et des étudiants subséquents (filiation académique), pays par pays. Cette révision majeure est en augmentation de 57 % par rapport à la seconde édition de 2007. L'information est donnée de façon à pouvoir suivre les lignées académiques de génération en génération dans les deux sens, des étudiants vers leurs professeurs et inversement. Au total, ce travail monumental comprend 5 562 noms tous indexés (pp. 539-564) et très faciles à retrouver par une série de codes (pays/filiation) très intuitifs. Notons toutefois que dans la partie concernant notre pays, la France, on trouve de très nombreuses lacunes et des erreurs, y compris pour de nombreux membres de notre Société. Les noms mal orthographiés sont fréquents (par exemple Le Graff pour Le Garff, Egert pour Eggert, LaMotte pour Lamotte, Gilbelber pour Zylberberg,...), les absences regrettables (par exemple Claude Pieau, Georges Pasteur,...) et les données incomplètes courantes. Les responsables ne sont pas les auteurs qui ont mené de véritables enquêtes en France, faisant appel à tous leurs contacts pour finalement n'obtenir que peu de réponses. Stéphane Grosjean (MNHN) a contribué à améliorer la partie « France » de cette généalogie académique. Puis-je suggérer à tous les lecteurs de me faire parvenir leurs rectifications et informations complémentaires afin de pouvoir combler les données manquantes? Les pages concernant les filiations françaises pourront être visualisées sur le site internet de notre Société – erreurs et lacunes seront accessibles à tous. Nous pourrons ainsi compléter les données pour la France. Ce ne serait que rendre hommage à l'herpétologie française dans l'hypothétique volume 4.

L'ouvrage constitue une mine de renseignements pour les zoologistes, les historiens des sciences et les bibliothécaires. De présentation soignée, sa consultation est aisée et didactique. Retrouver une personnalité est chose aisée tant les index et les recoupements sont nombreux et bien organisés. Les fautes de frappe et autres erreurs sont rares car l'ouvrage a été soigneusement relu. Véritable œuvre monumentale, ce troisième volume, tout comme les deux autres, est une merveille, un outil de travail indispensable que l'on peut aisément dévorer comme un récit d'aventures humaines aussi extraordinaires les unes que les autres. On ne peut qu'espérer un hypothétique volume 4, bien qu'il ne soit pas au programme des auteurs... Vite, dépêchez-vous d'acheter ce volume 3 avant qu'il ne soit épuisé à son tour!

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adler K. (éd.) 1989 – Contributions to the history of Herpetology. Contributions to Herpetology, Volume 5, Society for the study of Amphibians and Reptiles (SSAR), Ithaca, New York, USA. 202 p.

Adler K. (éd.) 2007 – Herpetologists of the past. Contributions to the History of Herpetology, Volume 2. Society for the study of Amphibians and Reptiles (SSAR), St. Louis, Missouri, USA. 389 p.

Bour R. 2011 – François Marie Daudin (29 août 1776-30 novembre 1803), auteur de l'Histoire naturelle, générale et particulière, des Reptiles. *Alytes*, 28(1-2): 1-76.

Renous S., Gasc J.-P. & Pieau C. 2000 – In memoriam, Albert Henri Raynaud (1914-1999). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 93: 45-47.

Ivan INEICH Muséum national d'Histoire naturelle Département de Systématique et Évolution CNRS UMR 7205 (Origine, Structure et Évolution de la Biodiversité) 25 rue Cuvier, CP 30 (Reptiles & Amphibiens) 75005 Paris

## Société Herpétologique de France

Association fondée en 1971, agréée par le ministère de l'Environnement depuis le 23 février 1978 Siège social: Muséum national d'Histoire naturelle, CP 41, 57 rue Cuyier, 75005 PARIS

#### CONSEIL D'ADMINISTRATION (2012-2013)

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

Vice-Présidents : Franck PAYSANT, Laboratoire de Biologie, Cité scolaire Jean Guehenno,

11 rue du Champ-Rossignol, 35700 Fougères. Franck.Paysant@ac-rennes.fr

Mickaël BARRIOZ, CPIE du Cotentin, BP 42, 50430 Lessay.

mickael.barrioz@cpiecotentin.com

Secrétaire général: Jacques Thiriet, 17 rue des Aulnes, 68650 Lapoutroie. jacquesthiriet@wanadoo fr Secrétaire adjoint: Christophe Eggert, 28 rue Marne, 22410 Saint-Quay Portrieux. eggert@faunaconsult.fr

Trésorier: Matthieu BERRONEAU, Chemin du Moulinat, 33185 Le Haillan.

matthieu.berroneau@cistude.org

Trésorier adjoint : Patrick HAFFNER, Service du Patrimoine Naturel, 36 rue Geoffroy St-Hilaire, CP 41,

75231 Paris CEDEX 05. patrick.haffner@noos.fr

Autres membres du Conseil: Antoine Cadi, Claude Pierre Guillaume, Ivan Ineich, Bernard Le Garff, André Miquet Membres d'honneur: Guy Naulleau, Président fondateur, Gilbert Matz, Secrétaire fondateur et Jean Lescure

#### ADRESSES UTILES

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

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

**Responsable de la commission Conservation**: Olivier LOURDAIS, CEBAS/CNRS, 79360 Chizé. *lourdais@cebc.cnrs.fr* et Jean-Pierre Vacher, 10 rue du Vieil Hôpital, 67000 Strasbourg. *jpvacher@gmail.com* 

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

Responsable de la commission DOM-TOM: Jean-Christophe de MASSARY, Muséum national d'Histoire naturelle, Service du Patrimoine Naturel, 36 rue Geoffroy Saint-Hillaire, CP 41, 75231 Paris CEDEX 05. massary@mnhn.fr

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

Responsables du Réseau Tortues Marines de Méditerranée Française (RTMMF) : Jacques Sacchi et Cathy Cesarini. rtmmf.coord@gmail.com

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

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

Responsables du Groupe Communication-Information : Yvan Durkell, Le Maria, 15 montée de Costebelle, 83400 Hyères. ivan.durkel@wanadoo.fr et Claude MIAUD, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (UMR 5175), École Pratique des Hautes Études, équipe Biogéographie et Écologie des Vertébrés, campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier CEDEX 5. Claude Miaud@cefe.cnrs.fr

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

#### Site internet: http://lashf.fr

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

COTISATIONS 2012 (Adhésion + Bulletin) / MEMBERSHIPS (Membership + Bulletin)							
Tarifs (France, Europe, Afrique)	Taux annuel		Bulletin		Total		
Découverte de la SHF							
(sans Bulletin – durée max. 3 ans)	15,00			=	15,00 €		
Adhérent sans bulletin	22,00			=	22,00€		
Adhérent de moins de 25 ans* (avec Bulletin)	17,00	+	17,00	=	34,00 €		
Adhérent de plus de 25 ans (avec Bulletin)	22,00	+	23,00	=	45,00 €		
Bienfaiteur (minimum)				=	70,00€		
Tarifs (Amérique, Asie, Océanie)	32,00	+	32,00	=	64,00 US \$		
* demandeurs d'emploi et étudiants							

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

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

# Bulletin de la Société Herpétologique de France

3<sup>e</sup> trimestre 2013 / 3<sup>rd</sup> quarter 2013

N° 147

## SOMMAIRE / CONTENTS

•	Identification des grenouilles « vertes » Pelophylax spp. (Anura, Ranidae) en Wallonie (Belgique) : confrontation de critères morphologiques et acoustiques avec des analyses enzymatiques et d'ADNmt / Identification of the "water frogs" Pelophylax spp. (Anura, Ranidae) in Wallonia (Belgium) : confrontation of morphological and bioacoustic criteria with enzymatic and mitochondrial-DNA analyses	
	Christiane PERCSY & Nicolas PERCSY	249-278
•	Impact des filets maillants sur la tortue marine Caretta caretta (Linnaeus, 1758) dans le golfe de Gabès (Tunisie) / Impact of gillnets on the sea turtle Caretta caretta (Linnaeus, 1758) in the Gulf of Gabes (Tunisia)  Khaled ECHWIKHI, Imed JRIBI, Mohamed Nejmeddine BRADAI & Abderrahmen BOUAIN	279-287
•	Interaction de la caouanne Caretta caretta (Linnaeus, 1758) avec la palangre de surface dans le golfe de Gabès en Tunisie : impact selon le type d'appât / Interaction of the loggerhead sea turtle Caretta caretta (Linnaeus, 1758) with the pelagic longline in the Gulf of Gabes (Tunisia): impact according to the bait-type	
	Khaled ECHWIKHI, Imed JRIBI, Mohamed Nejmeddine BRADAI & Abderrahmen BOUAIN	289-298
•	Suivi des populations de tortues marines au cours de la période de nidification 2002-2003 au Togo et au Bénin / Population monitoring of sea turtles during the breading period 2002-2003 along the Togolese and the Beninese coasts  Gabriel Hoinsoudé SÉGNIAGBETO, Jacques FRETEY, Joseph Essô BOWÉSSIDJAOU, Josea DOSSOU-BODJRENOU, Isabelle Adolé GLITHO, Patrice SAGBO, Guillaume Koffivi KETOH & Takouda K. KPATCHA	299-308
•	Caractérisation morphologique de l'iguane commun <i>Iguana iguana</i> (Linnaeus, 1758), de l'iguane des Petites Antilles <i>Iguana delicatissima</i> Laurenti, 1768 et de leurs hybrides / <i>Morphological characterization of the common iguana</i> Iguana iguana ( <i>Linnaeus</i> , 1758), of the Lesser Antilles iguana Iguana delicatissima <i>Laurenti</i> , 1768 and of their hybrids	200 246
	Michel BREUIL	309-346
•	Présence suspectée du tricot rayé à lèvres jaunes Laticauda colubrina (Schneider, 1799) (Elapidae, Laticaudinae) à Wallis et Futuna / Distributional record for the Yellow-Lipped Sea Krait, Laticauda colubrina (Schneider, 1799) (Elapidae, Laticaudinae) in Wallis and Futuna Harold HEATWOLE & François BRISCHOUX	347-350
•	$Herp\'eto faune~de~la~commune~de~Toulouse, Haute-Garonne~(31)~/~Herpeto fauna~of~the~town~of~Toulouse, Haute-Garonne~department~(31)~, France$	
	Sébastien ALBINET, Jean MURATET & Jean-Pierre VACHER	351-376
•	La Vipère aspic Vipera aspis (Linnaeus 1758) (Serpentes : Viperidae) en Lorraine / The asp viper aspis (Linnaeus 1758) (Serpentes: Viperidae) in Lorraine	· Vipera
	Pierre GRISVARD377-389	
•	In memoriam Michel Delsol (1922-2012)	No.
	201 103	
•	Analyses d'ouvrages / Book reviews	

Directeur de la Publication/Editor : Claude-Pierre GUILLAUME

Le Bulletin de la Société Herpétologique de France est indexé dans les bases suivantes : BIOSIS PREVIEW, CURRENT CONTENTS (Agriculture, Biology & Environmental Sciences), PASCAL & ZOOLOGICAL RECORD. ISSN: 0754-9962