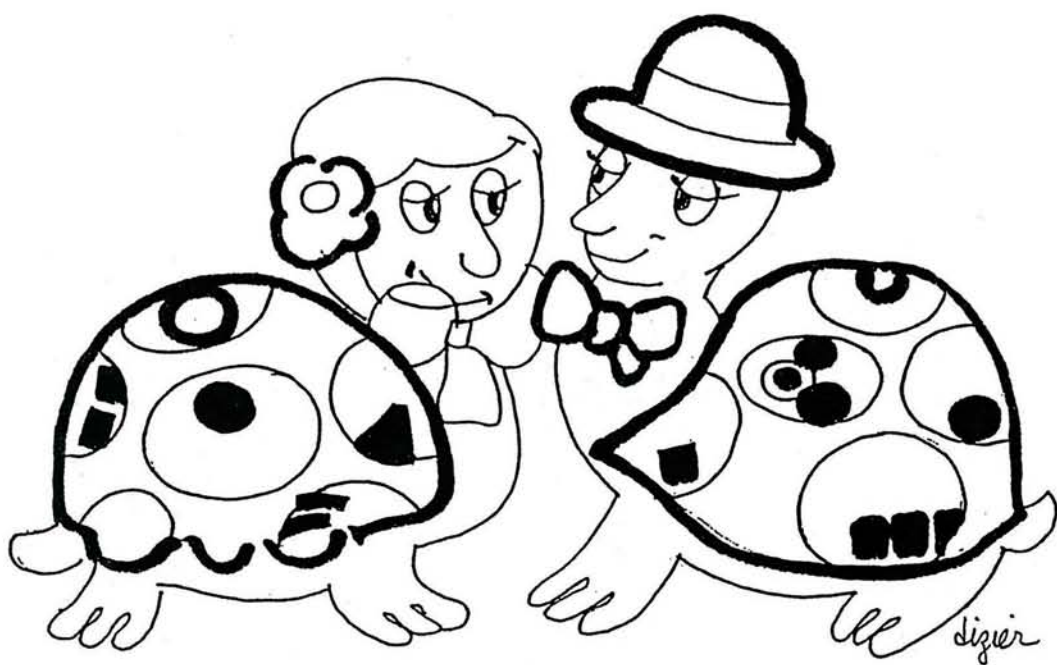


Bulletin de la Société Herpétologique de France

3ème et 4ème trimestre 1998

N° 87 - 88



ISSN 0754 - 9962

Bull. Soc. Herp. Fr. (1998) 87-88

Bulletin de la Société Herpétologique de France

Directeur de la Publication / Editor :
Roland VERNET

Comité de Rédaction / **Managing Co-editors** :
Jean LESCURE, Claude PIEAU
Jean-Claude RAGE, Max GOYFFON

Secrétariat de Rédaction / **Secretaries** :
Françoise THIOLLAY
Michelle GARAUDEL

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

Instructions aux auteurs / **Instructions to authors** :

Des instructions détaillées ont été publiées dans le numéro 33. Les auteurs peuvent s'y reporter. S'ils ne les possèdent pas, ils peuvent en obtenir une copie auprès du responsable du comité de rédaction. Les points principaux peuvent être résumés ainsi : les manuscrits, dactylographiés en double interligne, au recto seulement, sont envoyés en double exemplaire. La disposition du texte doit respecter les instructions. L'adresse de l'auteur se place désormais après le nom de l'auteur en première page. Les figures sont réalisées sur papier calque ou bristol. Les légendes des planches, figures et tableaux ainsi que le titre en anglais sont reportés sur feuilles séparées. 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

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

La rédaction n'est pas responsable des textes et illustrations 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 S.H.F. se réserve la reproduction et la traduction ainsi que tous les droits y afférant, pour le monde entier. Sauf accord préalable, les documents ne sont pas retournés.

ENVOI DES MANUSCRITS à :
Roland VERNET

Laboratoire d'Ecologie, Ecole Normale Supérieure
46 rue d'Ulm - 75230 PARIS Cedex 05
Tél : 33 - 01 44 32 37 04 - Fax : 33 - 01 44 32 38 85
E-mail : vernet@biologie.ens.fr

Dessin de couverture :

N° commission paritaire: 59374

Pierre DIZIER

Logo du 26^{ème} congrès de la SHF

Imprimeur : S.A.I. Biarritz
18, rue de Folin, 64200 BIARRITZ

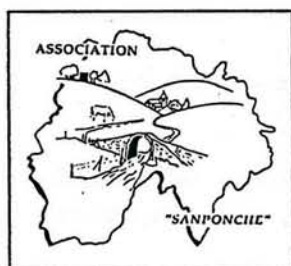
Dépôt légal: 4^{ème} trimestre 1998

26^{ème} congrès de la Société Herpétologique de France

Saint-Poncy

(Cantal)

3 - 6 juillet 1997



Thèmes 1997

1.- *BIOLOGIE DE LA CONSERVATION ET GESTION*

2.- *REPARTITION ET PROTECTION DES AMPHIBIENS ET DES REPTILES
DANS LA REGION AUVERGNE ET LE CENTRE DE LA FRANCE*

3- *HERPETOLOGIE GENERALE*

Organisation et contenu scientifique :
Roland VERNET

Organisation et communication :
Anh PHAN PHUC, Marie-Hélène BARRANGER et Jean-Pierre ROBUTTI.

*Laboratoire de fonctionnement et évolution des systèmes écologiques,
URA 258 du CNRS, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 PARIS Cedex 05
avec le soutien du Conseil Général du Cantal et des municipalités de Saint-Poncy et de Massiac.*

BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ HERPETOLOGIQUE DE FRANCE

3^{ème} et 4^{ème} trimestre 1998

N° 87-88

SOMMAIRE

26^{ème} congrès de la Société Herpétologique de France Saint-Poncy (Cantal), 3 - 6 juillet 1997 (1^{ère} partie)

- Panorama d'une faune ouest-africaine d'amphibiens : le peuplement du Mont Nimba
Maxime LAMOTTE..... 5
- Observations on the ecology of *Bitis gabonica gabonica* and *Bitis nasicornis* (Viperidae) in the rain forests of South-Eastern Nigeria
Luca LUISELLI & Godfrey AKANI 25
- Preliminary data on distribution, habitat and status of crocodiles (*Crocodylus niloticus*, *Crocodylus cataphractus* and *Osteolaemus tetraspis*) in the eastern Niger delta (Nigeria)
Godfrey AKANI, Luca LUISELLI & Francisco ANGELICI..... 35
- Variation saisonnière de l'activité et de la thermorégulation chez *Agama impalearis* (Lacertilia, Agamidae) dans les Jbilettes centrales (Maroc)
Mohammed ZNARI & El Hassan EL MOUDEN 45
- Etude préliminaire de la réponse ventilatoire à différentes températures de *Testudo hermanni hermanni* (Cheloniens, Testudinidae)
Sébastien LONGEPIERRE & Claude GRENOT..... 63
- A propos de l'observation récente d'une jeune Salamandre tachetée, *Salamandra salamandra* (Amphibia, Urodela) sans taches jaunes dans le Massif du Jura (France)
Hughes PINSTON & Emmanuelle CRANEY 71
- Vie de la Société 77

**BULLETIN DE LA SOCIETE HERPETOLOGIQUE
DE FRANCE**

3^{ème} et 4^{ème} trimestre 1998

N° 87-88

CONTENTS

**26th annual meeting of the French Herpetological Society
Saint-Poncy (Cantal) , 3 - 6 july 1997
(1st part)**

- Overview of west african amphibians : the Mount Nimba population
Maxime LAMOTTE..... 5
- Observations on the ecology of *Bitis gabonica gabonica* and *Bitis nasicornis* (Viperidae) in the rain forests of South-Eastern Nigeria
Luca LUISELLI & Godfrey AKANI 25
- Preliminary data on distribution, habitat and status of crocodiles
(*Crocodylus niloticus*, *Crocodylus cataphractus* and *Osteolaemus tetraspis*) in the eastern Niger delta (Nigeria)
Godfrey AKANI, Luca LUISELLI & Francisco ANGELICI..... 35
- Variation in seasonal activity and thermoregulation in *Agama impalearis* (Lacertilia, Agamidae) of central Jbilet (Morocco)
Mohammed ZNARI & El Hassan EL MOUDEN 45
- Preliminary study of the breathing responses at various temperatures
in *Testudo hermanni hermanni* (Chelonia, Testudinidae)
Sébastien LONGEPIERRE & Claude GRENOT..... 63
- Recent record of a young unspotted fire salamander *Salamandra salamandra* (Amphibia, Urodela) in the Jura Massif (France)
Hugues PINSTON & Emmanuelle CRANEY 71
- News from the Society 77

Remerciements

Nous remercions ici très vivement les organismes qui ont contribué à la mise sur pied de ce congrès par leur soutien financier ou leur aide logistique:

- . Conseil Général du Cantal,
- . Municipalité de Saint-Poncy,
- . Municipalité de Massiac,
- . Office du tourisme de Massiac et la Maison de l'Antimoine ,
- . Musée de la Haute Auvergne de Saint-Flour,
- . Office du tourisme de Saint-Flour,
- . Société Herpétologique de France,
- . Association "Sanponche",
- . Muséum National d'Histoire Naturelle (laboratoire d'anatomie comparée et Grande Galerie de l'évolution),
- . Zoo de Vincennes,
- . Laboratoire d'Ecologie (C.N.R.S ; Université Paris 6 ; E.N.S.),
- . France-Télécom Auvergne,
- . Centre d'aide au travail (C.A.T.) de Saint-Flour,
- . FAL d'Aurillac,
- . EDF-GDF de Saint-Flour,
- . Studio Ferraton (Saint-Flour),
- . Caisse d'Epargne de Massiac,
- . Guylène Laur spectacle (Le Cendre)
- . Collège P. Galery de Massiac,
- . La maison des Planchettes (Saint-Flour),
- . Résidence de l'Alagnonette (Saint-Poncy),

Ce congrès a pu être réalisé avec l'aide efficace d'un certain nombre de personnes que je tiens également à remercier ici, en particulier :

Mme Marie-Hélène BARRANGER, Mr Jean-Pierre ROBUTTI et Mr Anh PHAN PHUC, ainsi que mes parents et amis de l'association "Sanponche", très efficaces sur le terrain: H. et G. VERNET; M., I. et G. PLANCHE; C. et M. FAURY; L. et J. COUVRET; M. BONNAFOUX; P. DIZIER, S. BENOIT; B. VALLAT; J. RAYMOND et R. TRABUT.

Ce congrès était dédié à la mémoire de mon ami Michel LEMIRE, avec qui nous avons fait maintes missions herpétologiques en Afrique du Nord et au Sahara; maints congrès ou manifestations pédagogiques de tous genres. Il était déjà venu jusqu'à Saint-Poncy avec sa petite famille. Il aurait été sûrement des nôtres pendant ce congrès s'il ne nous avait prématurément quitté.

Roland VERNET

Panorama d'une faune ouest-africaine d'amphibiens : le peuplement du mont Nimba

par

Maxime LAMOTTE

*Laboratoire des Reptiles et Amphibiens,
Muséum national d'histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris (France)*

Résumé - Le peuplement d'Amphibiens de la région du mont Nimba (Guinée, Côte d'Ivoire et Libéria) est riche de 55 espèces au moins. Il est présenté en fonction des traits principaux de leur mode de vie.

Mots-clés : Amphibiens. Faune. Mont Nimba. Afrique de l'Ouest.

Summary - Overview of West African Amphibians : the Mount Nimba population. The amphibian fauna of the Mount Nimba area (Guinea, Ivory Coast and Liberia) is made of at least 55 species, which have been grouped according to their life history.

Key-words : Amphibians. Fauna. Mount Nimba. West Africa.

I - INTRODUCTION

Peu de collectes importantes d'Amphibiens avaient été réalisées en Afrique de l'Ouest avant 1941. Depuis cette date, en revanche, des prospections faites à l'occasion de plusieurs missions scientifiques en Guinée, au Libéria et en Côte d'Ivoire, puis en Sierra Leone et au Burkina Faso, ont permis de réunir un matériel considérable, tant d'adultes que de têtards, et de poursuivre ainsi les études systématiques. De la région du Nimba, F. Angel (1943, 1949, 1950) a le premier décrit un certain nombre d'espèces nouvelles. Des essais de synthèse ont ensuite été esquissés par Guibé et Lamotte (1957, 1958, 1963) et par Laurent (1958). Ils ont été complétés par le remarquable ouvrage de Schiötz (1967) sur les rainettes de l'ensemble de l'Ouest africain, ainsi que par divers autres travaux plus limités (voir les références bibliographiques).

Encore loin d'être achevées, ces prospections et ces mises au point taxinomiques permettent néanmoins de donner du peuplement des Amphibiens du Nimba une image relativement complète.

Pour la connaissance de la région du Nimba où a été réalisée la présente étude, on se reportera aux travaux déjà publiés sur ce sujet. Les plus complets sont ceux de Schnell (1952) et de Leclerc, Richard-Molard, Lamotte, Rougerie et Portères (1955).



Figure 1 : *Xenopus tropicalis* Gray (d'après Guibé & Lamotte 1958; cliché Mémin). Longueur-Museau-Anus = 45 mm
Figure 2 : *Hoplobatrachus occipitalis* (Günther) (d'après Guibé & Lamotte 1958; cliché Mémin). LMA = 78 mm.

II - PRESENTATION DES PEUPELEMENTS

A. Les formes à vie totalement aquatique

La seule espèce d'Amphibiens Anoures totalement adaptée à la vie aquatique est *Xenopus tropicalis* Gray, 1864 (fig. 1), un Pipidae localisé dans les régions forestières de l'Ouest africain; il est abondant notamment sur tout le piémont du Nimba où il se tient au fond des mares ombragées et dans les portions stagnantes des marigots encombrées de feuilles mortes. Ses têtards, très reconnaissables à leurs deux longs tentacules buccaux, sont planctonophages et nagent en pleine eau.

Très aquatique aussi est la grosse Grenouille *Hoplobatrachus* (précédemment *Dicroglossus*) *occipitalis* (Günther, 1859), répandue dans tout l'Ouest africain (fig. 2). Très vorace, elle se rencontre souvent près des villages dans des mares creusées par l'homme. Elle se tient immédiatement au-dessus de la surface de l'eau, laissant seulement dépasser ses deux gros yeux à la manière des crocodiles. Ses têtards sont grands et robustes.

C'est en pleine eau également, et plus précisément dans les biefs relativement calmes des torrents, que vit *Conraua alleni* (Barbour et Loveridge, 1927). Des pattes robustes et une palmure étendue entre les orteils traduisent son aptitude à une nage puissante. Ses têtards présentent une adaptation rhéophile très nette grâce à une bouche entourée de nombreuses rangées de fins denticules cornés formant ventouse (fig. 3).

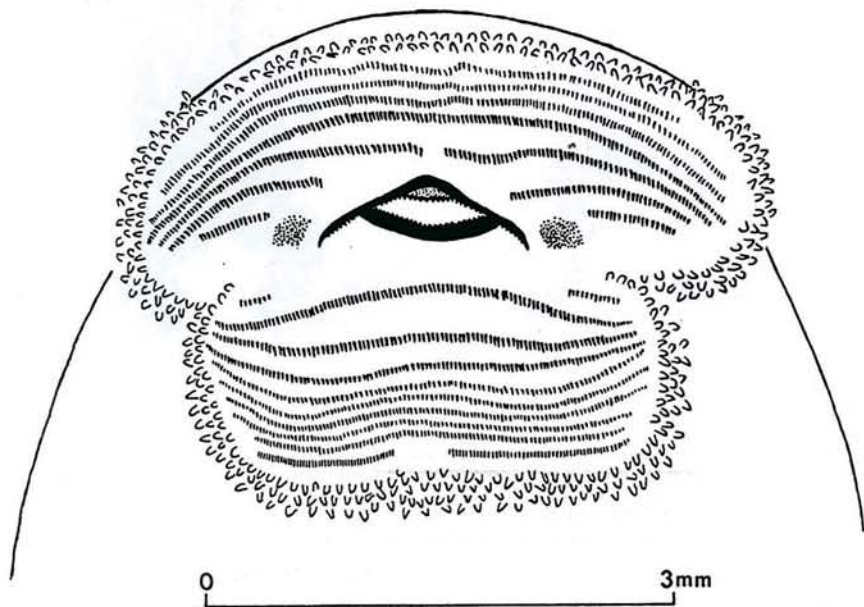


Figure 3 : Bouche-ventouse du têtard de *Conraua alleni* Barbour et Loveridge (d'après Guibé & Lamotte 1958).

B. Les formes à vie purement terrestre

A l'opposé des formes précédentes à vie totalement aquatique, certaines espèces se sont affranchies complètement du besoin d'eau même pour se reproduire. Une telle adaptation s'est réalisée notamment chez les espèces - au nombre de 3 ou 4 - du genre *Arthroleptis* Smith, 1849 (fig. 4). Elles pondent dans le sol humide des paquets de gros oeufs riches en vitellus dont le développement donne directement naissance à des jeunes entièrement métamorphosés, longs de 4 à 5 mm (voir plus loin fig. 24). La plus commune de ces espèces est un *Arthroleptis* (aff. *poecilonotus* Peters, 1863) présent à la fois en forêt et en savane, tandis que *A. crusculum* Angel, 1950 ne semble fréquenter que les milieux herbacés et *A. nimbaense* Angel, 1950 les milieux forestiers.

On retrouvera une autre modalité de cette adaptation à la vie terrestre dans le genre *Nectophrynoïdes* dont les deux espèces, *N. occidentalis* Angel, 1943 et *N. liberiensis* Xavier, 1979, cantonnés dans les zones élevées de la montagne et dont le développement se fait par viviparité (voir plus loin fig. 25).

C. Les formes endogées

Le plus caractéristique des Amphibiens endogés est l'Apode *Geotrypetes seraphini occidentalis* Parker, 1938 dont toute la vie se déroule dans la terre humide.

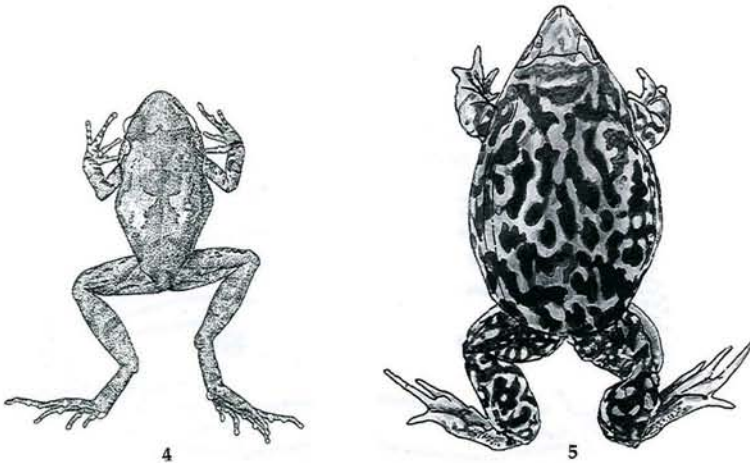


Figure 4 : *Arthroleptis* sp. (aff. *A. poecilonotus*); (dessin de Y. Schach-Duc). LMA = 20 mm.
Figure 5 : *Hemisus guineense* Cope (dessin de H. Tséré-Pages). LMA = 40 mm.

Il existe aussi un Anoure endogé, *Hemisus guineense* Cope, 1865 (fig. 5). L'adulte, bien reconnaissable à son museau triangulaire, à ses courtes pattes fousseuses et à ses gros tubercules aux orteils, se rencontre dans les sols sableux des savanes ; il est capable de gonfler considérablement son corps. Son abondance est attestée par le grand nombre de ses têtards présents dans toutes les mares ensoleillées.

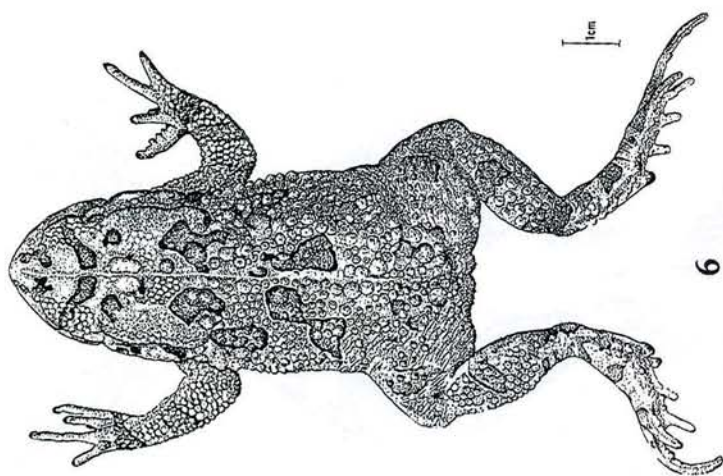


Figure 6 : *Bufo regularis* Reuss (d'après Thireau & Marolle 1968). LMA = 72 mm.
Figure 7 : *Bufo superciliaris* Boulenger (d'après Guibé & Lamotte 1958; cliché Mémin). LMA = 105 mm.

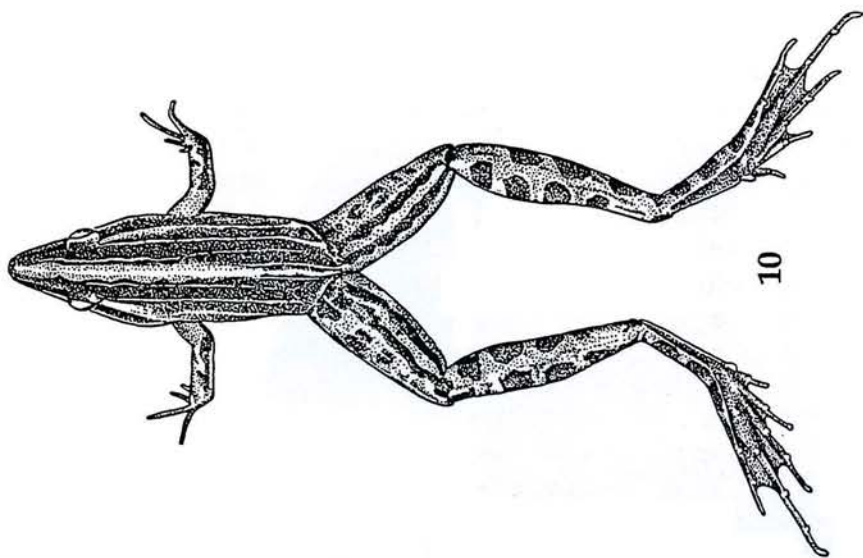
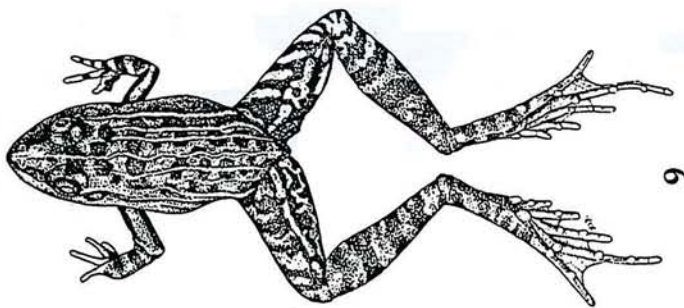
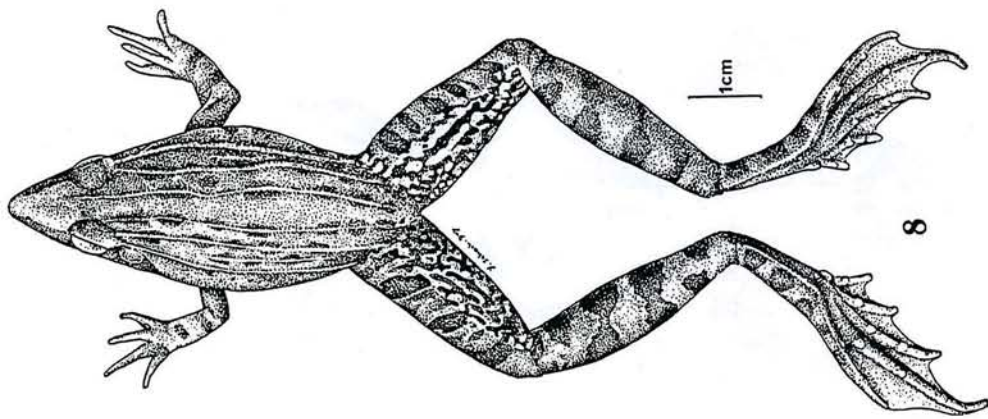


Figure 8 : *Ptychadena oxyrhynchus* Smith (d'après Lamotte & Xavier 1981; dessin de Y. Schach-Duc). LMA = 60 mm.
Figure 9 : *Ptychadena submascarenensis* Guibé & Lamotte (d'après Lamotte & Xavier 1981; dessin de Y. Schach-Duc). LMA = 30 mm.
Figure 10 : *Ptychadena tournieri* Guibé & Lamotte (d'après Lamotte & Xavier 1981; dessin de Y. Schach-Duc). LMA = 39 mm.

D. Les formes terricoles à développement aquatique

Très terricoles sont évidemment les Bufonidae, dont *Bufo regularis* Reuss, 1833 est de loin l'espèce la plus commune (fig. 6). Forme de milieux découverts essentiellement, elle est aussi très anthropophile et se rencontre jusque dans les cases des villages ; ses têtards sont petits et très sombres. D'une taille légèrement inférieure à celle de *B. regularis* mais d'aspect très semblable, *B. maculatus* Hallowell, 1855 a été - et est encore - souvent confondu avec lui. *Bufo togoensis* Ahl, 1924 est une forme de forêt bien moins fréquente. Quant à *Bufo superciliaris* Boulenger, 1887 de grande taille et dont le patron dorsal brunâtre très caractéristique rappelle une feuille morte, c'est une espèce rare propre à la forêt primaire (fig. 7).

Parmi les Ranidae, une dizaine d'espèces de *Ptychadena* Boulenger, 1917 sont présentes dans la région.

Particulièrement remarquable est *P. oxyrhynchus* (Smith, 1849) aux pattes postérieures très développées qui lui permettent de réaliser des bonds de plusieurs mètres (fig. 8). Son fort pouvoir de dispersion la fait passer sans difficulté des zones forestées aux zones herbeuses voisines. En forêt, se rencontre *P. aequiplicata* (Werner, 1898) à qui sa coloration dorsale brunâtre fournit un bon camouflage. C'est le cas aussi de *P. longirostris* (Peters, 1870) au patron dorsal rappelant une feuille morte. Deux autres espèces sont également surtout forestières mais restent davantage liées aux mares : *P. hylaea* (Schmidt et Inger, 1959) répandue sous des formes plus ou moins semblables jusqu'à Madagascar, et *P. superciliaris* (Günther, 1859).

En savane, dans les milieux à herbes courtes parsemés de flaques d'eau qui couvrent les carapaces ferrugineuses se rencontrent trois espèces de taille relativement petite et à faible palmure : *P. retropunctata* (Angel, 1949), *P. submascareniensis* (Guibé et Lamotte, 1943) et *P. tournieri* (Guibé et Lamotte, 1955) (fig. 9 et 10). *P. bibroni* (Hallowell, 1845), autrefois *P. macCarthyensis* (Andersson, 1937), vit au contraire dans les savanes à hautes herbes ; plus terrestre, elle ne se rend à l'eau que pour la reproduction.

Rappelant les *Ptychadena* par leur allure générale, mais de plus petite taille, les *Phrynobatrachus* Günther, 1862 sont représentés au Nimba par 11 espèces dont certaines sont très abondantes. Les plus aquatiques sont les formes de savane *P. francisci* Boulenger, 1912 et surtout *P. accraensis* (Ahl, 1923) à la palmure étendue (fig. 11). Bien plus terricoles et à palmure très réduite sont les petits *P. gutturosus* (Chabanaud, 1921), *P. guineensis* Guibé et Lamotte, 1961 et *P. cornutus* (Boulenger, 1906) surtout forestiers ; ils sont aussi plutôt rares, au contraire de *P. alticola* Guibé et Lamotte, 1961 et de *P. calcaratus* (Peters, 1863) également dépourvus de palmure (fig. 12). *P. alticola* est sans doute l'espèce qui monte le plus haut sur les pentes de la montagne.

Forestières également sont les deux espèces de plus grande taille *P. liberiensis* Barbour et Loveridge, 1927 et *P. aelleni* Loveridge, 1955, cette dernière rappelant en plus petit un individu de *Ptychadena longirostris* (fig.13).

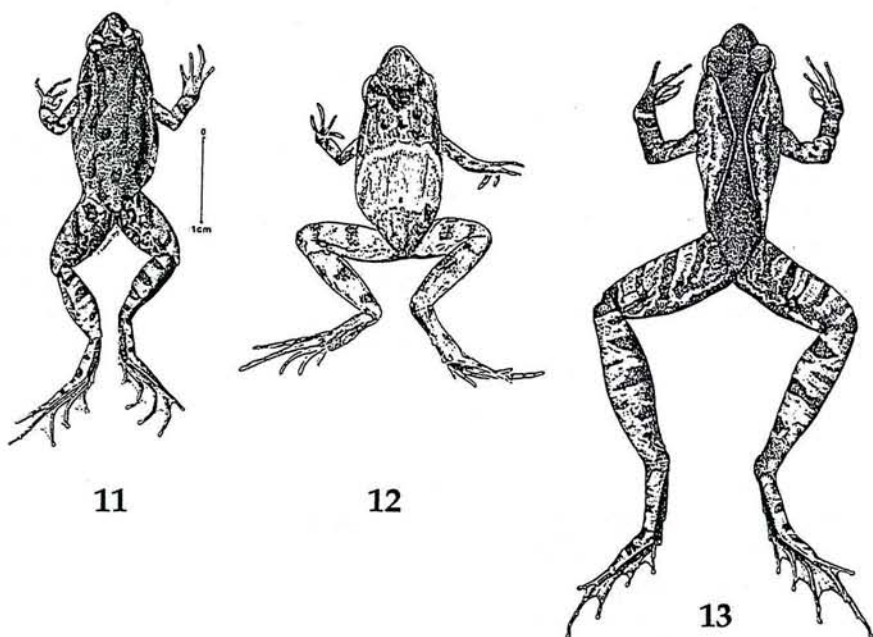


Figure 11 : *Phrynobatrachus accraensis* (Ahl) (d'après Guibé & Lamotte 1963; dessin de Y. Schach-Duc). LMA = 21 mm - **Figure 12** : *Phrynobatrachus calcaratus* (Peters) (d'après Guibé & Lamotte 1963; dessin de Y. Schach-Duc). LMA = 16 mm.
Figure 13 : *Phrynobatrachus aelleni* Loveridge (d'après Guibé & Lamotte 1963; dessin de Y. Schach-Duc). LMA = 28 mm.

Un peu plus petit que ces dernières, *P. fraterculus* (Chabanaud, 1921) est commun dans tous les milieux de forêt même très éclaircie ; en forêt sombre, il est représenté par une phase mélanique qui a été décrite sous le nom de *P. maculiventris* Guibé et Lamotte, 1958.

On doit citer aussi parmi les formes terricoles de la forêt dense humide, un *Arthroleptidae* aux élégantes colorations où coexistent le gris et le noir : c'est *Cardioglossa leucomystax* (Boulenger, 1903), à la peau particulièrement fragile contrairement à celle de *Bufo*.

E. Les formes grimpeuses

Beaucoup d'espèces ont acquis, grâce à des ventouses à l'extrémité des doigts et des orteils, le pouvoir de grimper sur la végétation et s'observent à plus ou moins grande hauteur au-dessus du sol.

Parmi ces formes grimpeuses, certaines vivent dans les formations herbeuses. D'assez petite taille (21 à 27 mm), *Hyperolius lamottei* Laurent, 1958 (fig. 14) et, plus petit encore (18 à 23 mm), *Afrivalus weidholzi* (Mertens, 1938) se contentent ainsi d'escalader des Graminées ; leur dessin dorsal fait de bandes longitudinales claires et sombres traduit leur adaptation à ces milieux.

Bien que son patron dorsal soit aussi à bandes longitudinales, l'espèce *Afrivalus fulvovittatus* (Cope, 1861) (fig. 15) se trouve souvent sur les arbustes

de lisière et dans les cultures arbustives comme celles de caféiers où elle peut être mêlée à des *Afrivalus dorsalis* (Peters, 1875) à faciès pourtant bien différent (fig. 16).



Figure 14 : *Hyperolius lamottei* Laurent (d'après Laurent 1963). LMA = 26 mm .
 Figure 15 : *Afrivalus fulvovittatus* (Cope) (d'après Guibé & Lamotte 1958; cliché Mémin). LMA = 25 mm - Figure 16 : *Afrivalus dorsalis* Peters (d'après Guibé & Lamotte 1958 ; cliché Mémin). LMA = 28 mm.

C'est bien évidemment sur des supports ligneux que se rencontrent la majorité des espèces grimpeuses. Certaines n'en sont pas moins des formes de savane comme *Leptopelis viridis* (Günther, 1868) et *Kassina senegalensis* (Duméril et

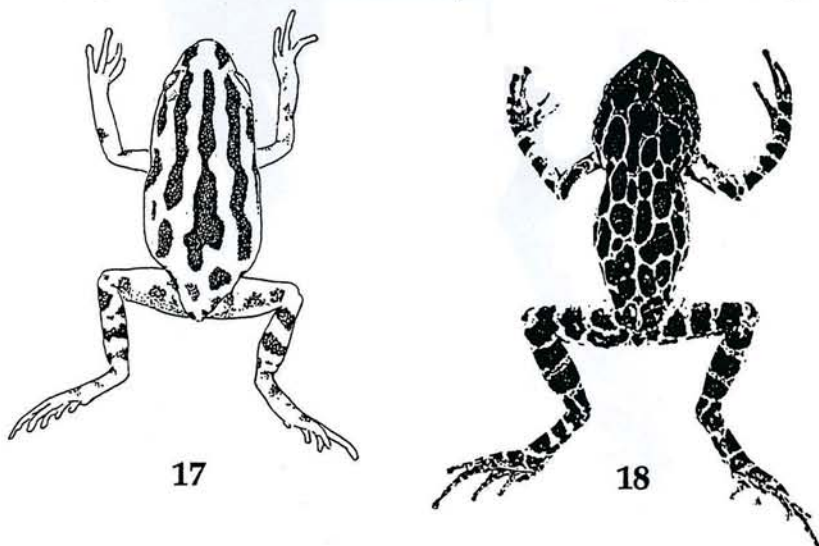


Figure 17 : *Kassina senegalensis* Dumeril et Bibron (d'après Lamotte & Xavier 1981; dessin de Y. Schach-Duc). LMA = 30 mm- Figure 18 : *Kassina cochranæ* (Loveridge) (cliché Mémin). LMA = 36 mm.

Bibron, 1841) (fig. 17). Elles sont répandues dans les zones sèches de l'Ouest africain ; ne grimant jamais très haut, elles ont en outre la possibilité de s'enfouir dans le sol durant la saison sèche.

Abondante également mais davantage liée au milieu de la zone forestière et hôte des formations arbustives, *Kassina cochranæ* (Loveridge, 1941) (= *K. maculata* Parker, 1931) présente un patron dorsal avec de grandes taches sombres sur fond gris (fig. 18) qui s'opposent aux bandes longitudinales noires, également sur fond gris, de *K. senegalensis*.

A l'opposé, d'autres formes grimpeuses sont localisées dans la grande forêt. Certaines sont même confinées à la partie élevée de la végétation et chantent à plusieurs mètres de hauteur, ce qui n'en facilite pas la capture. La plus



Figure 19 : *Leptopelis macrotis* Schiøtz (d'après Guibé & Lamotte 1958; cliché Mémin). LMA = 80 mm.

originale et sans doute la plus rare est *Kassina lamottei* Schiøtz, 1967, une espèce de grande taille découverte au Nimba. Retrouvée bien plus au Sud en

Côte d'Ivoire, à Lamto notamment, elle possède sans doute une aire de répartition s'étendant à toute la zone forestière ouest-africaine. Une autre espèce très caractéristique et probablement rare est le gros *Leptopelis macrotis* Schiotz, 1967 au dessin dorsal mimant des lichens corticoles (fig. 19). *Leptopelis hyloides* (Boulenger, 1906) est également forestier mais vit surtout dans des milieux secondaires, à des hauteurs moindres que les deux espèces précédentes.

Particulièrement remarquable parmi les formes grimpeuses de la famille des Rhacophoridae est l'espèce *Chiromantis rufescens* (Günther, 1868) (fig. 20). Elle pond sur des feuilles à plusieurs mètres de hauteur des masses d'oeufs entourés d'une écume protectrice où s'effectue toute la première partie du développement. Les têtards déjà bien formés tombent ensuite dans les mares au-dessus desquelles avaient été judicieusement placées les pontes.

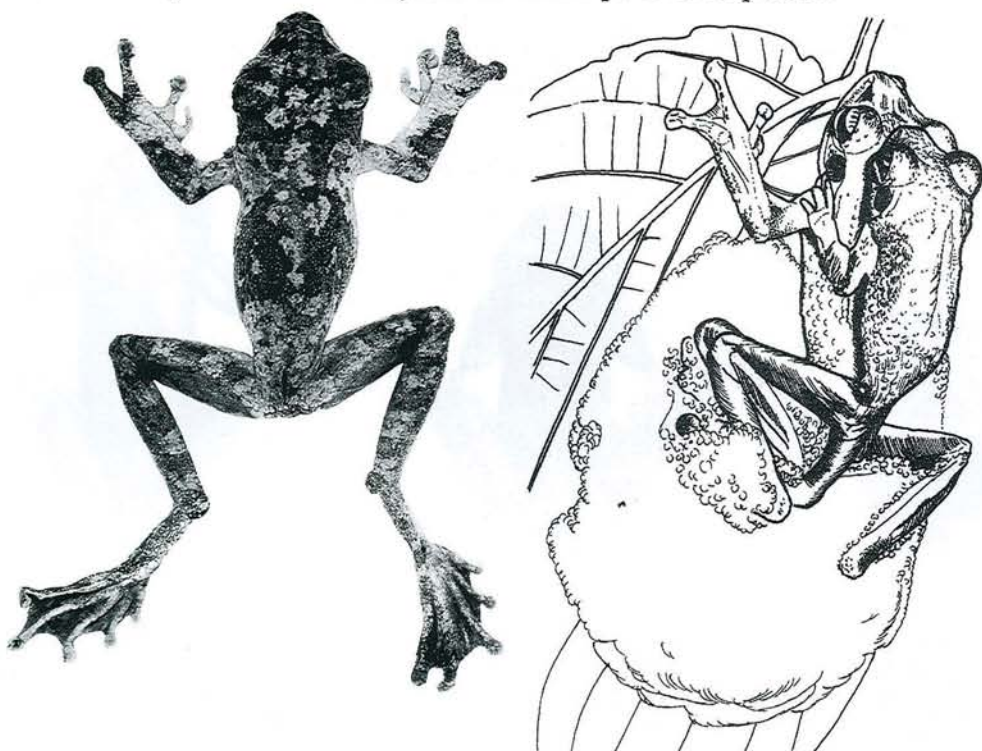


Figure 20 : *Chiromantis rufescens* (Günther): individu adulte et couple en train de pondre ses oeufs dans une masse spumeuse (d'après Guibé & Lamotte 1958; cliché Mémin). LMA = 50 mm.

Très forestier est également *Phlyctimantis leonardi* (Boulenger, 1906), aux cuisses tachées intérieurement de rouge vif.

Ce sont toutefois les *Hyperolius* Rapp, 1842, de la famille des Hyperoliidae qui possèdent les plus forts effectifs parmi les formes grimpeuses. Ils sont représentés par 10 espèces différentes au moins, mais celles-ci sont souvent difficiles à identifier en l'absence d'enregistrement des chants. Leurs morphologies sont en effet très semblables et beaucoup ont un

polymorphisme de coloration considérable. Aussi des techniques biométriques précises s'imposent-elles pour les distinguer.

En dehors de *H. lamottei* Laurent, 1958 (voir fig. 14) à qui sa petite taille permet de grimper sur les graminées des savanes, ces dernières abritent aussi en grand nombre des *Hyperolius* sur les éléments ligneux de la végétation. C'est tout d'abord *H. nitidulus* Peters, 1875, strictement savanicole, dont l'aire de répartition s'étend jusque dans les zones septentrionales plus sèches ; ce sont aussi *H. fusciventris fusciventris* Peters, 1876 et surtout *H. concolor* (Hallowell, 1884) (fig. 21), deux espèces localisées dans les savanes humides mais également dans la végétation secondaire des régions forestières.

D'autres *Hyperolius* sont plus strictement forestiers et le plus souvent moins abondamment représentés sinon rares. Tels sont *H. wermuthi* Laurent, 1961 et *H. nimbae* Laurent, 1958 (fig. 22), très étroitement localisés, mais aussi *H. picturatus* Peters, 1875, *H. chlorosteus* (Boulenger, 1915), *H. guttulatus* Günther, 1859 et *H. zonatus* Laurent, 1958 (fig. 23). Comme ce dernier, *H. chlorosteus*, jamais très abondant, pond ses oeufs sur des feuilles surplombant de petits cours d'eau.

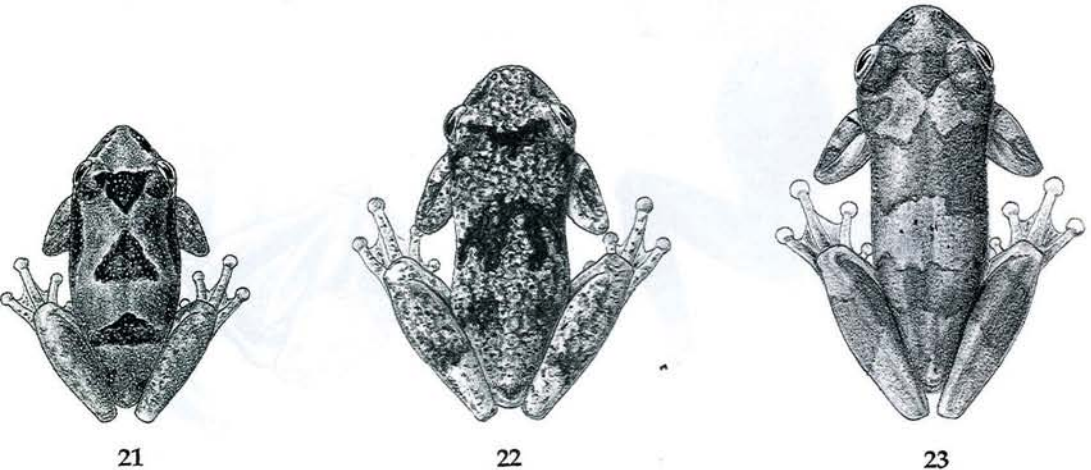


Figure 21 : *Hyperolius concolor* (Hallowell): un des patrons dorsaux (d'après Laurent 1963). LMA = 30 mm - **Figure 22 :** *Hyperolius nimbae* Laurent (d'après Laurent 1963). LMA = 35 mm. - **Figure 23 :** *Hyperolius zonatus* Laurent (d'après Laurent 1963). LMA = 40 mm.

Malgré leurs ventouses, à vrai dire réduites, les *Rana* (*Amnirana*) ne sont pas de vrais arboricoles. L'espèce la plus commune, *R. aff. albolabris* Hallowell, 1856 fréquente les forêts plutôt claires tandis que *R. occidentalis* (Perret, 1960), forme plus lourde et plus terricole, est limitée à la grande forêt.

F. Les formes des milieux d'altitude

Avec une cinquantaine d'espèces différentes, la diversité des Amphibiens des zones de piémont du Nimba apparaît très grande. Elle diminue rapidement avec l'altitude par suite des problèmes que pose le développement aquatique des têtards.

De rares espèces de plaine utilisent cependant les quelques mares temporaires des crêtes : *Hyperolius lamottei*, *Ptychadena tournieri* et *Ptychadena submascareniensis*, tous hôtes des milieux herbacés.

Un *Arthroleptis*, genre dont on a signalé plus haut que les espèces avaient un développement direct dans de gros oeufs pondus dans le sol (fig. 24), se rencontre en revanche assez fréquemment dans la prairie d'altitude: c'est *A. crusculum* Angel, 1950. Egalement présent dans des savanes du piémont, il profite des sites délaissés au moins partiellement par l'espèce la plus abondante sur les crêtes, *Nectophrynoides occidentalis* Angel, 1943 .

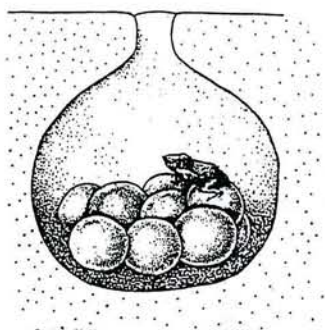


Figure 24 : *Arthroleptis crusculum* Angel : nid renfermant quelques gros oeufs et un jeune venant de naître (d'après Guibé & Lamotte 1958 ; dessin de Y. Schach-Duc).

Rangée par Dubois (1987) dans un genre nouveau, *Nimbaphrynoides*, l'espèce *Nectophrynoides occidentalis* (fig. 25) a été décrite du Nimba où elle est strictement localisée dans les milieux herbeux au-dessus de 1200 mètres.

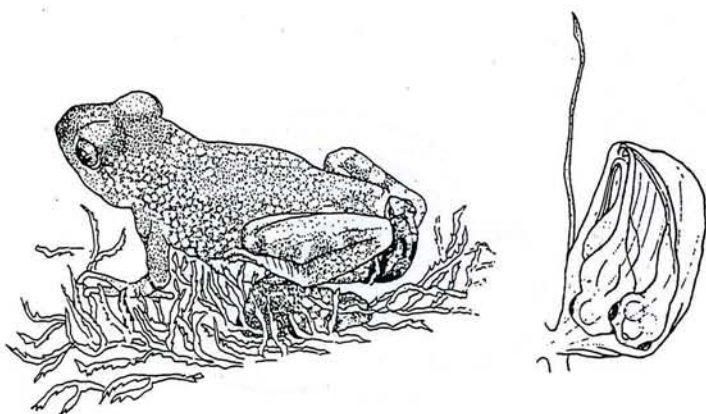


Figure 25 : *Nectophrynoides occidentalis* Angel : femelle en train d'accoucher (dessin de Y. Schach-Duc d'après une photo de F. Xavier 1971) et utérus renfermant des embryons (d'après Angel & Lamotte 1944). LMA = 25 mm.

Elle a acquis une viviparité complète sans stade têtard aquatique : le développement de quatre à une quinzaine d'embryons, selon la taille - et donc l'âge - de la femelle, se déroule dans la partie terminale de l'oviducte transformée en utérus. Il commence avec une fécondation interne par simple accollement des cloaques, en septembre et en octobre; les mises bas ont lieu en juin au bout de neuf mois, après un enfouissement de quelques mois durant la saison sèche. Plusieurs études détaillées ont été consacrées à la biologie du développement et de la vie sexuelle de l'espèce (voir notamment Angel & Lamotte 1944 et 1948, Lamotte 1959, Lamotte, Rey & Vogeli 1964, Lamotte & Xavier 1972, Xavier 1971 et 1973).

Fait remarquable, il existe également sur la crête du Nimba, mais seulement dans le secteur forestier méridional, au Libéria, une autre espèce du genre *Nectophrynoides*, elle aussi vivipare : *N. liberiensis* Xavier, 1978. Un peu plus grande que *N. occidentalis*, elle héberge un nombre d'embryons sensiblement plus élevé.

Deux autres Anoures ont pu coloniser, mais de façon discrète, les parties élevées de la montagne et tout spécialement ses pentes : ce sont des formes dont

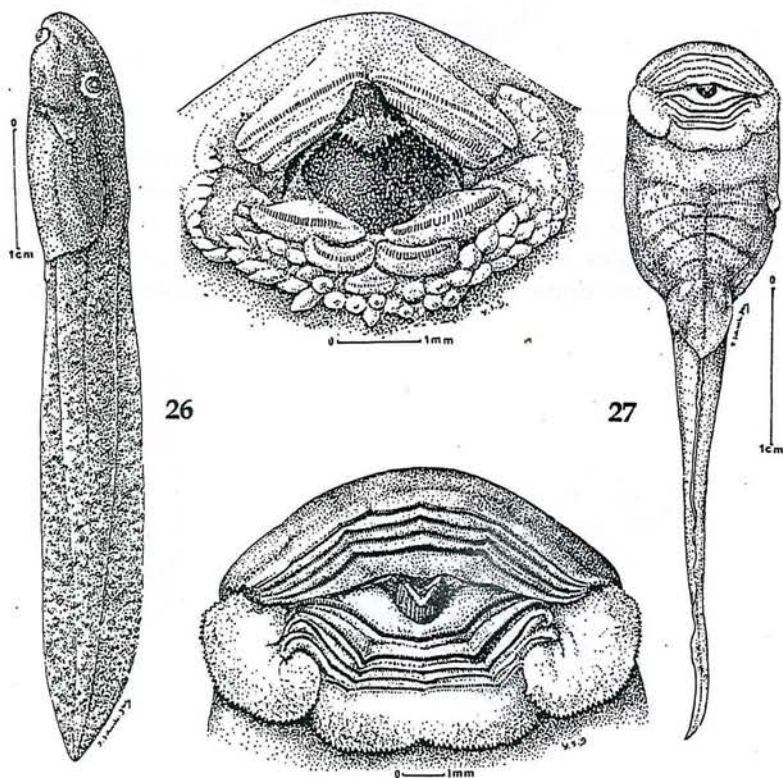


Figure 26 : *Astylosternus occidentalis* Parker: aspect général du têtard et structure de sa bouche (en haut). - **Figure 27 :** *Petropedetes natator* (Boulenger) : aspect général du têtard et structure de sa bouche (en bas) (dessin de Y. Schach-Duc)

les têtards sont adaptés à la vie dans les torrents. Ce type d'adaptation, comme la biologie des adultes, diffère toutefois totalement selon l'espèce. L'adulte d'*Astylosternus occidentalis* Parker, 1931 est terricole et ses têtards sont adaptés au courant grâce à une queue musculeuse robuste qui leur permet de nager comme des poissons (fig. 26). Les adultes de *Petropedetes natator* Boulenger, 1905 se tiennent au contraire sur les rochers proches des cascades sur lesquels ses têtards (dits gastromyzophores) s'accrochent grâce à une bouche formant ventouse associée à un corps aplati (fig. 27).

III - CONCLUSIONS

La localisation des espèces qui a pu être faite, tant pour les têtards que pour les adultes, dans les divers biotopes, porte en soi l'explication de la grande diversité spécifique observée dans le peuplement des Amphibiens de la région du Nimba : elle est liée de façon étroite à la variété des milieux et des conditions de vie.

Pourtant, si sa diversité est grande, le peuplement se signale aussi par l'absence de plusieurs espèces de l'Ouest africain. Ce sont d'abord, évidemment, les formes de la zone sahélienne, comme *Hildebrandtia ornata* (Peters, 1878), *Bufo pentoni* Andersson 1893, *Bufo xeros* Tandy et al. 1976, *Tomopterna cryptotis* (Boulenger, 1907) et *Pyxicephalus aff. adpersus* Tschudi, 1838. Ce sont aussi certaines formes pourtant présentes dans toute la grande savane ouest-africaine - et notamment à Lamto en Côte d'Ivoire - comme les terricoles *Ptychadena pumilio* (Boulenger, 1920) et *Rana (Hydrophylax) galamensis* Duméril et Bibron, 1841, ou les arboricoles *Phrynomerus microps* (Peters, 1875). Ces absences sont déterminées par l'isolement des savanes du Nimba au sein de la région forestière.

Il manque aussi certaines espèces dont l'aire de répartition est plus orientale comme par exemple *Hyperolius fusciventris burtoni* (Boulenger, 1883), *H. baumanni* Ahl, 1931, *H. sylvaticus sylvaticus* Schiøtz, 1967, ou au contraire plus occidentale comme *Pseudhymenochirus merlini* Chabanaud, 1920 et *Hyperolius occidentalis* Schiøtz, 1967, présents seulement en Sierra Leone et en basse Guinée.

Plus inattendue est l'absence d'une espèce de grande forêt comme *Aubria subsigillata* Duméril, 1856, alors que sont présentes d'autres formes forestières plus rares comme *Bufo superciliaris* ou *Kassina lamottei*.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anderson L.G. 1937 - Reptiles and Amphibians collected in the Gambia by G. Svensson and Birges Rudebeck (Swedish Expedition 1931). *Akv. Zool.*, 29A, 16 : 1-28.
- Angel F. 1922 - Sur deux espèces nouvelles de Grenouilles d'Afrique et de Chine appartenant au genre *Rana*. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris* (1), 28 : 399-403.

- Angel F. 1943 - Description d'un nouvel Amphibien anoure, ovo-vivipare, de la Haute Guinée française (Matériaux de la mission Lamotte au Mont Nimba) (2e note). *Bull. Mus. Nat., Hist. Nat., 2e sér.*, 15 (4) : 167-169.
- Angel F., 1948 - Etude comparative des formes *oxyrhynchus*. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 2e sér.*, 20 : 441-443.
- Angel F., 1949 - Une Grenouille nouvelle, *Rana (Ptychadena) retropunctata*, du mont Nimba (Matériaux de la mission M. Lamotte en Haute-Guinée française). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 2e sér.*, 21 (5) : 509-511, 1 fig.
- Angel F. 1950 - *Arthroleptis crusculum* et *A. nimbaense*. Batraciens nouveaux de Guinée Française (Matériaux de la Mission Lamotte au Mont Nimba). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 2e sér.*, 22 (5) : 559-562.
- Angel F. & Lamotte M., 1944a - Un crapaud vivipare d'Afrique occidentale : *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. *Ann. Sc. Zool., 2e sér.*, 6 : 63-89.
- Angel F. & Lamotte M. 1944b - Sur la viviparité et la parthénogenèse probable d'un Amphibien Anoure nouveau d'Afrique occidentale (*Nectophrynoïdes occidentalis* Angel). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 219 : 370-372.
- Angel F. & Lamotte M., 1947 - Note sur la biologie d'un crapaud vivipare (*Nectophrynoïdes occidentalis* Angel). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 224 : 413-415.
- Angel F. & Lamotte M. 1948 - Nouvelles observations sur *Nectophrynoïdes occidentalis*. Remarques sur le genre *Nectophrynoïdes*. *Ann. Sc. Nat., 2e sér.*, 10 : 115-117.
- Angel F. & Lamotte M. 1949 - Adaptation à la viviparité d'un anoure africain (*Nectophrynoïdes occidentalis* Angel). *C.R. XIIIe Congrès Intern. de Zool., Paris*, juillet 1948.
- Arnoult J. & Lamotte M. 1958 - Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. VI. Développement larvaire de deux espèces d'*Hyperolius* : *H. zonatus* Laurent et *H. lamottei* Laurent. *Bull. IFAN, A*, 20 (2) : 573-586, 18 fig.
- Barbour Th. 1911 - Some west african Amphibians. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 54, 2: 129-136.
- Barbour Th. & Loveridge A. 1930- Reptiles and Amphibians from Liberia. *Report Harvard African Expedition upon the Republic of Liberia and the Belgian Congo*, 35 : 769-7876
- Boettger O. 1881 - Aufzählung der von Frhn. H. und Frfr. A. von Maltzan im Winter 1880/81 am Cap Verde in Senegambien gesammelten Kriechtiere. *Abhand. Senck. Ges.*, 12 : 393-419.
- Boulenger G.A. 1882 - Catalogue of the Batrachia Salienta. London, 2nd edition.
- Boulenger G.A. 1920 - Description of three new Frogs in the collection of the British Museum. *Rev. Zool. Afr.*, 6 : 106-108.
- Boulenger G.A. 1920 - Description of new Frogs of the genus *Rana*. *Rev. Zool. Afr.*, 6 : 418.
- Chabanaud P. 1920 - Contribution à l'étude de la faune herpétologique de l'Afrique occidentale : Note préliminaire sur les résultats d'une mission scientifique en Guinée française (1919-1920). *Bull. Comité d'Etudes Hist. Sc. de l'AOF*, n°4 : 491-497.
- Duméril A.M.C. & Bibron G. 1841 - *Erp. gén.*, VIII
- Gavaud J. 1975 - Etude expérimentale du rôle des facteurs externes sur la spermatogenèse et la stéroïdogenèse des mâles de *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. *J. Physiol., Paris*, 70 : 549-559.
- Guibé J. & Lamotte M. 1953 - *Rana (Ptychadaena) submascareniensis*, Batracien nouveau de l'Afrique Occidentale. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 2e sér.*, 25 (4) : 361-364.
- Guibé J. & Lamotte M. 1957 - Révision systématique des *Ptychadena* (Batraciens Anoures, Ranidés) d'Afrique Occidentale. *Bull. IFAN, A*, 19 (3) : 937-1003, 36 fig.
- Guibé J. & Lamotte M. 1958a - Batraciens (sauf *Arthroleptis*, *Phrynobatrachus* et *Hyperolius*). In : La Réserve Naturelle Intégrale du Mont Nimba, IV. *Mém. IFAN*, 53 : 241-273, 32 fig., 11 pl. h.t.

- Guibé J. & Lamotte M. 1958b - Morphologie et reproduction par développement direct d'un Anoure du Mont Nimba, *Arthroleptis crusculum* Angel. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 2e sér.*, 30 (2): 125-133, 4 fig.
- Guibé J. & Lamotte M. 1958c - Une espèce nouvelle de Batracien du Mont Nimba (Guinée française) appartenant au genre *Phrynobatrachus* : *Ph. maculiventris* n. sp. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 2e sér.*, 30 (3): 255-257, 1 fig.
- Guibé J. & Lamotte M. 1963 - Batraciens du genre *Phrynobatrachus*. In : La Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, V. *Mém. IFAN*, 66 : 601-627, 20 fig.
- Günther A. 1958 - Catalogue of the Batrachia Salienta. London, 2nd edition.
- Hallowell E., 1855 - Description of new species of African Reptiles. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 2, 1 : 247-250.
- Klaptocz A. 1913 - Reptilien, Amphibien und Fische aus französisch Guinea. *Zool. Jahrb. Syst.*, 43, 3 : 279-290.
- Lamotte M. 1948 - Anatomie et biologie d'un crapaud vivipare. *XIIIe Congrès Int. Zool.*, Paris, juillet 1948.
- Lamotte M. 1959 - Observations écologiques sur les populations naturelles de *Nectophrynoïdes occidentalis* (fam. Bufonidés). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 93 : 355-413, 38 fig.
- Lamotte M. 1961 - Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. XII. Les formes larvaires de *Cardioglossa leucomystax* Blgr. *Bull. IFAN, A*, 23 (1) : 211-216, 5 fig.
- Lamotte M. 1966 - Types de répartition géographique de quelques Batraciens dans l'Ouest africain. *Bull. IFAN, A*, 28 (3) : 1140-1148, 8 fig.
- Lamotte M. 1982 - Le Crapaud vivipare des Monts Nimba (Guinée et Côte d'Ivoire) *Nectophrynoïdes occidentalis*. *Le Club français de la Médaille*, 75 : 70-73.
- Lamotte M. 1983 - The undermining of Mount Nimba. *Ambio*, 12 : 174-179, 3 fig., 2 phot.
- Lamotte M., Dzieduszycka S. & Lauwarier G. 1958 - Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. VIII. Les formes larvaires de *Ptychadena submascareniensis*, *Pt. tournieri* et *Pt. trinodis*. *Bull. IFAN, A*, 20 (4) : 1464-1482, 18 fig.
- Lamotte M., Lauwarier G. & Perret J. L. 1957 - Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. V. Le développement larvaire de *Rana (Hylarana) albolabris*. *Bull. IFAN, A*, 19 (4) : 1312-1327, 15 fig.
- Lamotte M. & Perret J.-L. 1961a - Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. XI. Les formes larvaires de trois espèces de *Ptychadena* : *Pt. macCarthyensis* And., *Pt. perreti*, G. et L. et *Pt. mascareniensis* D. et B. *Bull. IFAN, A*, 23 (1) : 192-210, 15 fig.
- Lamotte M. & Perret J.-L. 1961b - Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. XIII. Les formes larvaires de quelques espèces de *Leptopelis* : *L. aubryi*, *L. viridis*, *L. anchietae*, *L. ocellatus* et *L. calcaratus*. *Bull. IFAN, A*, 23 (3) : 855-885, 30 fig.
- Lamotte M. & Perret J.-L. 1963 - Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. XIV. Le développement larvaire de *Chiromantis rufescens* Günther. *Bull. IFAN, A*, 25 (1) : 265-276, 10 fig.
- Lamotte M. & Prum P. 1957 - Analyse quantitative du développement de la thyroïde au cours des métamorphoses de l'embryon de *Nectophrynoïdes occidentalis*. *C.R. Soc. Biol.*, 151 (6) : 1187-1191, 1 fig.
- Lamotte M. & Rey P. 1954 - Existence de *corpora lutea* chez un Batracien Anoure vivipare, *Nectophrynoïdes occidentalis* ; leur évolution morphologique. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 238 : 393-395.
- Lamotte M. & Rey P. 1957 - Evolution de l'ovaire chez les femelles vierges de *Nectophrynoïdes occidentalis*. *C.R. Soc. Biol.*, 151 (6) : 1191-1194, 2 fig.
- Lamotte M., Rey P. & Vilter V. 1956 - Evolution ovarienne au cours de la gravidité chez un Batracien vivipare (*Nectophrynoïdes occidentalis*). *C.R. Soc. Biol.*, 150 (2) : 393-396, 3 fig.

Lamotte M., Rey P. & Vogeli M. 1964 - Recherches sur l'ovaire de *Nectophrynoïdes occidentalis*. *Arch. Anat. Micr.*, 3 : 179-224.

Lamotte M. & Tuchmann H. 1947 - Sur les gonades d'un Batracien vivipare. *Bull. de l'Ass. des Anatomistes* (C.R. de l'Ass. des Anat.).

Lamotte M & Tuchmann-Duplessis H. 1948 - Structure et transformation gravidiques du tractus génital femelle chez un Anoure vivipare (*Nectophrynoïdes occidentalis* Angel). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 226 : 597-599.

Lamotte M. & Vilter V. 1956 - Cycle écologique et photosensibilité rétinienne chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel, Bufonidé vivipare de l'Ouest africain. XIVe Congrès Int. de Zool., Copenhague, août 1953 : 316.

Lamotte M. & Vogeli-Zuber M. 1954a - Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. II. Le développement larvaire de *Bufo regularis* Reuss, de *Rana occipitalis* Günther et de *Rana crassipes* (Buch. et Peters). *Bull. IFAN*, A, 16 (3) : 940-954, 18 fig.

Lamotte M. & Vogeli-Zuber M. 1954b - Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. III. Le développement larvaire de deux espèces rhéophiles, *Astylosternus diadematus* et *Petropedetes natator*. *Bull. IFAN*, A, 16 (4) : 1222-1233, 7 fig.

Lamotte M. & Vogeli M. 1956 - Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. IV. Les formes larvaires de *Chiromantis rufescens* Günther, *Afrixalus leptosomus fulvovittatus* (Cope) et *Kassina senegalensis* Duméril et Bibron. *Bull. IFAN*, A, 18 (3) : 863-876, 23 fig.

Lamotte M. & Xavier F. 1966a - *Phrynobatrachus natalensis* (Smith) et *Phrynobatrachus francisci* (Boulenger) : deux espèces de l'Ouest africain difficiles à distinguer. *Bull. IFAN*, A, 28 (1) : 343-361, 23 fig.

Lamotte M. & Xavier F. 1966b - Etude comparée de deux espèces de *Phrynobatrachus* souvent confondues : *Phr. plicatus* Günther et *Phr. auritus* Boulenger. *Bull. IFAN*, A, 28 (4) : 1605-1619, 15 fig.

Lamotte M. & Xavier F. 1972b - Recherches sur le développement embryonnaire de *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel, Amphibien Anoure vivipare. I. Les principaux traits morphologiques et biométriques du développement. *Ann. Embryol. Morphogen.*, 5 (4) : 315-340, 23 fig.

Leclerc J.-C., Richard-Molard J., Lamotte M., Rougerie G. & Portères R. 1955 - La chaîne du Nimba, essai géographique. In : La Réserve Naturelle Intégrale du Mont Nimba, III. *Mém. IFAN*, 43 : 271 p., 64 fig., 54 pl. h.t.

Loveridge A. 1938 - On a Collection of Reptiles and Amphibians from Liberia. *Proc. New England Zool. Club*, 17 : 49-74.

Loveridge A. 1955 - On Amphibia Salienta from the Ivory Coast collected by Dr. V. Aellen. *Rev. Suisse Zool.*, 62, 3 : 129-150.

Laurent R.F. 1958 - Les Rainettes du genre *Hyperolius*. In : La Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, IV. *Mém. IFAN*, 53 : 275-299, 3 pl. h.t.

Mertens R. 1938 - Über eine Froschsammlung aus Westafrika. *Zool. Anz.*, 123 : 241-254, fig.

Parker H.W. 1936 - Amphibians from Liberia and the Gold Coast. *Zool. Meded.*, 19 : 87-102.

Peters W. 1970 - Mittheilungen über neue Amphibian gesammelt von Dr. F. Stuhlmann (1888-1889). *Jahrb. Hamburg. Wiss. Anst.*, 10 : 70-105, pl.

Schiøtz A. 1967 - The treefrogs (Rhacophoridae) of West Africa. *Spolia. Zool. Mus. haun.* 25 : 1-346, 247 fig.

Schnell R. 1952c - Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba. *Mém. IFAN*, 22, 607 p., 42 fig., 24 pl. h.t.

Smith A. 1844 - *Illustr. zool. South Africa. Reptilia*, London, 3 : 277.

- Vilter V. 1955 - Ecologie de l'"hibernation saisonnière" du *Nectophrynoïdes occidentalis*, Crapaud vivipare des monts Nimba en Guinée française. C.R. Soc. Biol., 149 : 24-26.
- Vilter V. 1956a - Mécanismes de l'accouchement chez les *Nectophrynoïdes occidentalis*, Crapaud totalement vivipare des monts Nimba (Haute Guinée). C. R. Soc. Biol., 150 : 1876-1878.
- Vilter V. 1956b - Rôle de la photosensibilité dans l'accouchement écologique chez le *Nectophrynoïdes occidentalis*, Crapaud vivipare de la Haute Guinée. C.R. Soc. Biol., 150 : 1917-1919, 2 fig.
- Vilter V. 1957 - Evolution saisonnière de l'oviducte chez le *Nectophrynoïdes occidentalis*, crapaud totalement vivipare de la Haute-Guinée. C.R. Soc. Biol., 151 (5): 926-930, 2 fig.
- Vilter V. & Lamotte M. 1956 - Evolution post-gravidique de l'utérus chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Ang., Crapaud totalement vivipare de la Haute-Guinée. C.R. Soc. Biol., 150 : 2109-2113.
- Werner F., 1898- Ueber Reptilien und Batrachier aus Togoland, Kamerun und Tunis aus dem kgl. Museum für Naturkunde in Berlin. *Verh. Zool. Bot. Ges., Wien* : 192-213.
- Xavier F. 1969 - Corps jaunes de post-ovulation actifs chez les femelles non-fécondées de *Nectophrynoïdes occidentalis* (Amphibien Anoure vivipare). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 13 : 542.
- Xavier F. 1970a - Analyse du rôle des corpora lutea dans le maintien de la gestation chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. C.R. Acad. Sci. Paris, 270, D : 2018-2020.
- Xavier F. 1970b - Action modératrice de la progestérone sur la croissance des embryons chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. C.R. Acad. Sci. Paris, 270, D : 2115-2117, 1 fig.
- Xavier F. 1971 - Recherches sur l'endocrinologie sexuelle de la femelle de *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel (Amphibien Anoure vivipare). Thèse Doct. Etat, Fac. Sc. Paris : 223 p.
- Xavier F. 1978 - Une espèce nouvelle de *Nectophrynoïdes* (Anoure, Bufonidé) des Monts Nimba, *N. liberiensis* n. sp. I. Description de l'espèce. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103 (4) : 431-441, 7 fig.
- Xavier F. & Ozon R. 1971 - Recherches sur l'activité endocrine de l'ovaire de *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel (Amphibien Anoure vivipare). II. Synthèse *in vitro* des stéroïdes. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 16 : 30-40, 3 fig.
- Xavier F., Zuber-Vogeli M. & Le Quang Trong Y. 1970 - Recherches sur l'activité endocrine de l'ovaire de *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel (Amphibien Anoure vivipare). I - Etude histochimique. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 15 : 425-431, 12 fig.
- Zuber-Vogeli M. 1966 - Les variations cytologiques de l'hypophyse distale du mâle de *Nectophrynoïdes occidentalis* au cours du cycle annuel. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 7 (3) : 492-499, 5 fig.
- Zuber-Vogeli M. 1968 - Les variations cytologiques de l'hypophyse distale des femelles de *Nectophrynoïdes occidentalis*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 11 (3) : 495-514, fig.1-28 et A-B.

Manuscrit accepté le 15 septembre 1998

Observations on the ecology of *Bitis gabonica gabonica* and *Bitis nasicornis* (Viperidae) in the rain forests of South-Eastern Nigeria

by

Luca LUISELLI ⁽¹⁾ ⁽²⁾ and Godfrey C. AKANI ⁽¹⁾

⁽¹⁾ Department of Biological Sciences,
The Rivers State University of Science and Technology,
P.M.B. 5080, Nkpolu, Port Harcourt (Rivers State, Nigeria)

⁽²⁾ Correspondence address and reprint requests :
Via Olona 7, I-00198 Roma (Italy). Fax: **39-6-8411964 and
Environmental Studies Institute "Demetra", Via dei Cochi 48,
I-00133 Roma (Italy) - E-mail : luiselli@earthling.net

Summary - Aspects of the ecology of sympatric Gaboon vipers (*Bitis gabonica gabonica*) and Rhinoceros vipers (*Bitis nasicornis*) were studied in three different regions of south-eastern Nigeria : (1) eastern Niger Delta (Port Harcourt, Rivers State), (2) forests of Eket (Akwa Ibom State), (3) forests of Itu and Oban hills (Calabar, Cross River State). Both species represented only a low proportion of the total numbers of snakes observed during careful collections of Nigerian snakes. *Bitis gabonica* was more common and widespread than *Bitis nasicornis* in the Niger Delta region, but less common in the easternmost territories of Nigeria (around Eket and Calabar). The general distribution patterns of the two species can be explained by considering that the Niger Delta region is covered by less forests and more bushy savannas than the Calabar region, and thus is more suitable for the ecological requirements of *Bitis gabonica* than *Bitis nasicornis*. *Bitis gabonica* occurred in primary and secondary dryland rainforests (over 80% of the observations), and in primary and secondary swamp rainforests (about 20% of the observations). Gaboon vipers were not recorded in the surroundings of large urban centres or from areas of wide intensive cultivation. *Bitis nasicornis* was found only in primary and secondary swamp forests, although not necessarily in the vicinity of water, and was absent from urban centres and their immediate surroundings. Gaboon vipers were especially observed in the early morning (7.00 to 10.00 h), and mainly during wet and relatively cool days. Rhinoceros vipers were also encountered during early morning hours and in the evening (7.00 to 18.00 h). A clear seasonality of mating and pregnancy should occur in both these species, with the mating period taking place during the dry season, and the parturition period taking place during the wet season. Litter size was significantly correlated with maternal size (total length) in both *Bitis* species, but the offspring of *Bitis gabonica* were significantly longer than those of *Bitis nasicornis*.

Key-Words : *Bitis gabonica*. *Bitis nasicornis*. Ecology. Reproductive biology. Afrotropical region. Nigeria.

Version française abrégée

Divers aspects de l'écologie de deux espèces sympatriques de Viperidae, la Vipère du Gabon (*Bitis gabonica gabonica*) et la Vipère Rhinocéros (*Bitis nasicornis*) ont été étudiés dans trois régions différentes du sud-est du Nigeria : (1) partie est du Delta du Niger (Port Harcourt, Rivers State), (2) forêts d'Eket (Akwa Ibom State), (3) forêts d'Itu et des collines d'Oban (Calabar, Cross River State). Ces deux espèces sont relativement peu communes dans ces régions comme le confirme le fait qu'elles ne représentent qu'une faible proportion des serpents observés pendant des récoltes minutieuses au Nigéria. *Bitis gabonica* paraît plus commune, plus répandue que *Bitis nasicornis* dans la région du Delta, mais elle tend à être moins fréquente que *Bitis nasicornis* dans les territoires les plus orientaux du Nigéria (environs d'Eket et Calabar). Cette distribution s'explique si l'on

considère que la région du Delta est moins forestière et comprend plus de savanes que la région de Calabar, et est ainsi plus compatible avec les exigences écologiques de *Bitis gabonica* que de *Bitis nasicornis*. On trouve *Bitis gabonica* dans les forêts tropicales primaires et secondaires des milieux secs (plus de 80% des observations), mais aussi dans les forêts marécageuses primaires et secondaires (environ 20% des observations). La Vipère du Gabon semble absente dans les environs des grands centres urbains ou dans les zones de grande culture intensive. *Bitis nasicornis* a été trouvée uniquement dans les forêts marécageuses primaires et secondaires, bien que pas nécessairement à proximité d'étendues d'eau. L'espèce semble totalement absente des zones urbanisées et leur proximité. Les Vipères du Gabon ont été plus particulièrement observées tôt le matin (7 à 10 h), surtout pendant les journées humides et relativement froides. Les Vipères Rhinocéros ont aussi été rencontrées tôt le matin, mais aussi le soir (17 à 18 h). Une nette saisonnalité de l'accouplement et de la gestation doit affecter les deux espèces, l'accouplement ayant lieu pendant la saison sèche et la parturition pendant la saison des pluies. L'importance de la portée est nettement corrélée avec la taille de la mère (longueur totale) chez les deux espèces, mais les nouveaux-nés de *Bitis gabonica* sont nettement plus longs que ceux de *Bitis nasicornis*.

Mots-Clés : *Bitis gabonica*. *Bitis nasicornis*. Ecologie. Biologie de la reproduction. Région afrotropicale. Nigéria.

I. INTRODUCTION

The viperid snake genus *Bitis* comprises 13 species with substantial ranges throughout sub-Saharan Africa (cf. Marx & Rabb 1965, Saint Girons 1989, Ineich 1995, Spawls & Branch 1995). Three species are among the largest and most venomous viperids in the world: the Gaboon viper *Bitis gabonica*, the Rhinoceros viper, *Bitis nasicornis*, and the Puff adder, *Bitis arietans* (Spawls & Branch 1995). The former two species are essentially forest organisms, whereas the latter is more abundant in savannas and open bushy areas (Spawls & Branch 1995).

Both *Bitis gabonica* and *Bitis nasicornis* are heavily built snakes with bizarre dorsal colour patterns which are superb camouflages on forest litter (Phelps 1981, MacKay & MacKay 1985). Both species have venom fangs exceptionally long, extremely active blood poisons, but if not strongly provoked are normally reluctant to bite (Phelps 1981, MacKay & MacKay 1985, Luiselli *et al.* unpublished observations). *Bitis gabonica* is however very large (up to 140-200 cm long), whereas *Bitis nasicornis* is normally smaller (80-120 cm long).

Despite their substantial ranges and powerful venom representing a serious threat for bush-people, both Gaboon vipers and Rhinoceros vipers have been poorly studied, and very little is known on their ecology and behaviour. In practice, nearly all the scientific information available on these two viperid species comes from studies in captivity (e.g. Akester 1979a, 1979b, 1984, 1989), with rather sparse and anecdotal reports from the field (e.g. Butler & Reid 1986, Phelps 1989, Butler 1990).

Rainforests of southeastern Nigeria are inhabited by both *Bitis gabonica* and *Bitis nasicornis* (Luiselli, in AA.VV. 1997, Luiselli *et al.* 1998), and these forested areas thus represent ideal "field laboratories" in which to study some aspects of the comparative ecology of these highly venomous and brightly coloured vipers. We provide here information concerning local

distribution, habitat characteristics, phenology, and reproductive biology of both *Bitis gabonica* and *Bitis nasicornis*, with the aim to provide a useful basis for further ecological studies on these vipers from Nigerian rain forests and elsewhere.

II. MATERIALS AND METHODS

A. Study areas

Observations presented here were collected mainly in September-November 1996, March-September 1997 and in November-December 1997. They were carried out in three different groups of localities, all situated in south-eastern Nigeria (see figure 1).

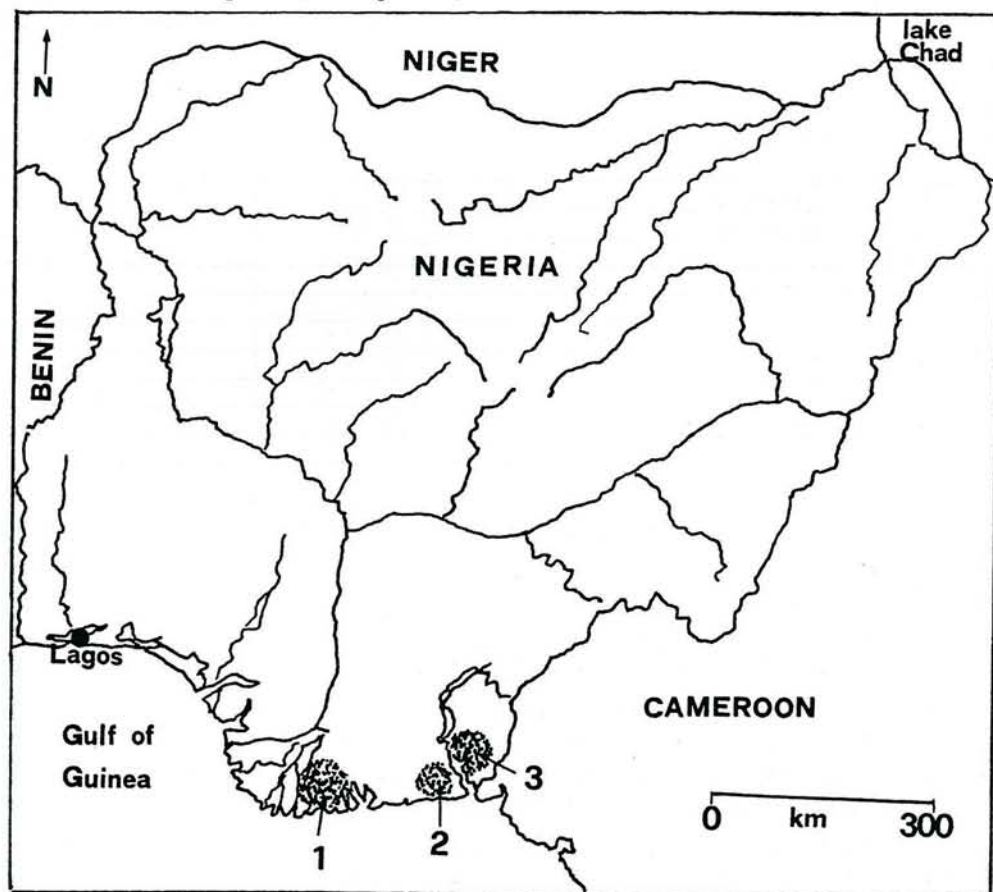


Figure 1. Map of Nigeria showing the three study regions: (1) eastern Niger Delta (Port Harcourt, Rivers State), (2) forests of Eket (Akwa Ibom State), (3) forests of Itu and Oban hills (Calabar, Cross River State). The scale is expressed in km.

One group of localities is situated in the eastern part of the Niger Delta (Port Harcourt, Rivers State, $04^{\circ}45'N$, $07^{\circ}01'E$, see Table I). A second group of localities is situated in the surroundings of Eket ($04^{\circ}50'N$, $07^{\circ}59'E$, Akwa-

Ibom State), and a third group in the Oban Hills (05°20'N, 08°21'E) and swamp forests of Itu (05°14'N, 07°59'E), both latter sites being in the north of Calabar (04°48'N, 08°21'E), the capital city of Cross River State.

These areas are especially important for the Nigerian economy because of large oil extraction and gas transmission installations. The study area is located within the Guinea-Congolian rainforest (White 1983) and lies within the Equatorial climatic zone (Von Chi-Bonnardel 1973). The climate of the study area is typically tropical, with well-marked dry and wet seasons and relatively small monthly fluctuations in maximum and minimum temperatures (White 1983). The dry season extends from November to April, and the wet season from May to October, with the highest rainfall peak during July. Mean monthly maximum temperatures ranged between 27°C

Table I - Place-name and geographical coordinates of the ten study areas in the region of Port Harcourt (Rivers State, Nigeria), where observations were made on *Bitis gabonica* and *Bitis nasicornis*.

Study area	Name-Place	Latitude (N)	Longitude (E)
T1	Kreigeni	5°17'59.2	6°37'41.3
T2	Abarikpo	5°08'11.9	6°37'45.7
T3	Otari	4°53'22.3	6°41'19.7
T4	Rumuji	4°57'19.3	6°46'28.1
T5	Orubiri	4°42'25.6	7°01'13.6
T6	Soku- Elem Sangama	4°40'39.8	6°40'54.2
T7	Tombia Forest	4°46'34.9	6°53'56.9
T8	Tombia Mangrove	4°46'50.9	6°51'53.9
T9	Orashi River	4°44'43.1	6°38'10.1
T10	Peterside (Bonny)	4°29'14.9	7°10'04.8

and 34°C, while minima varied between 22°C and 24°C. The region is one of the wettest in the world, with an average yearly rainfall of more than 3000 mm (data from the Department of Geography, University of Calabar).

The area is heavily populated, with hundreds of small villages in the environs of main urban centres (Port Harcourt, Eket, and Calabar). Farmlands and cultivated lands (cassava, oil palm, banana, plantain, etc.) cover much of the study area, with patches of "bush" interspersed amongst the various villages. The "bush" may be of dryland rainforest, or of freshwater swamp-rainforest type. Mangrove forests are also widespread in zones influenced by salt- or brackish water. Dryland rainforests can be primary or secondary, whereas freshwater swamp-forests can be periodically or permanently inundated. Mangrove forests may be characterized by prevailing *Avicennia* or prevailing *Rhizophora* populations. In general, the eastern Niger Delta localities are less covered by forests than those around Eket and, especially, those around Calabar.

B. Methods

Field work was conducted both in sunny and rainy days, from 0700 a.m. to 0600 p.m. Due to heavy logistic constraints (security risk from groups of criminals), we were not usually able to work in the field during twilight and

at night. The various study sites were linked by vehicle or boat. Random paths to locate snakes were followed in every macrohabitat type available in the study areas. When seen, snakes were captured by hand, sexed by examining the morphology of the tail, measured for snout-vent length (SVL) and tail length (tL), and then each individual was marked by ventral scale-clipping. In addition, a system of pitfall traps were used in each macrohabitat type, and were examined daily. Moreover, snakes were captured by drift fences, and by placing flat objects on the ground and checking under them each day. The animals captured by local people were also examined, and some hunters were interviewed in order to obtain information on habitat where snakes were captured. In this regard, it was interesting to note that both Gaboon and Rhinoceros vipers were traded as bush-meat in markets of local people (Akani *et al.* 1998a). Interviews were only considered when the interviewee was able to describe correctly (1) the given species, and (2) at least one typical behavioural display of that species (e.g. typical defensive displays of vipers, and so on). When the interviewee was only able to give anecdotal information without further proof, the information given was excluded from the analysis. Thus, minimum information coming from interviews was made use of. When indirect information coming from interviews was reported, it was always specified, to make readers able to discriminate between true observations and communications of hunters.

Statistical analyses were done with a SPSS computer package. All tests were two tailed, and alpha was set at 5%. Means are always followed by standard deviation (S.D.) in the text.

III. RESULTS AND DISCUSSION

A. Abundance and habitat

Both *Bitis gabonica* and *Bitis nasicornis* are relatively uncommon snakes in the rainforests of south-eastern Nigeria. It is confirmed by the fact that these species represented only a low proportion of the total numbers of snakes observed during careful collections of Nigerian snakes (Table II).

Considerable amount of time was spent in the field, and so we are led to think that the apparent rarity of these vipers is real, and does not depend on their elusive behaviour. In this respect, it should be noted that the density of these vipers in other African countries can be locally very high: Ionides's findings in southern Tanzania, for instance, indicated that the removal of over 2000 *Bitis gabonica* individuals did not appear to reduce noticeably the local abundance of the species (Phelps 1989). However, it should also be noted that the apparent abundance of these vipers in the Nigerian rainforest could be underestimated if they show intense nocturnal activity.

Bitis gabonica was generally more common and widespread than *Bitis nasicornis* in the Niger Delta region (Luiselli in AA.VV. 1997, Akani *et al.* 1998b), but less common in the easternmost territories of Nigeria, including the environs of Eket and Calabar. The general distribution patterns of the two

species can be explained by considering that the Niger Delta region (Port Harcourt, Rivers State) is covered by less forests and more bushy savannas

Table II - Percent frequency of records relative to Gaboon vipers (*Bitis gabonica*) and Rhinoceros vipers (*Bitis nasicornis*) within large "collections" of snakes in Nigeria, based on both original and literature data.

	<i>Bitis gabonica</i>	<i>Bitis nasicornis</i>	Total No.	Source
Eastern Niger Delta (Port Harcourt)	12.25%	3.13%	351	original data
Eket (surroundings)	2.53%	6.75%	237	Luiselli <i>et al.</i> 1999
Calabar (surroundings)	0%	3.15%	127	Butler & Reid 1986
Nigeria (whole territory)	0.1%	1.56%	513	Butler & Reid 1990

than the Calabar region, and thus is more suitable for the ecological requirements of *Bitis gabonica* than *Bitis nasicornis*.

As far as the Niger Delta is concerned, the Gaboon viper was captured in study areas T3, T4, T5, T7, T9, half of the total number of areas intensively surveyed (see also Akani *et al.* 1998b). The two species were found together in the forest of Elem Sangama, and, more generally, in the forest of the Lower Orashi river (Table I) (Luiselli *et al.* 1998). The Rhinoceros viper was also seen frequently in the swamp rainforests growing along the banks of the Orashi river, where it was more common than *Bitis gabonica*. With regard to the forests surrounding Eket, the two species were recorded from several sites, but appeared rather rare and unfrequently met with in the field (Luiselli & Akani 1998, Luiselli *et al.* 1999). In the extreme south-eastern part of Nigeria (the forests surrounding Calabar), Butler and Reid (1986) collected only *Bitis nasicornis*. However, we were able to capture also *Bitis gabonica* in some sites of this area, including the swamp rainforests of Itu, and the high forests of Oban and Ekang. Moreover, there is the head of a large Gaboon viper in the collections of the Cross River National Park, which also have the heads of two Rhinoceros vipers.

Bitis gabonica was encountered by us mainly in primary and secondary dryland rainforests (over 80% of the observations), but also in primary and secondary swamp rainforests (about 20% of the observations). Local people suggested that this large viper could also occur in shrublands and at the limits of small agricultural areas. Both our records and local people's experience are consistent in considering the Gaboon viper to be virtually absent from the surroundings of large urban centres or from areas subjected to wide intensive cultivations. In these latter areas, however, other venomous snakes can be found : we have records of spitting cobras (*Naja nigricollis*) from suburban Port Harcourt and Calabar, for instance, and of green mambas (*Dendroaspis jamesoni*) from Port Harcourt city.

Bitis nasicornis was encountered by us only in primary and secondary swamp forests, although not necessarily in the vicinity of water bodies. This

viper seems to be totally absent from urbanized areas and their immediate surroundings. Unique sites where both the studied *Bitis* were found together within the Niger Delta region were characterized by a remarkable diversity of macrohabitats available (AA.VV. 1997), including both dryland and swamp patches. Individuals of both species were found in the same places, i.e. small grassy edges at the limits of the secondary swamp forest. In general, notwithstanding that both vipers are usually considered to be forest species (cf. Spawls & Branch 1995), much of the rain forest is now disappearing from several African countries, and they may occupy such additional habitats as remnant forest or plantations (Phelps 1989).

All the Gaboon vipers observed by us clearly belong to the typical race *Bitis g. gabonica*, with no large horn-like knobs on the top of the snout, and with prominent dark-brown triangle radiating from the eye to the upper labials.

B. Time of observations

Many species of Afrotropical snakes are generally difficult to observe in the field because of their crepuscular or nocturnal habits (e.g. see Luiselli & Akani 1998, Luiselli *et al.* 1999). Gaboon vipers were especially observed in the early morning (7.00 to 10.00 h), and usually during wet and relatively cool days. We also have records of Gaboon vipers during central daylight hours, especially inside thick forest patches. Rhinoceros vipers were also encountered during early morning hours, and even in the evening (17.00 to 18.00 h). Local people suggested that this species is more nocturnal than the Gaboon viper. However, mating both in the wild and in captivity (for *Bitis gabonica*, $n = 3$; for *Bitis nasicornis*, $n = 2$) was observed always to occur in the evening (after 17 h).

C. Reproductive biology

There are very few data on population demography of both Gaboon and Rhinoceros vipers in available literature. Males are more often encountered than females in free-ranging *Bitis gabonica* populations (Phelps 1981, Luiselli *et al.* unpubl. data), and this was probably connected with the breeding cycle. The snakes tend to be sedentary, and males indulge in vigorous combats for access to females during the mating phase, at least in captivity (Akester 1979a, 1979b).

The reproductive biology is largely unknown in both species, and it is not known whether the female breeding cycle is annual or whether they reproduce every two-three years, as in temperate north-American *Crotalus* (e.g. Martin 1993) and in European *Vipera* (e.g. Capula & Luiselli 1994), although the females are probably unable to bear young every year (Spawls & Branch 1995). Moreover, it is not known whether Gaboon vipers and Rhinoceros vipers show some seasonality in reproduction (e.g. see Saint Girons & Pfeffer 1971, Butler 1993), or whether they are completely aseasonal due to favourable climate conditions all year round.

In the Niger Delta region, pregnant individuals of both species were found between May and July (early phase of the rainy season), while matings of

Bitis gabonica were observed in January and February (peak of the dry season). No mating of *Bitis nasicornis* was observed in the wild, but two pairs maintained in an outdoor enclosure mated in early February, suggesting some similarity with the Gaboon viper. As a general pattern, we suggest that

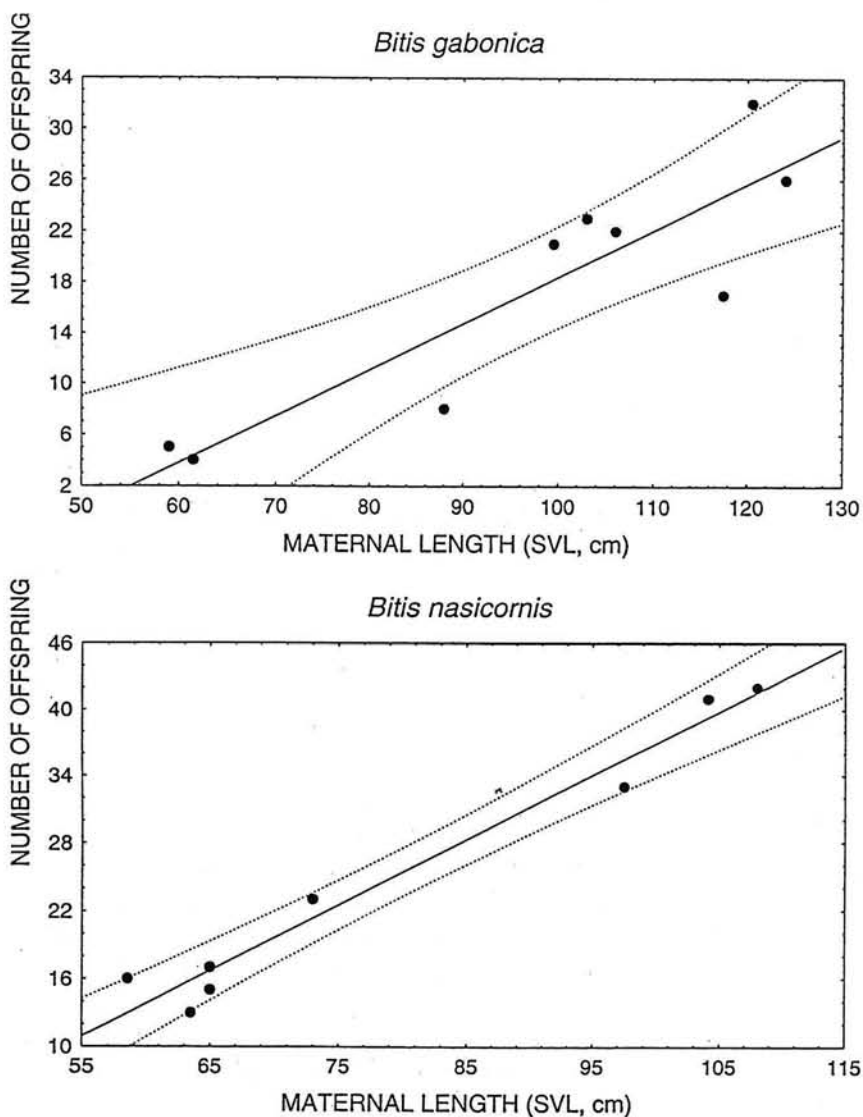


Figure 2. Correlation between litter size and maternal length in *Bitis gabonica* (n = 9) and *Bitis nasicornis* (n = 8) from the Niger Delta. For statistical details, see text.

seasonality of mating and pregnancy probably occurs in both these species, with the mating period taking place during the dry season, and the parturition period during the wet season.

For litter size, we examined a total of nine *Bitis gabonica* and eight *Bitis nasicornis* pregnant females, pooling dead specimens (in bush-meat markets) and those captured alive in the field (figure 2). Single-factor analysis of covariance (with species as the factor, and litter size as the covariate) showed that at the same body length, female *Bitis gabonica* produced a lower number of offspring than female *Bitis nasicornis* (heterogeneity of slopes: $P < 0.00001$; see also Luiselli *et al.* 1998). Litter size was positively correlated with female SVL in both *Bitis gabonica* ($r = 0.89$, adjusted $r^2 = 0.763$, ANOVA $F_{1,7} = 26.821$, $P = 0.0013$; Litter size = $-18.10 + 0.365 \cdot \text{SVL}$) and *Bitis nasicornis* ($r = 0.983$, adjusted $r^2 = 0.962$, ANOVA $F_{1,6} = 179.43$, $P = 0.00001$; Litter size = $-20.86 + 0.578 \cdot \text{SVL}$) (figure 2). Size of the offspring was measured in litters of only two *Bitis gabonica* females and two *Bitis nasicornis* females, and there were no significant intersexual SVL differences in both species (in both cases: $P > 0.3$, one-way ANOVA). As expected, offspring of *Bitis gabonica* (24.1 ± 1.4 cm SVL, $n = 25$) were remarkably longer than those of *Bitis nasicornis* (21.2 ± 1.1 cm SVL, $n = 29$). This pattern was predictable, since the former species attains larger size than the latter, even the adults (e.g. Spawls & Branch 1995). The mean size of *Bitis gabonica* offsprings from south-eastern Nigeria was slightly smaller than reported in literature (approximately 25-32 cm, e.g. see Spawls & Branch 1995), and even the average number of offspring produced by each female was less than that reported in the literature (max. 60 young, cf. Spawls & Branch 1995). For Rhinoceros vipers, average offspring size in the present study was nearly the same as that of conspecifics from elsewhere (Akester 1989, Spawls & Branch 1995), and mean fecundity of Nigerian Rhinoceros vipers was also similar to that reported in the literature (cf. Spawls & Branch 1995).

Acknowledgements - We thank several colleagues that helped us in the field, and especially Dr Edoardo Politano, Dr Otonye L. Davies, Dr Barry Barieenee, Dr Stanley Akele, Miss Lynett Bikikoro, Miss Linda Ude, Dr Henry M. Ndoma, Dr Dario Capizzi and Dr Francesco Angelici. We are grateful for the companionship of Gerald, driver of our car, and Joseph, the "mopol" vigilant of our security. Funds were provided by "Aquater S.p.A." (E.N.I. group, Environmental Department) and by "Ecosystem s.r.l." Logistic support was provided by "T.S.K.J. Nigeria Ltd." and "Amertex Oil & Gas Ltd.", and permitted one of us (L.L.) to spend much time in such expensive hotels as, e.g., "The Presidential Hotel" in Port Harcourt and the "Sheraton Hotel" in Lagos. Two anonymous referees and Dr Roland Vernet critically commented and improved earlier drafts of this manuscript.

REFERENCES

- AA. VV. 1997 - Technical Report for assessing the environmental impact of LNG Bonny project in the Niger Delta (Port Harcourt, Rivers State, Nigeria), pp. 1-325. Politano, E. (ed.) (section on Reptiles compiled by L. Luiselli). E.N.I. press, S. Lorenzo in Campo.
- Akani G.C., Luiselli L., Angelici F.M. & Politano E. 1998a - Bushmen and herpetofauna: Notes on Amphibians and Reptiles traded in bush-meat markets of local people in the Niger Delta (Port Harcourt, Rivers State, Nigeria). *Anthropozoologica*, 26: in press.

Akani G.C., Luiselli L., & Politano E. 1998b - Ecological and conservation considerations on the reptile fauna of the Niger Delta (Port Harcourt, Rivers State, Nigeria) in relation to gas transmission and oil extraction industry activities. *Herpetozoa*, 11: in press.

Akester J. 1979a - Successful mating and reproduction by a Gaboon viper, *Bitis gabonica gabonica*, in captivity. *Arnoldia (Zimbabwe)*, 8 (31) : 1-5.

Akester J. 1979b - Male combat in captive Gaboon vipers. *Herpetologica*, 35 : 124-128.

Akester J. 1984 - Further observations on the breeding of the Gaboon viper, *Bitis gabonica gabonica*, in captivity. *Arnoldia (Zimbabwe)*, 13 (9) : 217-222.

Akester J. 1989 - Captive breeding of the Rhinoceros-horned viper, *Bitis nasicornis*. *Brit. Herp. Soc. Bull.*, 28 : 31-36.

Butler J.A. 1993 - Seasonal reproduction in the African olive grass snake, *Psammophis phillipsi* (Serpentes: Colubridae). *J. Herpetol.*, 27 : 144-148.

Butler J.A. & Reid J. 1986 - Habitat preferences of snakes in the Southern Cross River State, Nigeria. In : *Studies in Herpetology*. Rocek Z. (ed.), pp. 483-488. Charles University Press, Prague.

Butler J.A. & Reid, J. 1990 - Records of snakes from Nigeria. *Nigerian Field*, 55 : 19-40.

Capula M. & Luiselli L. 1994 - Reproductive strategies in alpine adders, *Vipera berus*. The black females bear more often. *Acta Oecologica*, 15 : 207-214.

Griffiths J.F. 1972 - Climates of Africa. In : *World Survey of Climatology*, Vol. 10. Lansburg, H.E (ed.). Elsevier Publ. Co., New-York. p. 321-385.

Ineich I. 1995 - Etat actuel de nos connaissances sur la classification des serpents venimeux. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 75-76: 7-24.

Luiselli L. & Akani G.C. 1998 - Habitats of snakes in the rain forests of Eket (Akwa Ibom State, south-eastern Nigeria). *Herpetozoa*, 11 : in press.

Luiselli L., Akani G.C. & Capizzi .D. 1999 - Food resource partitioning of a community of snakes in a swamp rain forest of south-eastern Nigeria. *Journal of Zoology, London*, in press.

Luiselli L., Akani G.C., Angelici F.M. & Barieenee I.F. 1998 - Reproductive strategies of sympatric *Bitis gabonica* and *Bitis nasicornis* (Viperidae) in the Niger Delta (Port Harcourt, Nigeria): Preliminary data. *Amphibia-Reptilia*, 19 : 223-229.

Mackay A., & Mackay J. 1985 - Poisonous snakes of Eastern Africa and the treatment of their bites. Lino Typesetters (K) Ltd, Nairobi, Kenya.

Martin W.H. 1993 - Reproduction of the Timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) in the Appalachian Mountains. *J. Herpetol.*, 27 : 133-143.

Marx H. & Rabb G.B. 1965 - Relationship and zoogeography of the viperine snakes (family Viperidae). *Fieldiana Zool.*, 44 : 161-206.

Phelps T. 1981 - Poisonous snakes. Blandford Press, London.

Phelps T. 1989 - Poisonous snakes (Revised Edition). Blandford Press, London.

Saint Girons H. 1989 - Systématique des serpents venimeux. In : *Serpents, venins, envenomations*. pp. 25-37. Société Herpétologique de France. Edition Fondation Marcel Mérieux, Lyon.

Saint Girons, H. & Pfeffer P. 1971 - Le cycle sexual de serpents du Cambodge. *Ann. Sci. Zool.*, 13: 543-571.

Spawls S. & Branch B. 1995 - The dangerous snakes of Africa. Blandford, UK. 192 p.

Von Chi-Bonnardel R. (ed.) 1973 - The Atlas of Africa. Free Press-MacMillan, NewYork.

White F. 1983 - The Vegetation of Africa. Unesco Press, Paris.

Manuscrit accepté le 3 juin 1998

Preliminary data on distribution, habitat and status of crocodiles (*Crocodylus niloticus*, *Crocodylus cataphractus* and *Osteolaemus tetraspis*) in the eastern Niger delta (Nigeria)

by

Godfrey C. AKANI⁽¹⁾, Luca LUISELLI⁽¹⁾⁽³⁾, Francesco M. ANGELICI⁽¹⁾
and Edoardo POLITANO⁽²⁾

⁽¹⁾Department of Biological Sciences, The Rivers State University of Science and Technology, P.M.B. 5080, Nkpolu, Port Harcourt (Rivers State, Nigeria)

⁽²⁾E.N.I. Environmental Department ("Aquater S.p.A."), via Mirabello 53, I-61047 San Lorenzo in Campo (Pesaro, Italy)

⁽³⁾Reprint requests and correspondence : Via Olona 7, I-00198 Roma (Italy)
E-mail : luiselli@earthling.net

Summary - The territory of eastern Niger Delta (Port Harcourt, Rivers State, south-eastern Nigeria) was surveyed for assessing distribution, habitats frequented, and population status of crocodiles. Our survey confirmed the presence of three crocodile species in this territory : *Crocodylus cataphractus*, *Crocodylus niloticus*, and *Osteolaemus tetraspis*. The former two species, however, proved to be extremely rare and endangered. They were found only in creeks and quiet branches of some of the bigger rivers (Orashi and Sambreiro) surrounded by patches of primary rainforest, whereas *Osteolaemus tetraspis* were found even in the inner ponds of the permanently flooded swamp-forest as well as in creeks and river tracts with abundant rainforest patches along the banks. Crocodiles of all species were usually not found in brackish water tracts of the river systems. Morphometric measurements were taken from both *Crocodylus niloticus* and *Osteolaemus tetraspis*, whereas some data on reproduction of this latter species are also presented. Based on the field observations of some offspring specimens, it is suggested that egg hatching of Niger Delta *Osteolaemus tetraspis* could occur in April-May, i.e. at the end of the dry season. Female *Osteolaemus tetraspis* produced approximately 8-12 eggs, and as a general rule, the clutch size was highly positively correlated with maternal size.

Key-words : Crocodiles. *Crocodylus niloticus*. *Crocodylus cataphractus*. *Osteolaemus tetraspis*. Niger Delta. Nigeria. Distribution. Habitat. Conservation biology. Ecology. Morphometrics.

Version française abrégée

La région orientale du Delta du Niger (Port Harcourt, Rivers State, sud-est du Nigéria) a été étudiée dans le but de reconnaître la répartition, l'habitat et le statut des populations de crocodiles. Ce travail a confirmé la présence de trois espèces de crocodiles dans ce territoire : *Crocodylus cataphractus*, *Crocodylus niloticus* et *Osteolaemus tetraspis*. Toutefois, les deux premières espèces se sont avérées très rares et menacées. Elles ont été trouvées seulement dans de petits affluents et dans des bras calmes de rivières plus importantes (Orashi et Sambreiro) entourés de parcelles de forêt pluviale primaire. *Osteolaemus tetraspis* a été trouvé même dans les étangs à l'intérieur de la forêt marécageuse inondée en permanence ainsi que dans des affluents et des rivières bordées d'abondantes parcelles de forêt pluviale. Ces espèces n'ont généralement pas été trouvées dans les étendues d'eau saumâtres du système hydrographique. Des mensurations ont été prises sur *Crocodylus niloticus* et *Osteolaemus tetraspis* et quelques données sur la reproduction de cette dernière espèce sont aussi présentées. Sur la base d'observations de jeunes individus, sur le terrain, il est suggéré que, dans le Delta du Niger, l'éclosion chez *Osteolaemus tetraspis* pourrait avoir lieu en avril-mai, c'est-à-dire à la fin de la saison

sèche. Les femelles d'*Osteolaemus tetraspis* pondent environ 8 à 12 oeufs mais, en règle générale, l'importance de la ponte est en forte corrélation positive avec la taille de la mère.

Mots-clés : Crocodiles. *Crocodylus niloticus*. *Crocodylus cataphractus*. *Osteolaemus tetraspis*. Delta du Niger. Nigéria. Distribution. Habitat. Biologie de la Conservation. Ecologie. Morphométrie.

I. INTRODUCTION

The Niger Delta area (south-eastern Nigeria), one of the most extensive wet regions in the world, is also one of the African regions with the highest human population density and one of the most exploited because of the potential economic richness due to oil extraction, natural gas production, and related activities (de Montclos 1994, Singh *et al.* 1995). Because of this intense exploitation, it deserves careful attention in order to conserve the remaining rainforest patches, as the whole area is still continuing to be destroyed (AA.VV. 1995, 1997, Singh *et al.* 1995).

In the recent years, we have started a research program in the Niger Delta area. Our main aims have been (i) to define the distribution and the habitat requirements of the herpetofauna of this area, and (ii) to study the ecological strategies of some selected species (e.g. see Luiselli *et al.* 1998), in order to develop an effective conservation strategy for this threatened region. Crocodiles are among such selected species.

Data concerning crocodiles in the Niger Delta area are extremely scattered and anecdotal. Recent surveys (e.g. see AA.VV. 1995) did not present any distribution map or any quantitative data about the ecology and the population status of the crocodiles. However, these surveys suggested that three different crocodile species are found in the Niger Delta region: *Crocodylus cataphractus*, *Crocodylus niloticus*, and *Osteolaemus tetraspis*.

During our extensive ecological surveys throughout the area (AA.VV. 1997), we have collected data on distribution, population status, and ecology of these crocodile species, and, in this paper, we present preliminary results of our study.

II. MATERIALS AND METHODS

A. Study area

All the data presented here were collected during three surveys, conducted respectively in September-October 1996, April-May 1997, and July-August 1997. These surveys were carried out in several sites of the Niger Delta territory, southeastern Nigeria. Collectively, over 1100 hours were spent in the field. The first two surveys were conducted as a part of the extensive field-works for assessing the environmental impact of the construction of the "Nigeria Liquefied Natural Gas Project" by T.S.K.J. Nigeria Ltd (Port Harcourt) (see AA.VV. 1997, for the general environmental report of this project).

The study area is under the political administration of Port Harcourt (coordinates: 04°45'N latitude; 07°01'E longitude), the main city of the Rivers State (with a population of more than 500 000 in its urban centre), especially important for the Nigerian economy because of its big oil extraction and liquefied natural gas transmission installations (fig. 1). The area is highly developed and heavily populated, with hundreds of villages and small towns in the surroundings of Port Harcourt. The study area is crossed by a mosaic of streams, rivers, creeks and lakes (the Niger Delta, with over 20,000 km² surface, forms one of the most extensive wet areas of Africa, and the ninth wet area of the world (Singh *et al.* 1995), and many ponds and water basins are also found in the patches of periodically or permanently inundated swamp-forests present in the area. However, most of the territory is covered by farmlands and cultivated lands (banana, plantains, mango, cassava and oil palm plantations), with patches of "bush" interspersed amongst the various villages. Mangrove forests (*Avicennia* or *Rhizophora*) are the dominant vegetation types in the areas of the fluvial systems influenced by salt-water or brackish-water (AA.VV. 1995, 1997).

The climate of the study area is typical for a tropical sub-Saharan country, with well-marked dry and wet seasons with relatively little monthly fluctuations in maximum and minimum temperatures (Griffiths 1972). The dry season extends from November to April, whereas the wet season is from May to October, with the highest rainfall peak during July. Mean monthly maximum temperatures ranged between 27 and 34°C, while minima varied between 22 and 24°C. The average yearly rainfall is approximately 3146 mm (data from the Department of Geography, University of Calabar).

B. Methods

Several study sites located in the vicinities of creeks, rivers and ponds were surveyed. The place-name and the geographic coordinates of the main study sites are presented in Table I.

Table I - Place-name and geographic coordinates of ten study areas situated in the region of Port Harcourt (Rivers State, Nigeria), where extensive surveys for crocodiles were carried out. Many other localities were visited during our surveys, but their geographic coordinates are not reported herein.

Study area	Place Name	Latitude	Longitude
T1	Kreigeni	N 05°17'59.2	E 006°37'41.3
T2	Abarikpo	N 05°08'11.9	E 006°37'45.7
T3	Otari	N 04°53'22.3	E 006°41'19.7
T4	Rumuji	N 04°57'19.3	E 006°46'28.1
T5	Orubiri	N 04°42'25.6	E 007°01'13.6
T6	Soku	N 04°40'39.8	E 006°40'54.2
T7	Tombia Forest	N 04°46'34.9	E 006°53'56.9
T8	Tombia Mangrove	N 04°46'50.9	E 006°51'53.9
T9	Orashi River	N 04°44'43.1	E 006°38'10.1
T10	Peterside (Bonny)	N 04°29'14.9	E 007°10'04.8

The presence of crocodiles was ascertained by visual observations or by examining specimens traded in bush-meat markets of local tribes (Igbo, Ijaw, Calabari, Akwa-Ibom and Ogoni people) (see Akani *et al.* 1998). Visual observations were done during random surveys (by walking or by canoe) conducted throughout every habitat potentially available to crocodiles, essentially during daylight time but occasionally even in late evening and at night. Several hundreds of kilometers of the main rivers (Orashi, Sambreiro, Bonny and New Calabar rivers) and their tributaries were also covered by means of motor-boats. Whenever possible, the habitat of the observed animals was recorded.

Interviews with selected fishermen and hunters of local tribes were carried out to collect additional information regarding distribution and abundance of crocodile populations.

Crocodiles examined in the bush-meat markets were identified to species, sexed and measured for snout-vent length (SVL, to the nearest ± 0.5 cm), tail length (tL, to the nearest ± 0.5 cm), and head length (HL, to the nearest ± 0.5 cm). The same was done with the few free-ranging specimens that we were able to examine.

Some pregnant *Osteolaemus tetraspis* females, found already dead in the local bush-meat markets (Akani *et al.* 1998), were dissected to collect information on their reproductive status and, eventually, on their clutch sizes.

No specimen was killed or damaged expressly for the purposes of this research study.

All statistical analyses were made by a STATISTICA for Windows (version 4.5) PC software, all tests being two-tailed and with alpha set at 5%. In the text, SD means Standard Deviation.

III. RESULTS AND DISCUSSION

A. Distribution and habitat characteristics

Crocodile distributions in the eastern Niger Delta are quite scattered but there are still several places where at least one species was found (fig. 1).

Our extensive surveys confirmed the occurrence of all of the three African species of crocodile in the eastern Niger Delta, as indicated by AA.VV. (1995) in a very anecdotal way (no map or precise locality presented).

Crocodylus cataphractus was extremely rare and localized : we were able to find this species only in a creek situated along the Lower Orashi course (locality T9, in table I ; see also figure 1). An adult specimen (approximately 1.8 m long) was captured by a local fisherman, and traded for food. Although we were able to identify this specimen, the hunter unfortunately did not permit us to record its biometric characteristics. This specimen was captured during early October 1996.

Crocodylus cataphractus was not known by fishermen and hunters of local tribes in every study locality except T9, and even the hunters of the T9 locality considered this species as the rarest of the three crocodile species,

and, together with the manatee (*Trichechus senegalensis*), the rarest aquatic animal species of their territory.

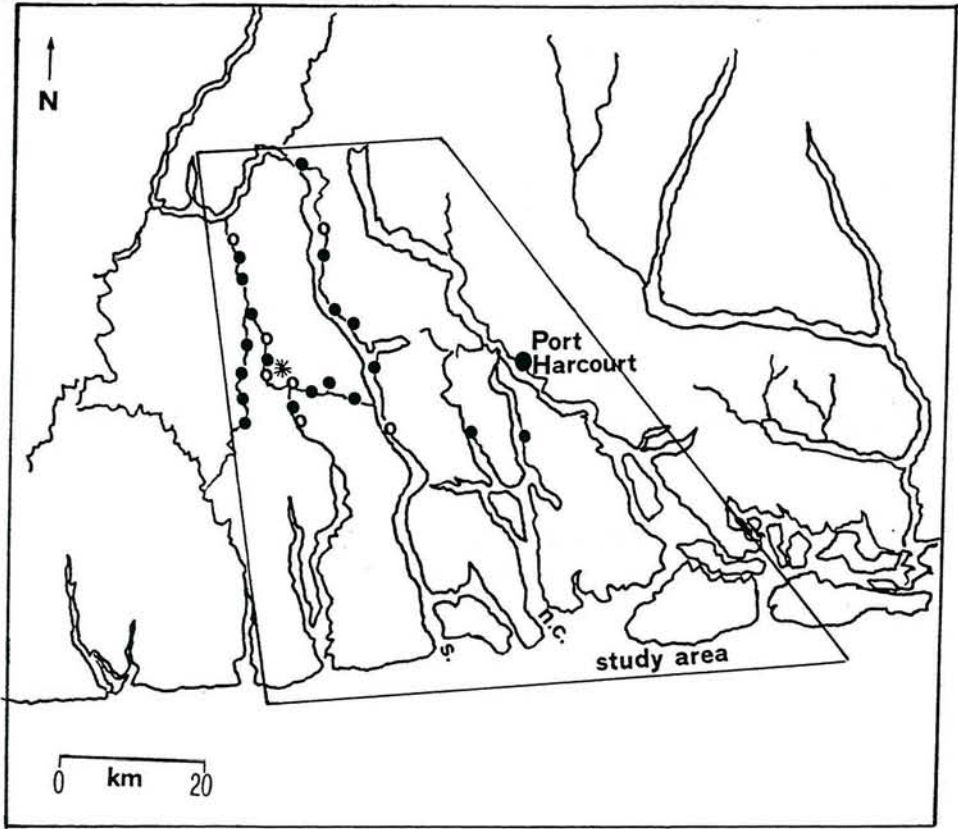


Figure 1 - Distribution of three species of crocodiles in the eastern Niger Delta. Symbols : n.c. = New Calabar river ; s. = Sambreiro river ; asterisk = spots of observation of *Crocodylus cataphractus* ; white circles = spots of observation of *Crocodylus niloticus* ; black circles = spots of observation of *Osteolaemus tetraspis*.

The Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) was found in two localities of the Sambreiro river (in both sites, we saw only one dead subadult traded in local bush-meat market - see figure 2), and in several sites along the Orashi river course (from locality T9 to the upper part of the river course; eight dead specimens, and three living ones - see figure 1). On the basis of a series of reliable interviews with local people, we think that this crocodile species is probably present (although extremely rare) even along the upper New Calabar river course and despite our lack of success in finding it there during our own field surveys. In fact, Nile crocodiles were found only in creeks and quiet branches of the bigger rivers Orashi and Sambreiro, whereas they were never seen along the New Calabar and Bonny river courses.

Most of the Nile crocodiles observed during our study research were found in freshwater river tracts characterised by undisturbed rainforest patches along the banks. In a single locality (T5 in table 1), however, the crocodiles were seen in a river tract with brackish water, and with mangroves along the

banks. Considering that we have spent an enormous amount of time in searching for crocodiles along river tracts with mangroves with very little success (contrary to what appeared in the tracts with rainforest along the banks), we are led to think that these animals are extremely rare in such habitats.

The Dwarf crocodile (*Osteolaemus tetraspis*) is no doubt the most common and widespread crocodile species of the eastern Niger Delta. We have seen this species in several localities of the Orashi and Sambreiro river courses and in some of their tributaries. Moreover, it was observed even in single localities of the New Calabar fluvial system (see Figure 1). In several of these localities the dwarf crocodiles are regularly used as food, as they are frequently captured by fish- and monitor lizard-traps. The use of *Osteolaemus tetraspis* as food or as "totem" in animistic religious cults is in general widespread in central and west Africa, including Nigeria, Cameroon, Gabon and Congo (Huchzermeyr 1995, Akani *et al.* 1998, Luiselli & Angelici, unpubl. obs.).

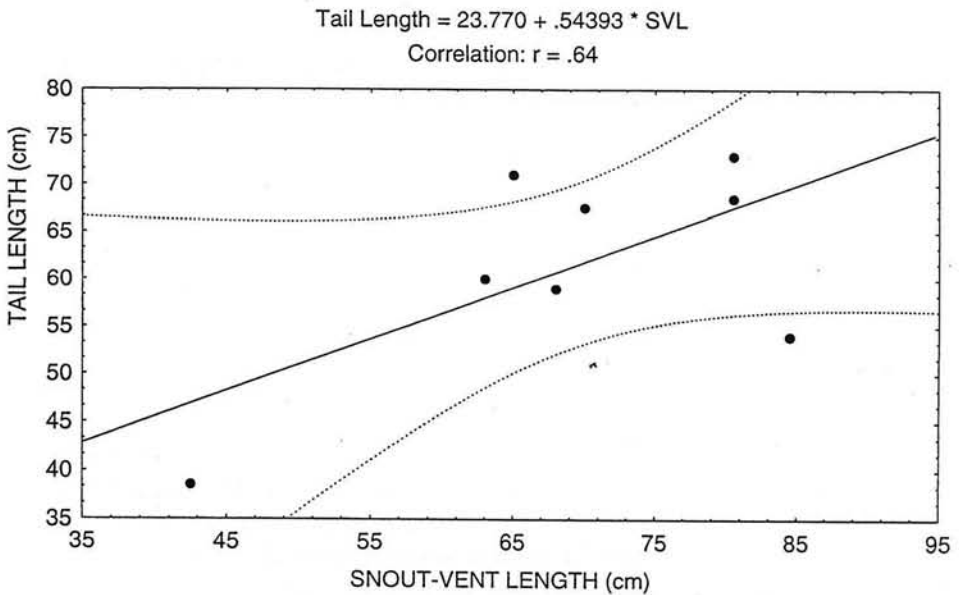


Figure 2 - Relationships between body length (SVL) and tail length in *Crocodylus niloticus* from the eastern Niger Delta (Nigeria).

Osteolaemus tetraspis populations appeared to be linked to a specific habitat type : ponds, creeks, and river tracts with abundant rainforest patches along the banks. In both localities T3 and T9 they were also found in the inner ponds of the swamp-forest. Dwarf crocodiles were not found in brackish water, in river tracts with muddy banks, and in river tracts with scarce vegetation along the banks. In this regard, our data agrees with that of conspecifics from swamp forests of northern Congo (Huchzermeyr 1995), thus

showing that the reliable habitat of *Osteolaemus tetraspis* is more restricted than was previously thought.

B. Biometric data and ecological notes

Biometric data on eight subadult Nile crocodiles were collected. The fact that only subadult Nile crocodiles were measured resulted from the fact that we were able to measure only the individuals captured by local people, who usually avoid capturing big and potentially dangerous adult crocodiles. In any case, along the many rivers and creeks of the eastern Niger Delta, it was relatively difficult to observe adult Nile crocodiles : for instance, we saw only one adult crocodile (approximately 2.5m long) during the whole research periods. It was basking in a muddy bank along the Upper Orashi river course. The relationships between body length (SVL) and tail length in *Crocodylus niloticus* individuals measured by us is presented in figure 2, and the relationships between body length (SVL) and head length in the same species is presented in figure 3.

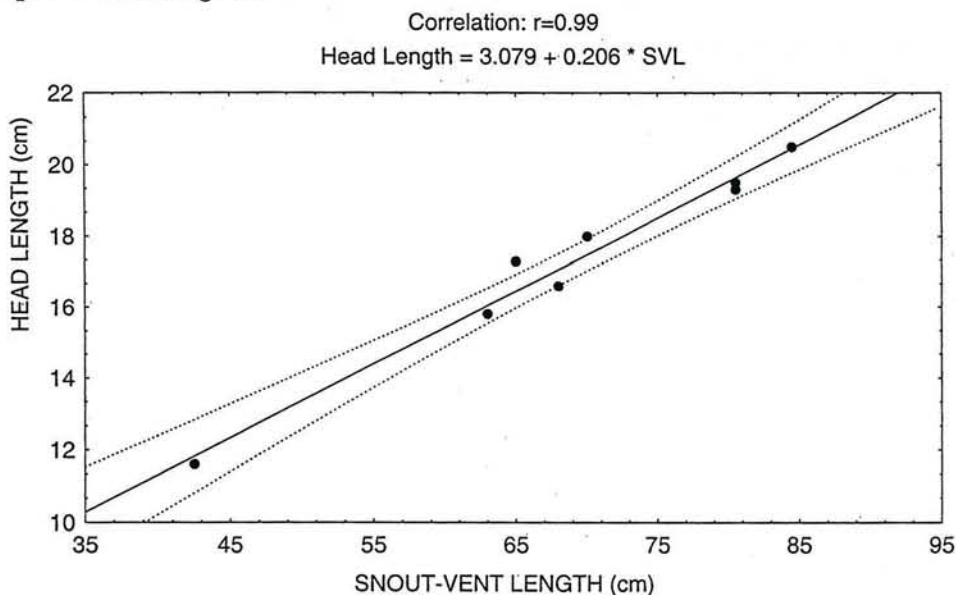


Figure 3 - Relationships between body length (SVL) and head length in *Crocodylus niloticus* from the eastern Niger Delta (Nigeria).

Due to the very small sample size, we could not provide any data on food habits and reproductive biology of the Niger Delta populations of both *Crocodylus niloticus* and *Crocodylus cataphractus*. However, some information on these issues were collected with respect to *Osteolaemus tetraspis*.

In the Niger Delta area, the precise timing of reproduction of *Osteolaemus tetraspis* was completely unknown before the start of our research surveys. Thus, the preliminary observations reported here are of special interest

because they are the first ones available on this species in the Niger Delta territory.

We measured an individual of 32 cm total length, captured in the field in mid-May, and observed in bush-meat markets (unfortunately without having the opportunity of taking exact measurements) three more approximately identical individuals during early May. Since such small specimens were not seen in any other period of the year, we are led to conclude that egg hatching of *Osteolaemus tetraspis* could occur in April-May (the end of the dry season). When the mating season really occurs remains however completely unknown.

We examined by dissection 11 adult *Osteolaemus tetraspis* females. Six were pregnant, and provided data on clutch sizes and relationships between maternal size and clutch size. The number of eggs was positively correlated with the female total length ($r = 0.989$, $n = 6$, $P < 0.0001$; regression equation - Clutch Size = $-17.96 + 0.225 \times$ Total Length; see figure 4).

The pregnant females averaged 127.4 cm (10.98 cm SD), and carried 10.71 eggs on average (2.5 SD). These females were captured between January and late February, whereas the five females without eggs were captured respectively in September (two specimens), October (two specimens), and November (one specimen). The comparisons of the reproductive status of these

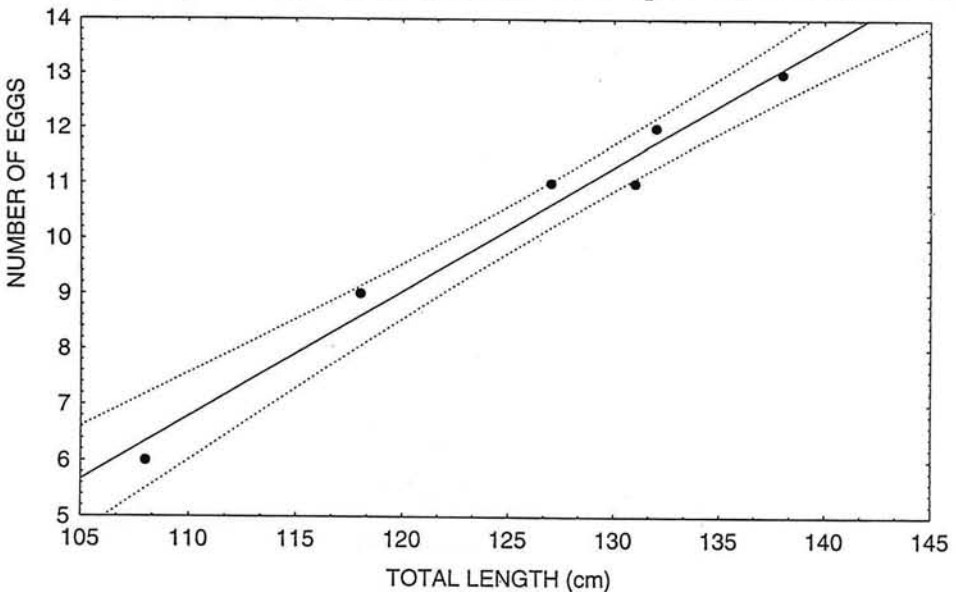


Figure 4 - Relationships between clutch size and female total length in *Osteolaemus tetraspis* from the eastern Niger Delta (Nigeria). For statistics, see text.

adult females lead us to think that *Osteolaemus tetraspis* may lay eggs in the beginning of March. Unfortunately, since we did not measure egg size of the examined females, we cannot stress whether these clutches were ready to be laid or not, thus eventually supporting the suggestions at above.

Data available on reproductive biology of *Osteolaemus tetraspis* are very few (e.g. see Thorbjarnarson 1996), and thus comparisons with our own data

can be done with caution. Statistically significant positive relationships between female total length and clutch size are general patterns for Crocodylidae species (Thorbjarnarson 1996), and thus unsurprisingly occurred even in Nigerian *Osteolaemus tetraspis*. Average female size at reproduction of Nigerian dwarf crocodiles was similar to that reported in literature (131 cm Total Length, see Thorbjarnarson 1996). However, their clutch size was lower than that (12.3 eggs) reported by Thorbjarnarson (1996) as mean clutch size for this species.

Acknowledgements - We thank the Environmental Department of E.N.I. ("Aquater" S.p.A.), "Ecosystem" s.r.l., and "T.S.K.J. Nigeria Ltd." for having financially supported this research. Special thanks go to our co-workers : Dr Ivana Grimod (Aosta, Italy), Dr Otonye L. Davies (T.S.K.J., Port Harcourt, Nigeria), Dr Antonio Sigismondi (Bari, Italy), Dr Zena Tooze (Calabar, Nigeria), and Dr Benjamin Ekeke (Port Harcourt, Nigeria) for field cooperation and exchange of information. This manuscript was improved by critical reviews of two anonymous referees and Dr Roland Vernet (Paris).

REFERENCES

- AA. VV. 1995 - Defining an environmental development strategy for the Niger Delta. Vol.II. Industry and Energy Operations Division, West Central Africa Department, p. 148.
- AA. VV. 1997- Technical Report for assessing the environmental impact of LNG Bonny project in the Niger Delta (Port Harcourt, Rivers State, Nigeria). (Section on Reptiles compiled by L. Luiselli) pp. 1-325. Politano, E. (ed.). E.N.I. press, S. Lorenzo in Campo.
- Akani G.C., Luiselli L., Angelici F.M. & Politano E. 1998 - Bushmen and herpetofauna: Notes on Amphibians and Reptiles traded in bush-meat markets of local people in the Niger Delta (Port Harcourt, Rivers State, Nigeria). *Anthropozoologica*, 26 : in press.
- De Montclos M.-A.P. 1994 - Le Nigeria. Karthala, Paris, 155 p.
- Griffiths J.F. 1972 - Climates of Africa. In : World Survey of Climatology. Vol. 10. Lansburg, H.E. (ed.). Elsevier Publ. Co., New York. Pp. 321-385.
- Huchzermeyr F. 1995 - The plight of the African Dwarf Crocodile in the Congo. Abstracts of the Fourth H.A.A. Symposium on African Herpetology, p. 9. Santa Lucia, South Africa, 22-27 October 1995.
- Luiselli L., Akani G.C., Angelici F.M. & Barieenée I.F. 1998 - Reproductive strategies of sympatric *Bitis gabonica* and *Bitis nasicornis* (Viperidae) in the Niger Delta (Port Harcourt, Nigeria). Preliminary data. *Amphibia-Reptilia*, 19 : 223-229.
- Singh J., Moffat D. & Linden O. 1995 - Defining an Environmental Development Strategy for the Niger Delta. Industry and Energy Operations Division West Central Africa Department, World Bank. May 25th 1995, 2 Vol.
- Thorbjarnarson J.B. 1996 - Reproductive characteristics of the order Crocodylia. *Herpetologica*, 52 : 8-24.

Manuscrit accepté le 3 juin 1998

Variation saisonnière de l'activité et de la thermorégulation chez *Agama impalearis* (Lacertilia, Agamidae) dans les Jbilettes centrales (Maroc)

par

Mohammed ZNARI et El Hassan EL MOUDEN

Laboratoire d'Ecologie Animale Terrestre, Département de Biologie,
Faculté des Sciences Semlalia, B.P. 515, 40001 Marrakech (Maroc)

Résumé - Les variations saisonnières de la température corporelle et de l'activité journalière ont été étudiées chez l'agame de Bibron, *Agama impalearis*, dans un milieu aride du Maroc occidental. Durant les mois les plus chauds (juillet et août), l'activité est bimodale marquée par un retrait en milieu de journée. La température moyenne d'activité en milieu naturel est de $32,6 \pm 2,6^{\circ}\text{C}$, valeur proche du préférendum thermique de l'espèce ($34,2 \pm 2,3^{\circ}\text{C}$) évalué dans un gradient thermique. La température corporelle moyenne des adultes est élevée en période pré-estivale et estivale lorsque les fréquences de bains de soleil sont plus importantes, en particulier chez les mâles. La thermorégulation est nettement meilleure à la fin du printemps et surtout en été. La tolérance aux températures extrêmes étudiée en laboratoire s'est avérée la même chez les adultes des deux sexes. Les seuils critiques minimum et maximum sont respectivement de $10,7 \pm 1,8^{\circ}\text{C}$ et $45,6 \pm 0,7^{\circ}\text{C}$ et la température d'activité normale s'étale sur 19°C .

Mots-clés : *Agama impalearis*. Activité journalière. Thermorégulation comportementale. Bain de soleil. Variation saisonnière. Tolérance thermique.

Summary - Variation in seasonal activity and thermoregulation in *Agama impalearis* (Lacertilia, Agamidae) of central Jbilettes (Morocco). Seasonal body temperature variation and daily activity were studied in Bibron's agama, *Agama impalearis*, in an arid area of western Morocco. The daily pattern of activity is bimodal during the warmest months (July and August) with an inactive midday period. Mean activity temperature is $32.6 \pm 2.6^{\circ}\text{C}$, which is close to the species' preferendum ($34.2 \pm 2.3^{\circ}\text{C}$) determined in a thermal gradient. Mean body temperature in adults is higher in late spring and summer when frequency of basking periods increases, especially in males, and thermoregulation is more clearly defined. Tolerance to extreme temperatures in the laboratory is similar in adults of both sexes. The minimum and maximum thresholds are respectively $10.7 \pm 1.8^{\circ}\text{C}$ and $45.6 \pm 0.7^{\circ}\text{C}$ and there is a 19°C zone for normal activity.

Key-words : *Agama impalearis*. Daily activity. Behavioural thermoregulation. Basking. Seasonal variation. Thermal tolerance.

I. INTRODUCTION

Depuis plus d'un demi-siècle, et suite à la découverte de la thermorégulation comportementale chez les lézards déserticoles (Cowles & Bogert 1944), les études sur les interactions thermiques entre les organismes et leur milieu se sont sans cesse multipliées et constituent actuellement l'un des principaux thèmes de recherche en herpétologie. De nombreux travaux (e.g., Cogger 1974, Huey *et al.* 1977, Van Damme *et al.* 1987, Bauwens *et al.* 1990,

Brana 1991, Smith & Ballinger 1995) ont par la suite montré que la plupart des lézards diurnes, soumis à différentes conditions du milieu, sont capables de maintenir leur température corporelle dans d'étroites limites au cours des différentes périodes d'activité. La plupart des travaux ont porté sur des espèces des zones néotropicales et tempérées chaudes, étudiées le plus souvent à la période estivale (Avery 1982 pour revue). Ainsi, nos connaissances sur la nature et la flexibilité des réactions thermorégulatrices aux fluctuations saisonnières du climat et des conditions météorologiques restent encore limitées, en particulier chez les lézards des zones arides (Licht *et al.* 1966, Huey *et al.* 1977, Vernet *et al.* 1988, McMillen *et al.* 1989, Christian & Bedford 1995). D'une manière générale, l'acclimatation physiologique à la variabilité thermique du milieu (Christian *et al.* 1983, Lillywhite 1987) ou le maintien d'une température interne relativement constante par ajustement du comportement thermorégulateur (Huey & Slatkin 1976, Stevenson 1985, Bartholomew 1982, Lillywhite 1987, Grant & Dunham 1988, Hertz 1992), représentent les deux grandes stratégies thermorégulatrices chez les animaux ectothermes.

D'un point de vue pratique, la température corporelle moyenne, déterminée à partir des mesures individuelles de la température cloacale d'animaux actifs, constitue habituellement un moyen classique d'évaluation des caractéristiques thermobiologiques d'une espèce (Hertz *et al.* 1993 pour revue). Cependant, les températures cloacales chez une même espèce dans un milieu donné, sont souvent sujettes à de grandes fluctuations liées à l'acclimatation saisonnière, l'habitat, la taille ou le sexe (e.g., Patterson et Davies 1978, Bowker 1986, Van Damme *et al.* 1986). De fait, la température corporelle, à elle seule, ne constitue pas toujours un moyen suffisant pour la compréhension des modalités de thermorégulation dans les conditions naturelles. En conséquence, il est généralement nécessaire d'acquérir des informations sur les conditions thermiques du milieu ainsi que sur le comportement et les diverses activités impliquées dans la thermorégulation (Huey 1982).

Contrairement à d'autres agamidés d'Afrique du Nord (Grenot 1967, Bradshaw *et al.* 1976, Vernet *et al.* 1988), on ne dispose pas de données relatives à la thermorégulation chez l'agame de Bibron, *Agama impalearis*. Seules quelques observations sur l'activité et le comportement thermorégulateur de cette espèce ont été effectuées par Saint Girons et Saint Girons (1956) et Bons (1968). L'objectif du présent travail est d'étudier plus en détail ces différents aspects en considérant leurs variations saisonnières en relation avec les fluctuations des conditions thermiques du milieu chez une population de cette espèce en zone aride. Une étude complémentaire sur les préférences et les tolérances thermiques a été réalisée sur des individus adultes au laboratoire.

II. MATERIEL ET METHODES

A. Espèce étudiée

A. impalearis est un saurien diurne de taille moyenne (longueur museau-cloaque et masse corporelle moyennes de l'adulte respectivement de 110 mm et 57 g) endémique d'Afrique du Nord (Moody 1980, Schleich *et al.* 1996). Il s'agit du lézard le plus caractéristique de cette région et est fréquemment observé en raison de ses moeurs héliophiles et de la brillante livrée nuptiale des individus des deux sexes (Bons 1968). Son régime alimentaire est composé essentiellement d'insectes (Capel-Williams & Pratten 1978, Znari & El Mouden 1997b). Le rythme annuel est habituellement marqué par une diapause hivernale. La période des accouplements s'étend d'avril à juillet et les pontes sont produites entre la mi-mai et début septembre. Les premiers nouveaux-nés apparaissent dès le début-juillet (Znari & El Mouden 1997a). Trois classes d'âge peuvent être distinguées (El Mouden *et al.* 1997):

- Les "juvéniles" comprenant aussi bien les jeunes nés dans le courant de la saison d'activité et âgés de 0 à 4 mois, que ceux ayant déjà passé leur premier hiver, d'âge compris entre 5 et 8 mois. La longueur museau-cloaque (LMC) est inférieure à 75 mm.

- les "subadultes" âgés de 8 à 11 mois à la fin de leur premier printemps (mai-juin) et dont la LMC varie entre un minimum de 75 mm et un maximum inférieur à la taille minimale à la maturité sexuelle (LMC = 91 et 88 mm respectivement chez les mâles et les femelles).

- Les "adultes", avec une LMC au moins égale à la taille minimale à la maturité sexuelle, en sont au moins à leur deuxième saison d'activité et âgés d'un an et plus. Le dimorphisme sexuel est plus marqué par les différences de coloration et de taille ainsi que par la présence de pores pré-anaux chez les mâles (Znari & El Mouden 1997a).

B. Milieu d'étude

Le site d'étude est localisé sur le versant sud des Jbilets centrales (Maroc occidental) à environ 25 km au nord de Marrakech (31°37'N, 8°02'W, 580 m d'altitude). Le climat de la région est de type aride avec une pluviométrie annuelle moyenne d'environ 240 mm (Le Houérou 1989). Les températures présentent d'importantes variations saisonnières avec les moyennes mensuelles des minima à 3,9°C et les moyennes mensuelles des maxima à 38,9°C (Emberger 1933, Le Houérou 1989). La zone d'étude est caractérisée par des crêtes et des collines rocheuses (schistes) entrecoupées de plateaux pierreux et de lits d'oueds sablonneux secs. Le couvert végétal, de type steppique, est dominé par des touffes de jujubier, *Ziziphus lotus* avec par endroits du rétam, *Retama monosperma*, et du gommier, *Acacia gummifera*.

C. Etude sur le terrain

La présente étude a été effectuée entre mars et octobre durant deux années consécutives 1993 et 1994 sur 979 agames (dont 509 observés puis capturés et 470 observés seulement). Chaque individu a été capturé à la main ou avec une

baguette munie d'un noeud coulant et sa LMC a été mesurée à 0,1 mm près. La température corporelle (cloacale), T_c , a été mesurée, à 0,2°C près, à l'aide d'un thermomètre à lecture rapide de type Schultheis dans les 10 premières secondes suivant la capture. Les températures de l'air T_a (à environ 1 m au-dessus du sol) et du substratum T_s ont été prises au moment et à l'endroit exact de la capture de chaque spécimen à l'aide du même thermomètre Schultheis et à l'abri des radiations solaires.

Afin d'évaluer les rythmes d'activité journalière, nous avons noté le nombre de lézards actifs observés au cours de la journée à différentes saisons. Nous avons également considéré le nombre d'individus immobiles à l'ombre et ceux exposés au soleil, sur un rocher ou au sol. Par ailleurs, des observations sur le comportement thermorégulateur ont été effectuées entre mars et juin 1994 sur quelques agames adultes marqués individuellement en adoptant le système de codage de couleurs utilisé sur *Agama agama* par Harris (1964). Quelques observations supplémentaires ont été effectuées en périodes pré-hivernale et hivernale.

D. Préférendum thermique et réponses aux températures extrêmes

La température préférée ou "thermopréférendum" (TP) a été déterminée sur des individus adultes (12 mâles et 8 femelles capturés au mois d'août 1996) préalablement acclimatés aux conditions du laboratoire (température de maintenance: 25°C-33°C, photopériode: 12L/12D) durant 6 à 8 semaines. Chaque animal est placé dans un couloir à gradient thermique à fond métallique incrusté de sable ($L = 200$ cm; $l = 25$ cm et $h = 40$ cm). Le couloir, placé dans une chambre dont la température est maintenue à 15°C, est chauffé par en dessous par les radiations émises par une série d'ampoules incandescentes dont deux de 150 W concentrées vers une extrémité et une de 100 W placée près du centre du couloir assurant ainsi un gradient thermique continu (15°C - 45°C). L'éclairage est assuré de façon uniforme par un tube fluorescent placé le long du couloir. Après une période de quatre heures et toutes les deux heures, de 12h à 20h (fin de la phase claire), l'animal est capturé au noeud coulant et sa température cloacale est immédiatement mesurée (précision 0,1°C) à l'aide d'un thermocouple (OMEGA HH 21). Après chaque mesure, l'animal est aussitôt remis dans le couloir à gradient thermique à l'endroit exact de sa capture. Le thermopréférendum correspond à la moyenne des cinq mesures de température cloacale.

La tolérance thermique a été testée suivant le protocole décrit par Brown (1996). La tolérance au froid a été déterminée en mettant l'animal dans une boîte en plastique transparente placée dans une glacière contenant de la glace pilée. La boîte contenant l'animal est périodiquement retirée puis renversée afin de vérifier l'état de l'animal qui s'y trouve. On détermine alors la température critique minimale (TCMin) et la température létale inférieure (TL inf). L'évaluation de TCMin a été réalisée deux fois sur chaque individu ; au début et à la fin de l'expérience à un intervalle de trois semaines. La température cloacale initiale à l'exposition est de 23°C.

Les réactions aux hautes températures ont été évaluées 1 à 2 jours après la détermination de TCMin finale pour chaque individu. Les animaux (température cloacale initiale = 33°C) sont introduits individuellement dans une boîte en plastique transparente placée dans un container-support immergé dans un bain-marie chauffé à 55°C. L'animal est observé de façon continue durant toute la durée de l'expérience. Les paramètres suivants ont été déterminés: (1) Le maximum volontairement toléré (MaxVT), (2) le seuil de halètement (SH), (3) la température critique maximale (TCMax) et 4) la température létale supérieure (TL sup). Les divers niveaux de l'échelle thermique ont été déterminés entre 15h et 18h afin d'éviter les effets éventuels des fluctuations journalières (Spellerberg & Hoffman 1972).

E. Analyse statistique

Toutes les valeurs moyennes sont affectées de leur déviation standard (DS). Les différences entre les groupes de moyennes sont évaluées soit par des tests *t* de Student, soit par des analyses de variance à un seul critère de classification (ANOVA) suivies de tests de Student-Newman-Keuls, SNK. L'homogénéité des variances des différents groupes considérés a été à chaque fois vérifiée à l'aide du test de Bartlett. Les différences entre les pentes des régressions linéaires sont testées à l'aide d'analyses de covariance (ANCOVA). Les proportions ont été comparées à l'aide de tests χ^2 . Les corrélations entre les moyennes ont été évaluées par le test de rang de Spearman (r_s). Le seuil de signification statistique est de 0,05.

III. RESULTATS

1. Activité

L'activité journalière d'*A. impalearis* est largement dépendante des conditions météorologiques, notamment du degré d'insolation. Par les journées à temps variable (fin hiver-début printemps ou fin été-début automne), les lézards réagissent aux périodes nuageuses prolongées par le retrait dans un refuge. Cependant, ils reprennent assez rapidement une activité plus ou moins abrégée lorsque le soleil réapparaît. D'une manière générale, les lézards n'émergent pas par temps couvert, frais ou encore très venté.

Il existe des différences très marquées dans l'activité entre les sexes et entre les classes d'âge. Contrairement aux adultes, les juvéniles sont plus ou moins actifs durant toutes l'année et en toutes circonstances. Durant les mois d'avril et mai, les mâles adultes font leur apparition matinale plus tôt et sont plus fréquemment observés que les autres groupes. Les mâles adultes très âgés (3-4 ans) ainsi que la plupart des femelles rentrent plus tôt en hivernage dès la fin octobre-début novembre alors que les mâles adultes ne disparaissent manifestement qu'à partir de la mi-novembre.

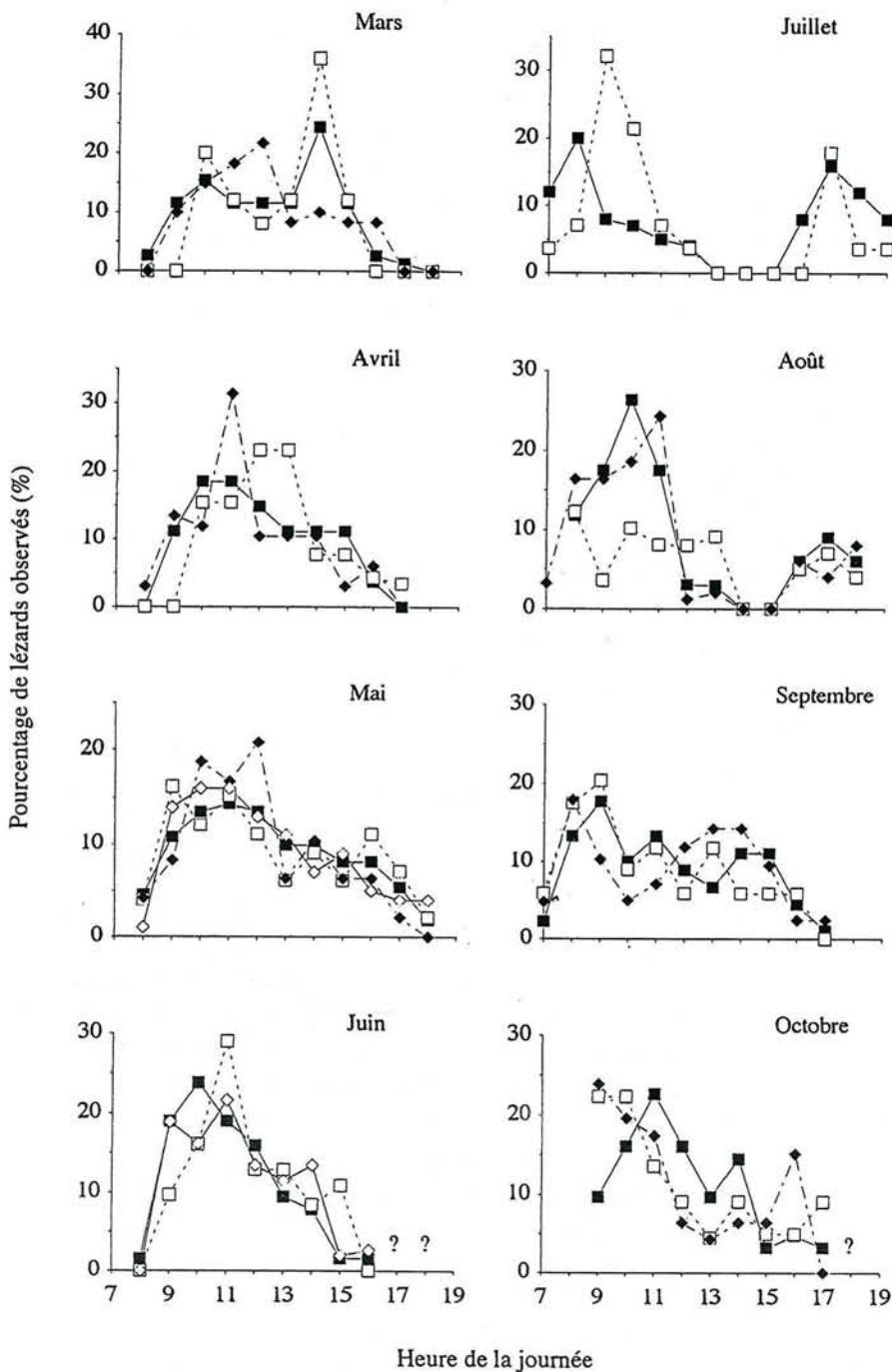


Figure 1 : Pourcentages d'individus observés par tranche horaire à différentes périodes de la journée au cours des mois d'activité d'*Agama impalearis*. Adultes: mâles (carreaux pleins), femelles (carreaux vides), subadultes (losanges vides), juvéniles (losanges pleins)

Les variations saisonnières des rythmes d'activité journalière sont illustrées dans la figure 1. D'une manière globale, et à l'exception des mois de juillet et août, l'activité journalière est continue de l'émergence matinale au retrait vespéral. L'activité maximale des adultes est observée aux alentours de 12-14h au mois de mars et tend à se décaler progressivement vers le milieu de la matinée en avril, mai et juin. En revanche, en juillet et août, les lézards présentent une activité bimodale très nette ; ils se retirent dans leur abris en milieu de journée (13-16h). Au cours de cette période de l'année, l'activité est en effet limitée aux premières heures matinales et en fin d'après-midi avec toutefois un maximum au milieu de la matinée. Aux mois de septembre et octobre, ce biphasisme disparaît et l'activité redevient continue. Les temps d'émergence et du retrait sont très variables. En général, durant la période estivale (juillet-août) l'émergence matinale a lieu plus tôt qu'aux périodes les plus fraîches de la saison d'activité. On note qu'au mois de juillet, les femelles adultes sont apparemment moins actives que les mâles durant la matinée.

Les fréquences d'exposition au soleil et du retrait à l'ombre chez les animaux des différentes classes d'âge/sexe sont présentées dans le tableau I. Globalement, et par rapport aux femelles, aux sub-adultes et aux juvéniles, les bains de soleil sont plus fréquents chez les mâles adultes. Les expositions au soleil ont lieu essentiellement sur le sol et à l'exception des mois de juin et octobre, ce sont toujours les mâles qui se perchent sur les rochers en plus grande proportion. En revanche, les juvéniles ne s'exposent presque pas ou en très faible proportion sur les rochers. Au mois de mars la différence par rapport aux adultes est très significative ($\chi^2 = 56,73$; $P < 0,0001$). Les femelles également se montrent moins sur les rochers que les mâles, particulièrement en avril-mai et en août.

2. Variation saisonnière de la température corporelle en milieu naturel

Dans le tableau II sont consignées les valeurs moyennes mensuelles des T_c , T_a et T_s . La température moyenne des lézards actifs sur le terrain, toutes classes d'âge et saisons confondues, est de $32,6 \pm 4,4^\circ\text{C}$ ($n = 509$, étendue : $19 - 42,8^\circ\text{C}$). En dehors des subadultes qui n'apparaissent qu'en mai et juin et dont les T_c moyennes mensuelles ne sont pas significativement différentes ($t = 1,27$; $dl = 89$; $P = 0,206$), il existe des variations saisonnières hautement significatives chez les trois autres groupes de lézards (ANOVA, toutes les valeurs de $P < 0,0001$). Ainsi, chez les mâles et chez les femelles adultes, la T_c moyenne est significativement plus faibles durant les mois de mars-avril et septembre-octobre (Test SNK, $P < 0,05$). Quant aux juvéniles, la T_c moyenne est significativement plus élevée en avril et mai (Test SNK, $P < 0,05$). A l'exception du mois de mars où les juvéniles choisissent des températures significativement plus faibles par rapport à celles des adultes (ANOVA, $F(2,60) = 8,33$; $P = 0,0006$), il n'existe aucune différence significative entre les diverses classes d'âge/sexe durant les autres mois (ANOVA, $P > 0,05$). Les T_c moyennes mensuelles sont en corrélation aussi bien avec les T_a ($r_s = 0,80$;

Tableau I: Fréquences d'exposition au soleil et d'utilisation du substrat chez les différentes classes d'âge / sexe d'*Agama impalearis*.

	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Aout	Septembre	Octobre
Mâles ($\chi^2 = 37,4; P < 0,001$)								
Exposés au soleil: - sur rocher	0.21	0.14	0.23	0.07	0.15	0.22	0.22	0.09
- au sol	0.31	0.46	0.53	0.65	0.70	0.43	0.49	0.72
A l'ombre	0.48	0.40	0.24	0.28	0.15	0.35	0.29	0.19
Femelles ($\chi^2 = 18,1; P > 0,05$)								
Exposés au soleil: - sur rocher	0.17	0.06	0.08	0.07	0.11	0.06	0.12	0.13
- au sol	0.25	0.31	0.43	0.72	0.64	0.56	0.59	0.56
A l'ombre	0.58	0.63	0.49	0.21	0.25	0.38	0.29	0.31
Juvéniles/Subadultes ($\chi^2 = 42,9; P < 0,001$)								
Exposés au soleil: - sur rocher	-	0.07	0.11	0.09	-	-	0.05	-
- au sol	0.27	0.35	0.48	0.63	-	0.67	0.52	0.71
A l'ombre	0.73	0.58	0.41	0.22	-	0.33	0.43	0.29
Population totale								
Exposés au soleil: - sur rocher	0.12	0.09	0.15	0.07	0.13	0.11	0.12	0.06
- au sol	0.31	0.38	0.49	0.66	0.68	0.54	0.52	0.69
A l'ombre	0.57	0.53	0.36	0.27	0.19	0.35	0.36	0.25
Nombre total de lézards	108	115	247	118	66	52	106	101

Tableau II : Valeurs moyennes mensuelles (\pm DS) des températures corporelles (Tc), de l'air (Ta) et du substratum (Ts) chez *Agama impalearis* en milieu naturel. Les valeurs entre parenthèse représentent le minimum et le maximum enregistrés ; n = nombre de mesures de la température.

	n	Tc	Ta	Ts	Tc-Ta	Tc-Ts
Adultes mâles						
mars	24	33,3 \pm 5,5 (19,0-39,7)	24,9 \pm 3,1	29,6 \pm 6,7	8,4	3,7
avril	8	33,4 \pm 2,5 (28,1-35,9)	23,9 \pm 2,4	30,9 \pm 4,0	9,5	2,5
mai	48	34,2 \pm 4,5 (21,7-40,9)	24,9 \pm 4,3	32,8 \pm 6,6	9,3	1,4
juin	36	34,7 \pm 3,4 (24,7-39,7)	26,2 \pm 5,0	32,4 \pm 4,6	8,7	2,3
juillet	6	33,7 \pm 2,3 (30,5-37,0)	29,8 \pm 3,6	32,1 \pm 4,4	3,9	1,6
août	13	34,9 \pm 2,6 (31,6-40,5)	27,9 \pm 3,3	34,5 \pm 6,8	7,0	0,4
septembre	20	30,3 \pm 3,3 (23,0-35,0)	22,1 \pm 2,9	28,1 \pm 4,1	8,0	2,2
octobre	38	31,9 \pm 3,5 (22,8-37,0)	23,3 \pm 3,1	29,3 \pm 4,9	8,6	2,6
Adultes femelles						
mars	7	33,3 \pm 3,8 (26,3-37,1)	24,8 \pm 1,9	27,2 \pm 4,5	8,5	6,1
avril	7	33,6 \pm 2,6 (31,0-38,0)	23,6 \pm 1,9	31,3 \pm 5,1	10,1	2,3
mai	31	33,8 \pm 3,8 (24,7-40,6)	25,1 \pm 4,1	32,3 \pm 6,2	8,7	1,5
juin	17	35,5 \pm 1,8 (32,5-39,0)	26,4 \pm 3,3	33,4 \pm 4,8	9,3	2,1
juillet	9	36,2 \pm 2,1 (33,7-40,0)	30,1 \pm 3,4	32,3 \pm 3,6	6,2	3,9
août	8	32,8 \pm 2,0 (29,1-35,8)	27,4 \pm 4,1	32,5 \pm 5,2	5,4	0,3
septembre	11	30,2 \pm 3,3 (23,4-35,5)	22,4 \pm 3,9	27,8 \pm 4,2	7,6	2,4
octobre	14	31,6 \pm 2,8 (26,3-36,1)	23,5 \pm 2,3	28,2 \pm 4,4	8,1	3,4
Subadultes						
mai	76	32,7 \pm 4,5 (20,8-40,8)	24,4 \pm 3,7	31,8 \pm 6,8	8,3	0,9
juin	15	34,2 \pm 3,1 (27,6-39,2)	26,7 \pm 3,0	33,1 \pm 4,9	7,5	1,1
Juvéniles						
mars	32	27,4 \pm 6,1 (19,5-37,3)	21,0 \pm 4,3	21,8 \pm 6,0	6,4	5,6
avril	30	31,9 \pm 4,6 (19,8-39,3)	22,2 \pm 3,2	31,5 \pm 7,7	9,7	0,4
mai	23	32,7 \pm 2,5 (26,0-36,3)	23,9 \pm 3,2	32,1 \pm 4,9	8,9	0,6
août	9	31,8 \pm 2,8 (27,2-35,6)	27,3 \pm 1,1	31,4 \pm 4,2	4,5	0,4
septembre	17	29,4 \pm 3,5 (20,6-35,3)	23,9 \pm 2,7	28,7 \pm 4,2	5,5	0,7
octobre	10	30,8 \pm 4,0 (25,5-36,5)	22,6 \pm 3,9	27,5 \pm 4,0	8,2	3,3

$P < 0,01$; corrélation combinée pour tous les groupes) qu'avec les T_s moyennes mensuelles ($r_s = 0,86$; $P < 0,001$; corrélation combinée pour tous les groupes). En revanche, les écarts moyens mensuels entre T_c et T_a et entre T_c et T_s pour un groupe de lézards donné ne montrent aucune corrélation de rang respectivement avec T_a et T_s moyennes ($P > 0,05$). Ceci est dû aux écarts relativement faibles entre les valeurs moyennes mensuelles des températures du milieu (T_a et T_s).

3. Précision de la thermorégulation

Il existe des corrélations significatives entre les T_c et les températures environnantes (T_a ou T_s) chez les différentes classes d'âge/sexes et au cours des différents mois de la période d'étude (toutes les valeurs de $P < 0,001$) (fig. 2). Cependant, les pentes et les ordonnées à l'origine des droites de régression ne présentent pas de différences significatives entre les différents groupes d'âge/sexes au sein de chaque mois (ANCOVA, toutes les valeurs de $P > 0,05$).

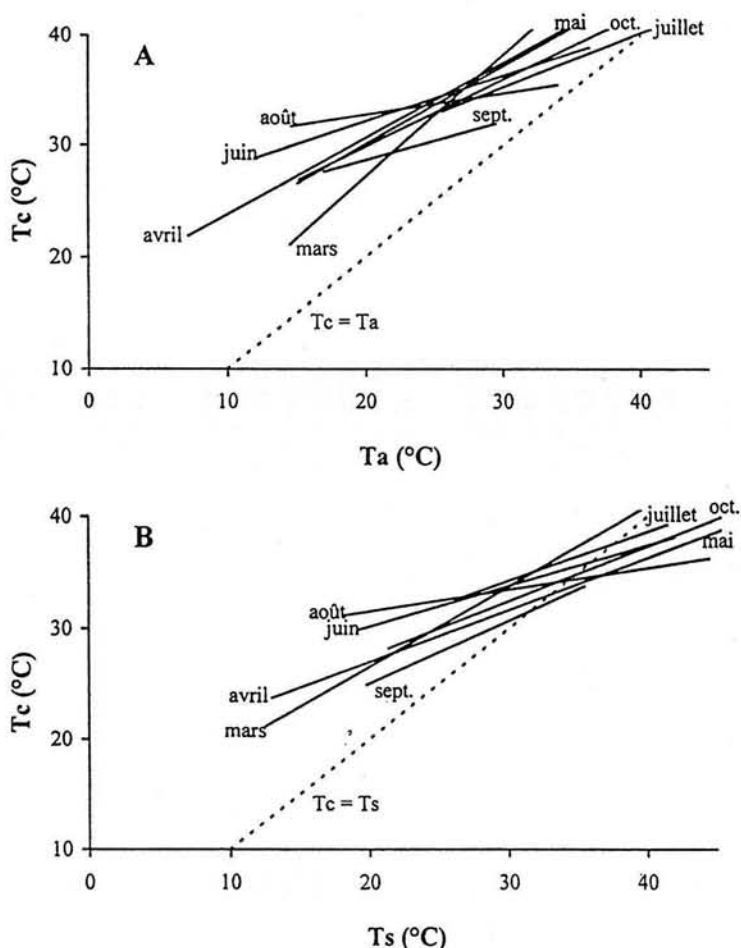


Figure 2 : Régressions linéaires des températures corporelles, T_c , en fonction des températures correspondantes de l'air, T_a (A) et de celles du substratum, T_s (B) au cours des différents mois d'activité d'*Agama impalearis*.

Par conséquent, dans toutes les analyses statistiques qui ont suivi, toutes les valeurs obtenues ont été regroupées. Des différences hautement significatives entre les pentes et les ordonnées à l'origine des droites de régression mensuelles de T_c en fonction de T_a ou de T_s ont été obtenues (ANCOVA, $P < 0,001$; dans les deux cas). Ceci suggère l'existence d'une variation saisonnière dans les capacités thermorégulatrices chez *A. impalearis*. Les pentes des droites de régression sont élevées au mois de mars, diminuent progressivement pour atteindre leurs valeurs minimales au mois d'août puis réaugmentent en septembre-octobre. Les ordonnées à l'origine suivent évidemment une évolution inverse. Les agames manifestent des capacités thermorégulatrices de plus en plus élevées durant les mois les plus chauds, notamment au mois d'août où ils maintiennent une température corporelle élevée, peu variable et proche du thermopréféréndum. En revanche, au mois de mars, la T_c varie plus ou moins directement avec la température environnante mais les lézards arrivent toujours à maintenir un certain écart thermique bien que ce dernier soit beaucoup plus faible qu'en période estivale.

4. Thermopréféréndum et réponses aux températures extrêmes en laboratoire

Le thermopréféréndum ainsi que la sensibilité thermique chez les agames adultes ne sont affectés ni par le sexe (test t , $P > 0,05$ pour tous les paramètres considérés) ni par la taille des individus ($P > 0,05$). Les valeurs obtenues pour les individus des deux sexes sont ainsi regroupées. La figure 3 illustre l'échelle thermique d'*A. impalearis*. Le minimum volontairement toléré est de $22,6^{\circ}\text{C}$; valeur enregistrée au début de la période printanière et correspondant à la plus basse température interne des lézards capturés en début de matinée au seuil de leurs terriers. Ainsi, dans la zone de température d'activité normale, l'écart entre le minimum et le maximum volontairement tolérés est de 19°C .

IV. DISCUSSION

Comme la plupart des espèces de lézards diurnes (e.g., Grenot 1967, Bradshaw & Main 1968, Cogger 1974, Huey *et al.* 1977, Hertz & Nevo 1981, Al-Johany 1995), les agamidés présentent une thermorégulation typiquement comportementale : par des allées et venues entre les lieux d'exposition au soleil et les abris à l'ombre, ou par des ajustements posturaux ou en régulant les périodes d'activité. De plus, les changements de coloration observés chez cette espèce, *Agama impalearis*, ainsi que des mécanismes physiologiques, non abordés dans ce travail, peuvent être éventuellement impliqués dans les mécanismes de thermorégulation.

L'activité journalière et la T_c moyenne d'*A. impalearis* en milieu naturel montrent d'importantes variations saisonnières. Ces variations se traduisent d'une part, par une activité concentrée au milieu de la journée au début printemps et en automne, d'autre part, par une activité bimodale et des sorties matinales plus précoces avec des retraits de fin d'après-midi plus tardifs en été. Ce rythme d'activité est généralement observé chez les lézards des

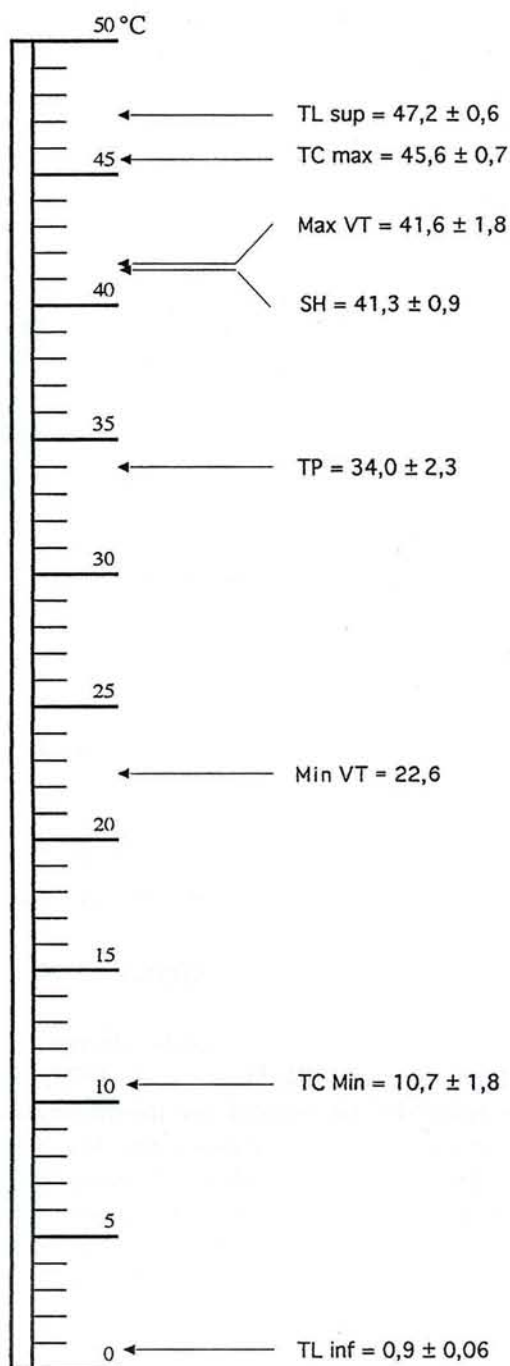


Figure 3 : Echelle thermique d'*Agama impalearis* (TL sup: température létale supérieure; TL inf: température létale inférieure; TP: température préférée; TCMax: température critique maximale; TCMin: température critique minimale; Max VT: maximum volontairement toléré; Min VT: minimum volontairement toléré; SH: seuil de halètement).

régions au climat aride marqué par de hautes températures estivales (e.g., Bradshaw & Main 1968, Huey *et al.* 1977, Grenot & Vernet 1977, Hertz & Nevo 1981). L'activité bimodale observée en été chez divers agamidés (Bradshaw & Main 1968, Cogger 1974, Huey *et al.* 1977, Hertz & Nevo 1981, George 1986), suggère une résistance à la chaleur relativement limitée chez ces espèces par rapport à certains agamidés déserticoles tels que *Trapelus (Agama) savignii* (Hertz & Nevo 1981) et *Diporophora bilineata* (Bradshaw & Main 1968) qui montrent une activité journalière estivale continue.

D'une manière générale, les lézards prennent des bains de soleil plus fréquents lors des périodes de faibles températures ambiantes et regagnent un abri ou leur terrier dès que la température ambiante devient trop élevée (Huey *et al.* 1977, Van Damme *et al.* 1987). Chez *A. impalearis*, et plus particulièrement chez les mâles adultes, l'exposition au soleil est relativement plus importante plutôt en périodes pré-estivale et estivale. En effet, entre mai et juillet, les mâles manifestent une activité reproductrice et territoriale particulièrement importante se traduisant par une plus forte exposition en relation avec leur comportement socio-sexuel. Par ailleurs, le maintien d'une T_c suffisamment élevée, permettrait aux mâles d'accroître leur activité spermatogénétique qui semble être, chez les reptiles, sous l'influence directe de la température (Joly & Saint Girons 1981, Bons & Saint Girons 1982). Les faibles fréquences d'exposition au soleil chez les femelles adultes en avril-mai et en août coïncident avec les deux périodes de gravidité et de ponte des oeufs (Znari & El Mouden 1997).

Les différences entre les T_c moyennes des juvéniles et des adultes, en particulier au mois de mars, peuvent être attribuées à l'effet de la taille corporelle sur la capacité calorique. Par ailleurs, la faible T_c moyenne des juvéniles au début du printemps pourrait résulter du faible pourcentage d'individus exposés au soleil. En effet, les jeunes agames sont observés au sol, le plus souvent à l'ombre sous les pierres. Ceci suppose que ces jeunes investissent moins de temps dans le comportement thermorégulateur disposant ainsi de périodes plus longues pour la quête de nourriture, ce qui leur confère un avantage pour leur croissance. Cette dernière, particulièrement importante au printemps chez les jeunes d'*A. impalearis* (El Mouden *et al.* 1997), leur permettrait d'atteindre une taille corporelle proche de celle des adultes et d'acquérir rapidement leur maturité sexuelle au bout d'une année (Znari & El Mouden 1997). Dans le cas des jeunes qui éclosent en été-début automne, leur température corporelle moyenne ne diffère pas de celles des adultes probablement en raison des conditions thermiques plus favorables qui règnent en cette période et des changements du rythme d'activité chez les adultes à la fin et après la période de reproduction.

La pente des droites de régression T_c/T_a ne suffit pas à elle seule pour distinguer les différentes stratégies de thermorégulation (Van Damme *et al.* 1987) et l'on doit aussi prendre en considération l'ordonnée à l'origine. Cette dernière est de 0 chez un animal thermoconformiste ($T_c=T_a$ ou T_s) mais elle est supérieure à 0 lorsque les lézards régulent leur température interne autour d'un

niveau maximum ($T_c > T_a$ ou T_s). Dans le cas d'*A. impalearis*, au mois de mars, les pentes de régression sont peu différentes de 1 indiquant que la température interne des lézards subit l'influence de celle du milieu. Toutefois, les ordonnées à l'origine étant nettement supérieures à 0, les lézards ne se comportent pas comme de véritables thermoconformistes mais maintiennent un écart thermique par rapport au milieu en s'exposant aux radiations solaires directes. En période estivale et plus particulièrement au mois d'août, la thermorégulation devient beaucoup plus précise comme l'indiquent les faibles valeurs de la pente des droites de régression. Outre l'amélioration des conditions thermiques du milieu durant cette période, les agames, par leur activité comportementale plus intense (exposition plus fréquente au soleil, restriction de l'activité aux heures les plus favorables de la journée) arrivent à maintenir une T_c relativement élevée et peu variable durant la journée. Les températures moyennes du sol, restant très proches de celle du corps en cette période, suggèrent que l'élévation de la température interne est due, en plus de l'absorption des radiations solaires directes, à l'utilisation de la conductibilité du substratum (thigmothermie) comme l'indiquent les forts pourcentages d'animaux en contact avec le sol en été. Par ailleurs, le taux métabolique particulièrement élevé chez *A. impalearis* en été (Znari & Nagy 1997) implique probablement une production endogène de chaleur par thermorégulation physiologique. Durant le reste de la période d'étude, *A. impalearis* montre un degré de précision de thermorégulation intermédiaire similaire à celui déterminé chez différents agamidés du désert de Négev au début de l'été (Hertz & Nevo 1981).

Le préférendum thermique déterminé chez *A. impalearis* au laboratoire se situe dans la gamme des valeurs rapportées chez divers autres agamidés des zones arides et désertiques (Licht *et al.* 1966, Bradshaw & Main 1968, Bruton 1977, Al-Johany 1995). Comme chez la plupart de ces espèces, le thermopréférendum d'*A. impalearis* est relativement plus élevé par rapport à la T_c moyenne d'activité relevée sur le terrain en automne. Ceci suppose qu'en cette période post-reproductive, les agames sont moins aptes à maintenir une T_c au sein de la gamme de leur optimum préférentiel. Par ailleurs, *A. impalearis* peut être qualifié de sténotherme; son activité se manifeste dans une bande thermique de près d'une vingtaine de degrés seulement et en dehors de laquelle sa survie dépend de ses tolérances physiologiques vis-à-vis des conditions extrêmes. La température critique supérieure pour *A. impalearis*, qui est de 45,6°C, est comparable à celle de la plupart des agamidés des zones arides (Hertz & Nevo 1981, Curry-Lindhall 1979). En effet, ils ne sont pas susceptibles d'être exposés à de telles températures dans les conditions naturelles; la plus haute température corporelle mesurée chez les adultes (40,9°C), est environ 4,7°C inférieure à la température critique. Cet écart thermique reste cependant relativement plus faible par rapport à la valeur moyenne pour les lézards diurnes et qui est de 6,4°C (Huey 1982). Le halètement à haute température est un moyen de dissipation de chaleur, mais ce type de comportement, rarement constaté chez les reptiles des zones arides

et désertiques d'une façon générale (Bradshaw & Main 1968, Cogger 1974, Grenot & Vernet 1977, King 1980, Vernet *et al.* 1988) n'a jamais été observé chez *A. impalearis* dans les conditions naturelles au cours de cette étude. Le refroidissement par halètement est en fait très faible par rapport au gain de chaleur par les radiations incidentes (Dawson & Templeton 1963). Le retrait à l'ombre constituerait donc pour notre espèce le moyen d'échappement aux hautes températures avant toute manifestation de ce comportement.

Dans les conditions de faibles températures environnantes, *A. impalearis* peut supporter, sans modifications profondes de son activité, des Tc voisines de 23°C. L'écart de 10°C avec le thermopréferendum est comparable avec celui de l'ensemble des reptiles. Quand le refroidissement est plus important, les agames entrent en latence avant d'atteindre le minimum critique qui se situe à un écart d'environ 12°C par rapport au minimum volontairement toléré. La Tc minimale relevée sur le terrain durant la journée n'a jamais été en dessous du minimum critique même chez certains adultes trouvés engourdis en plein hiver (données non incluses). En cette période d'hivernage, les Tc relevées sont en général bien en dessous du minimum volontairement toléré éliminant toute manifestation d'activité. Ainsi, la plus basse Tc, relevée chez une femelle adulte au mois de janvier, était de 11,8°C avec une température de l'air de 13°C. Ces conditions thermiques sont comparables à celles de l'entrée en hivernage (Ta < 16-17°C) déterminées chez *Laudakia (Agama) stellio* (Loumbourdis 1985), espèce étroitement apparentée à *A. impalearis*.

En conclusion, nous pensons que la présente étude illustre la nécessité de prendre en considération, comme l'avait signalé Huey (1982), le comportement, la température corporelle et les conditions du milieu pour une analyse compréhensive de la thermorégulation. Toutefois, les variations saisonnières des réponses thermorégulatrices observées chez *A. impalearis* suggèrent des modifications au niveau de la sensibilité thermique de ses performances physiologiques. Des investigations supplémentaires en vue de tester cette prédiction seraient d'un grand intérêt.

Remerciements - Nous remercions vivement Messieurs H. Benfaïda et E. Boujoudi pour leur aide efficace sur le terrain ainsi que Monsieur E. Zaoui pour son assistance dans la préparation des illustrations.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Al-Johany A. M. 1995 - The ecology of *Agama yemenesis* Klausewitz (Lacertilia: Agamidae) in south-western Arabia. *Journal of Arid Environments*, 29 : 495-503.
- Avery R. A. 1982 - Field studies of body temperatures and thermoregulation. In: *Biology of Reptilia*. Gans C. & Pough F. H. (eds.), Vol. 12. pp. 93-166. Academic Press, London.
- Bartholomew G.A. 1982 - Physiological control of body temperature. In *Biology of the Reptilia*. Gans C & Pough F.H. (eds). Vol. 12. pp. 167-211. Physiology C. Physiological ecology. Academic Press, New-York.
- Bauwens D., Castilla A.M. & Van Damme Verheyen R. 1990 - Field temperatures and thermoregulatory behavior of the high altitude lizard, *Lacerta bedriagae*. *J. Herpetol.*, 24(1) : 88-91.

Bons J. 1968 - Comportement d'*Agama bibroni* A. Dum. 1851 (Sauria) durant la période de reproduction. *Bull. Soc. Sc. nat. phys. Maroc*, 48(3-4) : 93-99.

Bons J. & Saint Girons H. 1982 - Le cycle sexuel des reptiles males au Maroc et ses rapports avec la répartition géographique et le climat. *Bull. Soc. Zool. France*, 107 : 71-86.

Bowker R.G. 1986. Patterns of thermoregulation in *Podarcis hispanica* (Lacertilia: Lacertidae). In *Studies in Herpetology*. Rocek Z. (ed). pp. 621-626. Prague.

Bradshaw S. D., Bradshaw J. & Lachiver F. 1976 - Quelques observations sur l'écophysiologie d'*Agama mutabilis* Merrem, dans le Sud Tunisien. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, D282 : 93-96

Bradshaw S. D. & Main A. R. 1968 - Behavioural attitudes and regulation of temperature in *Amphibolurus* lizards. *J. Zool.*, London, 154 : 193-221.

Brana F. 1991 - Summer activity patterns and thermoregulation in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Herpetol. J.*, 1 : 544-549.

Brown R.P. 1996. Thermal biology of the Gekko *Tarentola boettgeri*: comparisons among populations from different elevations within Gran Canaria. *Herpetologica*, 52 (3) : 396-405.

Bruton M.N. 1977 - Feeding, social behaviour and temperature preferences in *Agama atra* Daudin (Reptilia, Agamidae). *Zoologica Africana*, 12 (1) : 183-199.

Capel-Williams G. & Pratten D. 1978 - The diet of adult and juvenile *Agama bibroni* (Reptilia: Lacertae) and a study of a jaw mechanisms in the age groups. *J. Zool.*, (London), 1985 : 309-318.

Christian K. A. & Bedford G. 1995 - Seasonal changes in thermoregulation by the frillneck lizard, *Chlamydosaurus kingii*, in tropical Australia. *Ecology*, 76, 1 : 124-132.

Christian K. A., Tracy C. R. & Porter W. P. 1983 - Seasonal shifts in body temperature and use of microhabitats by Galapagos land iguanas (*Conolophus pallidus*). *Ecology*. 64 : 463-468.

Cogger H. G. 1974 - Thermal relations of the mallee dragon *Amphibolurus fordi* (Lacertilia: Agamidae). *Austr. J. Zool.*, 22 : 319-339.

Cowles R. B. & Bogert C. M. 1944 - A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 83 : 261-296.

Curry-Lindahl K. 1979 - Thermal ecology of the tree agama (*Agama atricollis*) in Zaire with a review of heat tolerance in reptiles. *J. Zool.*, London, 188 : 185-220.

Dawson W.R. & Templeton J.R. 1963 - Physiological responses to temperature to the lizard *Crotaphytus collaris*. *Physiol. Zool.*, 36 : 219-236.

El Mouden E., Francillon-Vieillot, H., Castanet J. & Znari M. 1997 - Âge individuel, maturité, croissance et longévité chez l'agamidé nord-africain, *Agama impalearis* Boettger, 1874, étudiés à l'aide de la squeletteochronologie. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, Paris, 13e Série, 18 (2) : 63-70.

Emberger L. 1933 - Nouvelle contribution à l'étude de la classification des groupements végétaux. *Rev. Gén. Bot.*, 45 : 473-486.

George W. 1986)- The thermal niche: desert sand and desert rock. *Journal of Arid. Environments*, 10 : 213-224.

Grant B.W. & Dunham A.E. 1988 - Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizards *Sceloporus merriami*. *Ecology*, 69 : 167-176.

Grenot C. 1967. - Observations physio-écologiques sur la régulation thermique chez le lézard Agamidé *Uromastix acanthinurus* Bell., *Bull. Soc. Zool. France*, 92 : 51-66.

Grenot C. & Vernet R. 1977 - Rythme d'activité et régulation thermique chez deux lézards sahariens *Uromastix acanthinurus* Bell et *Varanus griseus* Daud. *Bulletin de la Société d'Ecophysiologie*, 2 : 54-57.

Harris V. A. 1964 - Life of the Rainbow lizard. Hutchinson Tropical Monographs. London. 174 p.

Hertz P. E. 1992. Temperature regulation in Puerto Rican Anolis lizards: a field test using null hypotheses. *Ecology* 73 : 1405-1417.

Hertz P. E. & Nevo E. 1981 - Thermal biology of four israeli agamid lizards in early summer. *Israel Journal of Zoology*, 30 : 190-210.

Hertz P. E., Huey R. B. & Stevenson R. D. 1993 - Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *Am. Nat.*, 142 : 796-818.

Huey R. B. 1982 - Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In *Biology of Reptilia*. Gans, C. & Pough, F. H., (éds). Vol. 12 (Physiological Ecology). pp. 93-166. Academic Press, London.

Huey R. B. & Slatkin M. 1976 - Costs and benefits of lizard thermoregulation. *Q. Rev. Biol.*, 51 : 363-384.

Huey R. B., Pianka E. R. & Hoffman J. A. 1977 - Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology*, 58 : 1066-1075.

Joly J. & Saint Girons H. 1981 - Influence de la température sur la vitesse de la spermatogenèse de *Lacerta vivipara* et comparaison avec *Lacerta muralis* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Soc. Zool.*, France, 106 : 337-340.

King D. 1980. - The thermal biology of free-living goannas (*Varanus gouldii*) in southern Australia. *Copeia*, 1980 : 755-767.

Le Houérou H. 1989 - Classification éoclimatique des zones arides (s. l.) de l'Afrique du Nord. *Ecologia Mediterranea*, 15 : 95-144.

Licht P., Dawson W.R., Shoemaker V.H. & Main A.R. 1966 - Observations on thermal relations of western australian lizards. *Copeia*, 1966 : 97-110.

Lillywhite H.B. 1987 - Temperature, energetics, and physiological ecology. In *Snakes: ecology and evolutionary biology*. Siegel R.A., Collins J.T. & Novak S.S. (eds). Pp. 422-477. MacMillen, New York.

Lombourdis N.S. 1985 - Hibernation of the lizard *Agama stellio stellio* in northern Greece. *Israel Journal of Zoology*, 33 : 79-83.

MacMillen R.E., Augee M.L. & Ellis B.A. 1989 - Thermal ecology and diet of some xerophilous lizards from western New South Wales. *Journal of Arid Environments*, 16 : 193-201.

Moody S.M. 1980 - Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia: Lacertilia). Unpubl. Doctoral Dissertation, University of Michigan.

Patterson J.W. & Davies P.M.C. 1978. - Preferred body temperature: seasonal and sexual differences in the lizard *Lacerta vivipara*. *J. Therm. Biol.*, 3 : 39-41.

Saint Girons H. & Saint Girons M.C. 1956 - Cycle d'activité et thermorégulation chez les reptiles (lézards et serpents). *Vie et Milieu*, 107 : 133-226.

Schleich H.H., Kastle W. & Kabisch K. 1996 - Amphibians and Reptiles of North Africa. *Biology, Systematics, Field guide*. p. 625. Koeltz Scientific Books Ed., Koenigstein, Germany.

Spellerberg I. F. & Hoffman K. 1972 - Circadian rythm in lizard critical minimum temperature. *Naturewissenschaften*, 59 : 517-518.

Smith G.R. & Ballinger R.E. 1995 - Temperature relationships of *Urosaurus ornatus* in desert and low-altitude montane populations in southwestern U.S.A. *J. Herpetol.*, 29 : 126-129.

Stevenson R.D. 1985 - The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling for body temperature in terrestrial ectotherms. *American Naturalist*, 126 : 362-386.

Van Damme R., Bauwens D. & Verheyen R. F. 1986 - Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: Variation within and between populations. *J. Therm. Biol.*, 11 : 219-222.

Van Damme R., Bauwens D. & Verheyen R. F. 1987 - Thermoregulatory responses to environmental seasonality by the lizard *Lacerta vivipara*. *Herpetologica* , 43, 4 : 405-415.

Vernet R., Lemire M., Grenot C. & Francz J.M. 1988 - Ecophysiological comparisons between two large Saharan lizards, *Uromastix acanthinurus* (Agamidae) and *Varanus griseus* (Varanidae). *Journal of Arid Environments*, 14 : 187-200.

Znari M. & El Mouden E. 1997a - Sexual dimorphism, reproductive and fat body cycles in Bibron's agama (*Agama impalearis* Boettger, 1874) (Sauria: Agamidae). *Herpetologica*, 53, 4 : 411-422.

Znari M. & El Mouden E. 1997b - Seasonal changes in the diet of adult and juvenile *Agama impalearis* (Lacertilia: Agamidae) in the central Jbilet mountains, Morocco. *Journal of Arid Environments*, 37 (2) : 403-412.

Znari M. & Nagy K.A. 1997 - Field metabolic rate and water flux in free-living Bibron's agama (*Agama impalearis* Boettger, 1874) in Morocco. *Herpetologica*, 53 : 81-88.

Manuscrit accepté le 25 juillet 1998

Etude préliminaire de la réponse ventilatoire à différentes températures de *Testudo hermanni hermanni* (Cheloniens, Testudinidae)

par

Sébastien LONGEPIERRE et Claude GRENOT

Ecole Normale Supérieure, Laboratoire d'écologie, UMR - 7625,
46 rue d'Ulm, 75230 Paris cedex 05 (France)

Résumé - Deux types de mouvements ventilatoires (bucco-pharyngé et thoraco-abdominal) caractérisent la respiration de la tortue d'Hermann (*Testudo hermanni hermanni*). D'une part, la comparaison de la ventilation pulmonaire ($V_{E_{pul}}$) des animaux à 10°C ($818 \pm 479 \mu\text{l min}^{-1}$), 25°C ($1963 \pm 1014 \mu\text{l min}^{-1}$) et 30°C ($1436 \pm 188 \mu\text{l min}^{-1}$), donne des indications concernant le préférendum thermique des animaux (situé entre 25 et 30°C). D'autre part, le volume courant par inspiration des subadultes augmente de façon considérable et significative de 10°C à 30°C (test de Friedman $P=0,0001$, test de Dunn $P<0,05$ pour V_T pulmonaire; Normalité $P=0,052$, test de Friedman $P=0,029$, test de Tukey $P<0,05$ pour V_T bucco-pharyngé). Le volume courant par inspiration pour les subadultes et la fréquence ventilatoire pour les juvéniles semblent être les principaux mécanismes de régulation ventilatoire lorsque la température dépasse la zone de confort thermique de l'animal. Les juvéniles sont également capables de pauses ventilatoires ($38,3 \pm 5,3$ sec.) supérieures à celles des subadultes ($14 \pm 1,6$ sec.) pour des températures basses (test de Mann Whitney $2p<0,0001$, à 10°C) tandis qu'au préférendum thermique aucune différence n'est mise en évidence (Test U de Mann Whitney $p=0,07$).

Mots-clés : Ecophysiologie. Tortue d'Hermann. Mécanique ventilatoire. Température. Cheloniens. Reptiles. Adaptations respiratoires.

Summary - Preliminary study of the breathing responses at various temperatures in *Testudo hermanni hermanni* (Chelonia, Testudinidae). There are two kinds of breathing in Hermann's Tortoise, thoraco-abdominal and bucco-pharyngeal. Comparing pulmonary breaths ($V_{E_{pul}}$) at 10°C ($818 \pm 479 \mu\text{l min}^{-1}$), 25°C ($1963 \pm 1014 \mu\text{l min}^{-1}$) and 30°C ($1436 \pm 188 \mu\text{l min}^{-1}$), the thermal preferendum was between 25 and 30°C. Moreover, total volumes of air inhaled by subadults increased significantly between 10 and 30°C (Friedman test $P=0,0001$ and Tukey's test $P<0,05$ for pulmonary V_T ; Normality $P=0,052$, Friedman test $P=0,029$, and Tukey test $P<0,05$ for bucco-pharyngeal V_T). Total volume inhaled by subadults and breathing frequency of juvenile *Testudo hermanni hermanni* seem to be the most important factors in breath control when temperature is outside the tortoise's thermal comfort zone. Breath pauses in juvenile tortoises (38.3 ± 5.3 sec.) are greater than in subadults (14 ± 1.6 sec.) at low temperatures (Mann Whitney test $2p<0,0001$, at 10°C) whereas there is not any difference at the thermal preferendum (Mann Whitney U Test $p=0,07$).

Key-words : Ecophysiologie. Hermann's tortoise. Breathing mechanisms. Temperature. Chelonians. Reptile. Breathing adaptations.

I. INTRODUCTION

La tortue d'Hermann *Testudo hermanni hermanni* est la dernière tortue terrestre sauvage de France ; elle vit dans la Plaine et le massif des Maures, dans les Pyrénées et en Corse. L'étude des mécanismes ventilatoires des

reptiles a déjà fait l'objet de nombreux travaux (Huges *et al.* 1971, Malan 1973, Randal *et al.* 1944) mais les mécanismes de la ventilation de la tortue d'Hermann (*Th*) restent peu étudiés, notamment chez les juvéniles et les subadultes. Les contraintes microclimatiques relatives au biotope de la tortue d'Hermann nous ont conduit à étudier les variations de ventilation pulmonaire des tortues en fonction de la température. Nous avons successivement placé dans une chambre pléthysmographique des juvéniles et des subadultes de tortue d'Hermann. Nous avons alors comparé différents paramètres ventilatoires, ainsi que les temps de pause des individus soumis successivement aux températures de 10, 25 et 30°C.

II - MATERIEL ET METHODES

Avant l'expérimentation, les tortues sont maintenues une semaine en laboratoire dans un terrarium, à une température constante de 20°C et sont éclairées douze heures par jour. Pour étudier les phénomènes ventilatoires, nous avons employé la technique de pléthysmographie différentielle vraie (Malan 1973). Cette technique consiste à mesurer la différence de pression entre les deux chambres du pléthysmographe, l'une témoin et l'autre contenant l'animal (fig. 1). Pour chaque individu, un temps d'équilibration de 10 minutes à température de la chambre est respecté. Avant chaque série de mesures, une

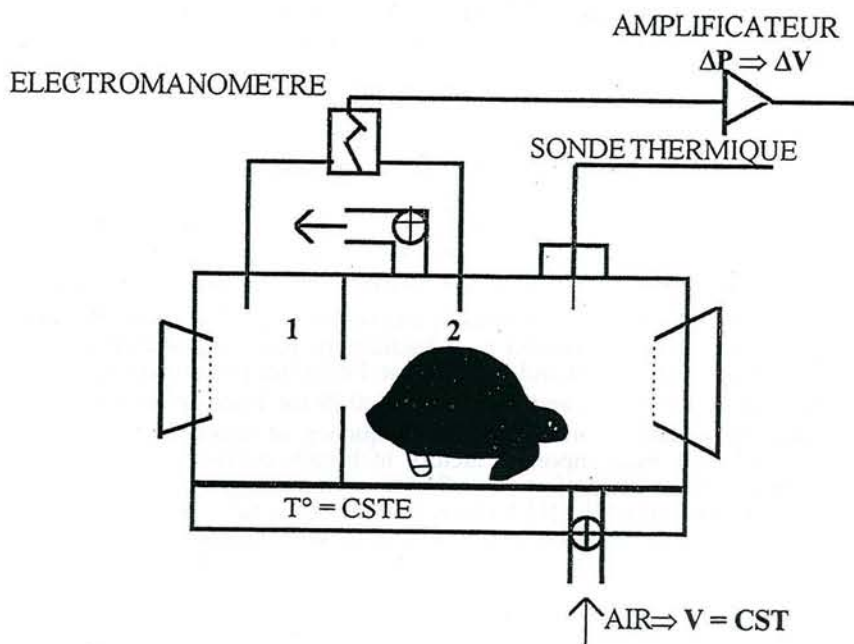


Figure 1 : Dispositif employé en pléthysmographie différentielle.
 1: chambre de référence; 2: chambre de mesures; $V = \text{CST}$: Débit de renouvellement du Volume d'air constant ; $T^{\circ} = \text{CSTE}$: température des chambres contrôlées et constantes ; ΔP : Différence de pression entre les deux chambres enregistrée par l'électromanomètre équivalent à la variation de volume de la chambre 2 (ΔV).

gamme étalon est effectuée par injection dans la chambre d'une quantité d'air de 300 μ l pour les subadultes, et de 25 μ l pour les juvéniles à l'aide d'une microseringue Hamilton, une pompe à air assurant le renouvellement en oxygène. De plus, le plétysmographe baigne dans un bain-marie à température constante grâce à une résistance thermique (RT) et un thermomètre à sonde (T) immergeable (fig.1).

Les mesures sont réalisées sur des tortues juvéniles (n=8) et des subadultes (n=7). Chacun des groupes homogène est constitué d'individus de masse corporelle très proche. Les données recueillies peuvent alors être comparées au sein de chaque groupe. La masse corporelle (moyenne \pm écart type) des juvéniles est de $18,5 \pm 1,5$ g et celle des subadultes est de $74,3 \pm 9,11$ g.

Durant toute l'expérimentation, nous avons distingué les mouvements respiratoires de type thoraco-abdominal de ceux de type bucco-pharyngé, apparaissant lors des phases de pause ventilatoire. Les données obtenues à partir des deux groupes de tortues alors soumis successivement aux températures de 10, 25 et 30°C, permettent de calculer :

- les ventilations pulmonaires et pharyngées (respectivement $V_{E_{pul}}$ et $V_{E_{ph}}$) d'après la formule: $V_E = V_T \times FR \cdot \text{Min}^{-1}$ (où V_T = volume courant par inspiration correspondant à la capacité pulmonaire mise en jeu au cours d'une inspiration, et FR = fréquence ventilatoire ou nombre de mouvements ventilatoires observés en une minute).

- les temps de pause ventilatoire des animaux aux différentes températures (caractérisés par l'absence de mouvements pulmonaires de grande amplitude).

En raison de la forte hétérogénéité des réponses ventilatoires individuelles, les fréquences ventilatoires, les volumes courants et les ventilations des animaux sont traités à l'aide d'une analyse de variance (ANOVA) précédée d'un test de Normalité. Les résultats obtenus sont représentés sur les figures et dans les tableaux en fonction des valeurs de leur médiane et des écarts interquartiles réduits. Les temps de pause respiratoire des subadultes et des juvéniles sont comparés, quant à eux, à l'aide d'un test U de Mann Whitney pour séries non appariées. Les données respiratoires, concernant les juvéniles, n'ont pu être traitées qu'à 10 et 25°C à l'aide d'un test de Wilcoxon pour séries appariées.

III - RESULTATS

A. La ventilation des subadultes.

Les mouvements ventilatoires de type thoraco-abdominaux caractérisent l'essentiel de la ventilation pulmonaire de l'animal tandis que ceux de type bucco-pharyngé, beaucoup moins importants en amplitude mais plus réguliers, apparaissent durant les périodes de pause ventilatoire des tortues. Les mouvements ventilatoires thoraco-abdominaux de la *Th* sont triphasiques et semblent toujours initiés par une rapide expiration. Cependant, on remarque que les mouvements bucco-pharyngés, qui apparaissent lors des périodes de pause respiratoire, sont diphasiques et très réguliers dans leurs fréquences.

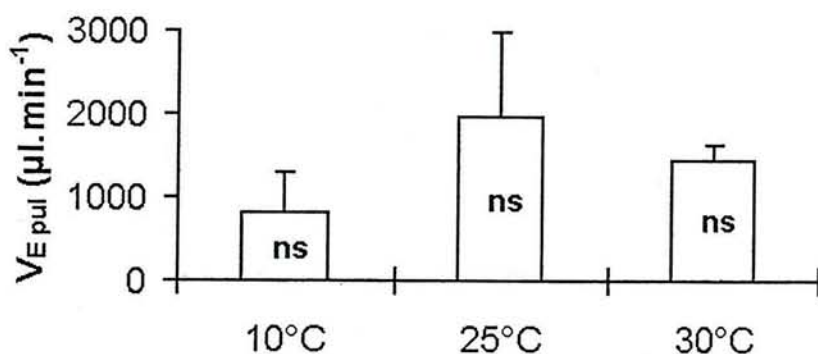


Figure 2 : Variations de la ventilation pulmonaire $V_{E_{pul}}$ (médiane \pm écart interquartile réduit) chez les subadultes de la tortue d'Hermann aux différentes températures. Résultats statistiques : $P > 0,05$ (non significatif) pour les valeurs comparées à 10, 25 et 30°C.

Chez la *Th* (fig. 2), les variations de la ventilation pulmonaire ($V_{E_{pul}}$) en fonction de la température (à 10°C : $818 \pm 478,8 \mu\text{l min}^{-1}$; à 25°C : $1963 \pm 1014,4 \mu\text{l min}^{-1}$; à 30°C : $1436 \pm 188 \mu\text{l min}^{-1}$), mettent en évidence la zone de confort thermique de l'animal située entre 25 et 30°C malgré une variabilité inter-individuelle importante ($P > 0,05$).

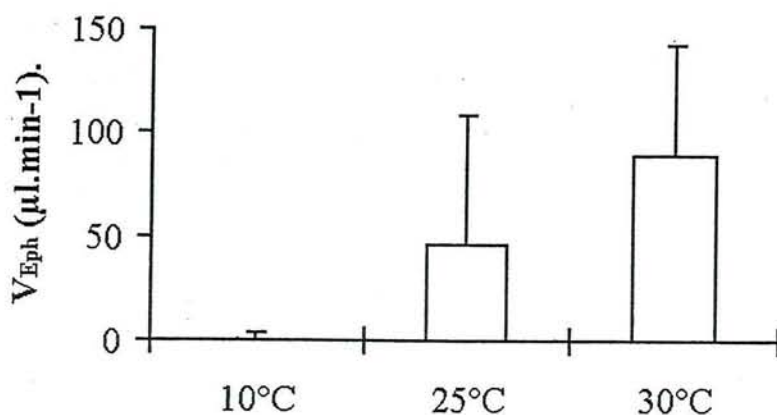


Figure 3 : Ventilation bucco-pharyngée $V_{E_{ph}}$ (médiane \pm écart interquartile réduit) des tortues d'Hermann subadultes aux différentes températures. Résultats statistiques: $P < 0,05$ (significatif) pour les valeurs à 10 et 25°C, ainsi que 10 et 30°C. $P > 0,05$ (non significatif) pour la comparaison des valeurs à 25 et 30°C.

En revanche, la ventilation bucco-pharyngée des individus (V_{Eph}) augmente de façon considérable et significative avec l'élévation de température pour des valeurs supérieures à 10°C jusqu'à 30°C (à 10°C : $0 \pm 3,75 \mu\text{l min}^{-1}$; à 25°C : $46,3 \pm 61,9 \mu\text{l min}^{-1}$; 30°C : $89,2 \pm 53,6 \mu\text{l min}^{-1}$; test Friedman non paramétrique $P=0,029$, fig. 3). En réponse à une variation de la température ambiante, il semble que les volumes courants par inspiration (V_T , pulmonaire (V_{Tpul}) ou bucco-pharyngé (V_{Tph}), augmentent significativement avec la température (V_{Tpul} à 10°C : $73,15 \pm 52,5 \mu\text{l}$; V_{Tpul} à 25°C : $140 \pm 26,4 \mu\text{l}$; V_{Tpul} à 30°C : $193,5 \pm 54,6 \mu\text{l}$; V_{Eph} à 10°C : $1,4 \pm 0,9 \mu\text{l}$; V_{Eph} à 25°C : $2,91 \pm 1,00 \mu\text{l}$; V_{Eph} à 30°C : $4,5 \pm 0,4 \mu\text{l}$). On observe des variations significatives de V_T entre 10 et 30°C aussi bien pour les respirations thoraco-abdominales (Normalité $P<0,001$, test de Friedman $P=0,0001$, test de Dunn $P<0,05$) que bucco-pharyngées (Normalité $P=0,052$, test de Friedman $P=0,029$, test de Tukey $P<0,05$). Les V_T apparaissent alors comme les moteurs principaux des mécanismes de régulation ventilatoire des tortues subadultes lorsque la température dépasse la zone de confort thermique de l'animal.

B. Etude de la ventilation des juvéniles.

En ce qui concerne les juvéniles de tortues d'Hermann, le manque de mesures effectuées à 30°C nous permet uniquement d'étudier les mécanismes ventilatoires à 10 et 25°C sur les 8 individus utilisés. D'après les données statistiques (tableau I), il semble que les modifications ventilatoires des juvéniles lorsque la température ambiante augmente sont contrôlées principalement par les modifications des fréquences ventilatoires. Le volume courant par inspiration ne semble pas intervenir entre 10 et 25°C.

Tableau I : Analyse statistique (Test de Wilcoxon) des données ventilatoires de 6 tortues d'Hermann juvéniles à 10°C et à 25°C (V.TA = Vent. thoraco-abdominale ; M.BP = Mouvement bucco-pharyngé).

	V.TA	M.BP
Groupes comparés	2p	2p
FV 10°C vs FV 25°C	0,06	0,03
V_T 10°C (μl) vs V_T 25°C	0,31	0,06
V_E 10°C (μl) vs V_E 25°C	0,06	0,03

C. Etude comparée des temps de pause ventilatoire des juvéniles et subadultes

Les juvéniles de tortues d'Hermann sont capables de pauses ventilatoires nombreuses et très longues. On remarque une différence hautement significative entre les juvéniles et les subadultes pour des températures basses (test de Mann Whitney, $2p<0,0001$). Les premiers ont des temps de pause à 10°C : 2,5 fois plus longs que les autres ($38,3 \pm 5,3$ sec. pour les juvéniles ($n=6$) et $13,9 \pm 1,65$ sec. pour les subadultes ($n=5$)). En revanche, au preferendum

thermique des animaux, la durée moyenne des pauses ventilatoires diminue considérablement ($15,2 \pm 1,77$ sec pour les juvéniles et $19 \pm 5,55$ sec. pour les subadultes). Les pauses des juvéniles sont alors semblables à celles de leurs aînés (Test U de Mann Whitney $p=0,07$). Enfin, la comparaison des différents temps de pause ventilatoire enregistrés entre les deux classes d'âge à 30°C ($37,6 \pm 3,4$ sec. pour les juvéniles et $31,2 \pm 5,6$ sec. pour les subadultes), même si elle ne concerne qu'un seul individu juvénile, semble indiquer (Test U Mann-Whitney $p=0,0005$) qu'il pourrait exister un mécanisme limitant les pertes énergétiques et respiratoires aux limites de tolérance au chaud et au froid des juvéniles.

IV - DISCUSSION

L'anatomie du larynx des reptiles permet à certaines familles d'adopter un comportement ventilatoire à deux possibilités. Tout comme pour le varan du Sahara (*Varanus griseus*) (Bels *et al.* 1995), pour la tortue d'Hermann, l'une est bucco-pharyngée et l'autre thoraco-abdominale. De plus, le cloisonnement pulmonaire, dont bénéficient les tortues, à la fois longitudinal et transversal permet d'augmenter la surface des échanges gazeux. Le manque de mobilité thoracique des tortues semble alors être compensé par une forte élasticité pulmonaire, due à une structure histologique complexe intégrant des fibres musculaires lisses et des fibres de collagène (*in* Guibé 1970).

Le triphasisme pulmonaire, caractéristique de la ventilation des tortues, apparaît contrôlé par des mécanismes nerveux réflexes et mécaniques. En effet, Sabatier (1881) (*in* Guibé 1970), puis Bertrand (1934), démontrèrent l'importance des mouvements des ceintures scapulaires et pelviennes dans la respiration des tortues (dépourvues de cage thoracique souple). La protraction et la rétraction de la tête et du cou des tortues ou encore le simple déplacement de l'animal suffiraient alors à assurer ses besoins ventilatoires.

L'étude de la respiration thoraco-abdominale et des mouvements bucco-pharyngés, des subadultes et des juvéniles de tortues d'Hermann, apporte un certain nombre d'informations nouvelles sur la physiologie respiratoire de ce reptile en milieu naturel. L'augmentation de la ventilation pulmonaire à 25°C met en évidence la zone de confort thermique des tortues actives à la sortie de l'hivernage (Meek 1988, Pulford *et al* 1984).

Lorsque la température du milieu ambiant augmente, le subadulte augmente principalement le volume courant par inspiration (V_{Tpul}) accessoirement sa fréquence respiratoire et donc sa ventilation pulmonaire jusqu'à ce qu'elle ait atteint son *preferendum* thermique. A 30°C , on assiste à une diminution de la fréquence respiratoire (FV_{Tpul} à 25°C : 12,5 ; FV_{Tpul} à 30°C : 7,7) et de la ventilation pulmonaire, mais les volumes courants pulmonaires par inspiration (V_{Tpul}) continuent d'augmenter.

Les mouvements bucco-pharyngés quant à eux augmentent constamment en fréquence et en amplitude depuis les températures basses (10°C) jusqu'aux températures extrêmes testées (30°C).

Chez les juvéniles (tableau I), on constate que seules les modifications de la fréquence ventilatoire influencent significativement la ventilation pulmonaire. Pour les mouvements bucco-pharyngés, l'augmentation de température se traduit par une augmentation significative de la fréquence respiratoire et donc de la ventilation pharyngée (V_{Eph}).

Les juvéniles de petite taille, menacés par les brusques écarts de température de leurs biotopes, se rencontrent le plus souvent en milieu naturel au sein de microhabitats aux conditions thermiques tamponnées (sous des mûriers, des ronces, etc...). Ils sont capables d'effectuer des apnées 2,5 fois plus importantes en moyenne que les subadultes pour des températures basses (10°C : $38,3 \pm 5,3$ sec. pour les juvéniles ($n=6$) et $13,9 \pm 1,65$ sec. pour les subadultes ($n=5$)) et paraissent alors remarquablement adaptés. De plus, la symétrie apparente des temps de pause autour de 25°C des juvéniles pourrait être interprétée comme un moyen leur permettant, au même titre que certaines espèces de reptiles déserticoles, de limiter leurs pertes énergétiques pour des températures extrêmes, et d'éviter de trop grandes pertes hydriques ventilatoires par évaporation sachant que les jeunes de *Th* naissent à la fin du mois d'août. A l'approche de l'hivernage, ces derniers, sans réserves de graisse et ne bénéficiant que des reliquats vitellins passés dans la cavité générale, les phases d'apnée constatées ici pourraient leur permettre une économie d'énergie durant l'hivernage. Il semble qu'avec l'âge, les tortues d'Hermann ne maintiennent plus des temps de pause ventilatoire aussi importants pour les basses températures. Cette différence pourrait alors être liée à une masse corporelle et un volume pulmonaire plus importants. Les subadultes, et par déduction les adultes de *Th*, plus lourds et plus volumineux que les juvéniles assumeraient alors mieux les brusques variations microclimatiques en été et en hiver dans leur milieu naturel (Plaine des Maures). Ainsi, les données pléthysmographiques des subadultes et des juvéniles de *Testudo hermanni hermanni* peuvent-elles nous renseigner sur les capacités adaptatives ventilatoires des dernières populations de tortues terrestres sauvages françaises vis-à-vis des modifications climatiques de leurs biotopes durant l'année. D'après ces résultats, la mécanique ventilatoire et sa régulation permettent aux tortues de faire face à des variations microclimatiques importantes. Elles régulent à la fois la fréquence ventilatoire, le volume courant pulmonaire par inspiration, la longueur des pauses ventilatoires et contribuent ainsi à la régulation de la température corporelle tout en limitant leurs pertes hydriques.

Remerciements : Nous remercions le professeur Y. Jammes et le Dr H. Burnet du Laboratoire de Physiopathologie respiratoire intégrée et cellulaire UMR-CNRS 1630 de la Faculté de Médecine de l'Hôpital Nord de Marseille, pour leur précieuse aide dans la réalisation de cette étude, ainsi que les deux lecteurs qui ont fait une analyse objective et les corrections nécessaires.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bertrand M. 1934 - Le mécanisme de la ventilation pulmonaire chez les tortues. *Bull. Acad. Bel. Cl. Sci.* 11 : 20.
- Bels V.L., Gasc J-P., Goosse V., Renous S. & Vernet R. 1995 - Functional analysis of the throat display in the sand goanna *Varanus griseus* (Reptilia: Squamata: Varanidae). *J. Zoology, London*, 235 : 95-116.
- Guibé J. 1970 - Traité de Zoologie, anatomie, systématique, biologie. Tome XIV, In: Reptiles Caractères Généraux et Anatomie. Vol 2, Masson & Cie (éd.). 680 : 499-520.
- Huges G.M., Gaymer R., Moore, M. & Woakes A.J. 1971 - Respiratory exchange and body size in the Aldabra Giant tortoise. In : Research Unit for Comparative Animal Respiration. *J. Exp. Biol.*, 55 : 651-665.
- Malan A. 1973 - Ventilation measured by body plethysmography in hibernating mammals and in poikilotherms. *Respiration physiology*, 17 : 32-44.
- Meek R. 1988 - The thermal ecology of Hermann's tortoise (*Testudo hermanni*) in summer and autumn in Yugoslavia. *J. Zoology, London*, 215 : 99-111.
- Pulford E., Hailey A. & Stubbs D. 1984 - Thermal relations of *Testudo hermanni robertmertensi* Wermuth in S. France. *Amphibia Reptilia*, 5 : 37-41.
- Randal W.C., Stullken D.E. & Hiestand W.A. 1944 - Respiration of reptiles as influenced by the composition of the Inspired Air. *Copeia* 1944, pp 137-144.

Manuscrit accepté le 25 juillet 1998

Liste des abréviations utilisées :

V_T : Volume courant par inspiration (μ l), bucco-pharyngé (V_{Tph}) ou pulmonaire (V_{Tpul}).

F_V : Fréquence ventilatoire

Th : *Testudo hermanni*, Tortue d'Hermann

V_E : Ventilation pulmonaire (μ l.min⁻¹)

" * ; ns " : résultats significatifs, non significatifs.

A propos de l'observation récente d'une jeune Salamandre tachetée, *Salamandra salamandra* (Amphibia, Urodela) sans taches jaunes dans le Massif du Jura (France)

par

Hugues PINSTON et Emmanuelle CRANEY

12, Route de Bussières, 70190 Boulton (France)

Résumé - En 1996 fut découverte à Nans-sous-Sainte-Anne (Doubs) à 430 m d'altitude une jeune Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*), dont les taches jaunes étaient non pigmentées, l'animal apparaissant globalement à peu près noir. Treize mois après, la situation est analogue. D'après la bibliographie, une telle observation semble exceptionnelle. Une hypothèse est alors proposée et discutée concernant la possibilité que les rares observations faites dans le Massif du Jura et rapportées à la Salamandre noire (*Salamandra atra*) puissent en fait concerner des individus mélaniques de la Salamandre tachetée.

Mots-clés : Non pigmentation. Mélanisme. *Salamandra salamandra*. Massif du Jura.

Summary - Recent record of a young unspotted fire Salamander, *Salamandra salamandra* (Amphibia-Urodela) in the Jura Massif (France). In 1996, a young fire Salamander (*Salamandra salamandra*) was found at Nans-sous-Sainte-Anne (Doubs, east of France) with unpigmented yellow spots. The almost completely black animal remained so 13 months later. According to literature, such an observation is unusual. It is suggested that the few observations made of the alpine Salamander (*Salamandra atra*) in the Jura Massif are in fact of melanic fire salamanders.

Key-words : Non pigmentation. Melanism. *Salamandra salamandra*. Jura Massif.

I. INTRODUCTION

Diverses anomalies pigmentaires d'origine génétique ont été décrites chez les Amphibiens. Récemment, Guyétant et Moine (1992) en rappelaient quelques exemples chez différents Anoures et Urodèles européens, tels *Rana temporaria*, *Rana arvalis*, *Bufo viridis*, *Bombina variegata*, *Triturus cristatus*, *Triturus alpestris* et *Salamandra salamandra*, qu'il s'agisse d'albinisme, de mélanisme ou de flavisme, partiels ou totaux.

Nous rapportons ici un cas semble-t-il exceptionnel d'absence presque totale de pigmentation au niveau des taches jaunes chez la Salamandre tachetée, *Salamandra salamandra*, l'animal apparaissant donc à peu près entièrement noir.

Nous nous sommes ensuite interrogés sur l'interprétation à donner à cette observation par rapport aux rares mentions pouvant concerner la Salamandre noire, *Salamandra atra*, dans le Massif du Jura, en France et en Suisse.

II. OBSERVATIONS

L'observation a été réalisée le 16 août 1996 à Nans-sous-Sainte-Anne (département du Doubs, est de la France), à environ 430 m d'altitude dans un étroit ruisseau à débit variable, affluent en rive droite du "Lison" (haute vallée), rivière se jetant elle-même dans "la Loue". Ce ruisseau s'écoule sur une pente assez forte. Il est bordé d'arbres dans un contexte général de prairies pâturées.

Dans l'eau claire d'une cuvette calcaire du ruisseau, notre attention a été attirée par 3 larves de Salamandre tachetée (*S. salamandra*), longues d'environ 50 mm indiquant une émergence prochaine, l'une d'aspect extrêmement sombre, les 2 autres présentant déjà les classiques taches jaunes (encore assez pâles) sur fond sombre.

L'observation attentive de l'individu sombre a révélé seulement la présence d'une petite tache translucide et non jaunâtre (comme pour les 2 autres larves) à la base des pattes, caractéristique des larves de Salamandre tachetée. Les branchies ont déjà nettement régressé, confirmant que l'émergence est proche.

Nous décidons alors de capturer l'animal afin de savoir notamment si des taches jaunes vont se développer.

Après quelques heures, les branchies externes ont disparu et nous observons alors une toute petite salamandre de couleur noire et d'aspect brillant, cas pour le moins atypique chez cette espèce.

A partir de décembre 1996 le dos vu de près montre, en plus des discrètes taches décolorées des pattes, 2 bandes de taches décolorées translucides, leur position rattachant l'animal au type *terrestris*.

En revanche, vue à quelques dizaines de centimètres, donc dans les conditions habituelles d'une observation de terrain, la salamandre paraît globalement noire.

D'autre part, la face ventrale est noire et non gris acier (gris bleuté) comme souvent. La salamandre mesure alors 75 mm. Signalons que les yeux de l'animal sont noirs, cas normal.

En mai 1997, l'animal long de 85 mm montre toujours cet aspect. On ne peut parler d'un individu strictement mélanique, puisque le noir ne remplace pas le jaune, mais le pigment jaune est absent au niveau des taches habituelles.

Du fait de la croissance de l'animal, la taille absolue des taches blanchâtres a augmenté, si bien que vues de près, elles sont un peu plus visibles, mais l'aspect général de l'animal reste noir.

Mi septembre 1997, soit 13 mois après la métamorphose, la salamandre (90 mm) a toujours la même apparence.

III. DISCUSSION

La bibliographie indique qu'à côté de quelques rares cas où les taches jaunes sont très réduites en surface (Klewen et *al.* 1982, Grossenbacher, com. pers. 1997), il n'y a semble-t-il aucune mention précise de Salamandre tachetée totalement noire, en France et en Suisse notamment (Parent 1982, Grossenbacher, com. pers., 1997).

Seul ou presque semble-t-il, Freytag (1955) rapporte la découverte en 1932 d'une Salamandre femelle adulte complètement noire à Dassel, à une trentaine de kilomètres de Göttingen (Allemagne). Notons que des hybridations de cette femelle avec plusieurs mâles sur plusieurs générations n'ont jamais permis d'obtenir des individus entièrement noirs.

Dans le cas présenté ici, nous avons une salamandre presque totalement noire, et il est donc permis de penser que l'observation d'autres individus analogues ou même complètement noirs est possible dans le massif du Jura.

Cela nous a amenés à réfléchir sur la relation d'identité éventuelle entre de tels individus noirs de Salamandre tachetée, *Salamandra salamandra*, et les observations attribuées à la Salamandre noire, *Salamandra atra*, dans le massif du Jura. Nous avons déjà antérieurement fait une allusion au mélanisme possible de *Salamandra salamandra* dans cette région (Craney et *al.* 1990).

En effet, toutes les observations attribuées à la Salamandre noire depuis environ un siècle dans le massif du Jura, en France et en Suisse (Ogérien 1863, Guyétant 1986, Grossenbacher 1988, Castanet & Guyétant 1989) amènent deux constatations :

- leur caractère exceptionnel dans le temps et dans l'espace,
- l'impossibilité pour plusieurs herpétologues de terrain depuis environ 20 ans, d'actualiser ou de reproduire ces observations dans tous les sites concernés, et donc l'incapacité de découvrir la moindre petite population, notion pour le moins indispensable par rapport à celle d'espèce.

Tout ceci est donc incohérent avec ce qui est connu de l'écologie de la Salamandre noire dans son aire alpine (Klewen 1986).

Les cartes au 1/50000^{ème} concernant la Salamandre noire dans le massif du Jura indiquées dans l'Atlas de France de la S.H.F. (1989) se rapportent à 2 communes, l'une dans le Doubs (années 1974 et 1985), l'autre dans le Jura (année 1968). Les différentes observations sont de la même personne que nous avons interrogée et dont la bonne foi n'est pas en doute.

Dans le cas du site du département du Jura, la Salamandre tachetée est bien représentée, ce qui pourrait aller dans le sens d'une Salamandre tachetée mélanique.

Dans le cas des environs du site du Doubs, il faut reconnaître que la Salamandre tachetée est sinon absente du moins très rare actuellement, ce qui rend l'hypothèse du mélanisme moins probable mais pas invraisemblable.

Ajoutons une observation non référencée mais digne de foi d'une salamandre entièrement noire (J.Y. Cretin) faite il y a une trentaine d'années vers Bois-d'Amont (Jura), zone où existe la Salamandre tachetée.

Quant à l'observation faite en 1971 au-dessus de la "Combe de Mijoux" (Berthoud & Perret-Gentil 1976), elle est proche aussi d'une zone à Salamandre tachetée.

Dans le cas d'Ogérien (1863), référence qui a seule servi durant de nombreuses années (jusqu'à l'Atlas de la S.H.F.) comme base reprise par de nombreux ouvrages (tels Angel 1946), nous signalerons que les observations faites à Conliège et Montaigu, sites de faible altitude (proches de Lons-le-Saunier), dans l'aire de la Salamandre tachetée, vont bien dans le sens de notre hypothèse.

L'auteur note curieusement : "quelques individus m'ont offert des indices de ponctuation orangeâtre vers les pattes". Si l'on écarte une confusion avec le Triton crêté en phase terrestre, il pourrait s'agir de Salamandres tachetées quasiment noires.

Plus loin, Ogérien indique à propos de la Salamandre noire : "il paraît qu'elle n'est pas rare dans la montagne", ce qui semble indiquer qu'il ne l'a pas vue lui-même en altitude. De plus, divers passages de cet ouvrage et notamment l'erreur manifeste concernant le Triton marbré, *Triturus marmoratus*, relevée vers cette époque par Olivier (1883) font que le doute reste une attitude prudente quant aux mentions de Salamandre noire dans cet ouvrage.

Notons enfin qu'aucune donnée de Salamandre noire n'est curieusement connue pour la partie du massif du Jura située dans le département de l'Ain, du "Colomby de Gex" au "Grand Crêt d'Eau", où plusieurs sommets dépassent 1600 m. Nous avons d'ailleurs prospecté en vain cette zone en 1997 où des milieux paraissent pourtant favorables (Craney & Pinston 1997).

IV. CONCLUSION

L'observation en 1996 dans le département du Doubs d'une jeune Salamandre tachetée, *Salamandra salamandra*, d'aspect général noir, si ce n'est des zones décolorées claires peu visibles correspondant à l'emplacement des taches jaunes habituelles, est en soi un phénomène intéressant par son caractère exceptionnel.

Sur un autre plan, si l'on accorde crédit à la plupart des observateurs quant à la réalité de l'observation de "salamandres de couleur noire" dans le massif du Jura, en écartant par exemple la confusion avec un Triton alpestre, *Triturus alpestris*, en phase terrestre, lequel est souvent noir en face dorsale, notre récente observation donne une certaine consistance à l'hypothèse selon laquelle les observations de Salamandre noire, *Salamandra atra*, faites dans le massif du Jura se rapporteraient en fait à des individus mélaniques (ou du moins d'aspect général noir) de Salamandre tachetée, ce qui expliquerait le caractère toujours ponctuel et exceptionnel de telles observations.

Dans le même esprit, Lanka et Vit (1985) indiquent que plusieurs observations de Salamandre noire dans les montagnes d'Europe centrale

provenaient en fait "d'une confusion avec la phase terrestre du Triton à crête ou d'une forme noire atypique de la Salamandre tachetée".

Une hypothèse alternative est d'attribuer les observations dans le massif du Jura à une espèce, sans doute un isolat de *Salamandra atra*, déjà rare au siècle dernier si l'on se réfère à l'ouvrage de Fatio (1872) concernant le Jura suisse, espèce qui aurait disparu ou quasiment disparu actuellement. Cet avis était à peu près celui de K. Grossenbacher lors d'une discussion en 1987.

Remerciements - Nous remercions vivement M. Kurt Grossenbacher du Muséum d'histoire naturelle de Berne (Suisse) pour d'utiles informations bibliographiques et de terrain.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Angel F. 1946 - Faune de France, Reptiles et Amphibiens, Lechevalier (éd.), Paris, 204 p.
- Berthoud G. & Perret-Gentil C. 1976 - Les lieux humides et les Batraciens du canton de Vaud. *Mém. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, 16 (1) : 1-40.
- Castanet & Guyétant R. (éds) 1989 - Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France. Société Herpétologique de France, Paris, 191 p.
- Concaro J.C. 1979 - Albinisme partiel chez la Salamandre. *Aquarama*, 13 (50) : 31.
- Concaro J.C. 1985 - Naissance de salamandres albinos en captivité. *Aquarama*, 19 (84) : 38-41.
- Concaro J.C. 1988 - Reproduction de la Salamandre *Salamandra salamandra terrestris* (Urodela, Salamandridae) dont les parents albinos sont nés en captivité. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 47 : 30-31.
- Craney E., Duquet M. & Pinston H. 1990 - Le Haut-Jura, Amphibiens et Reptiles. Parc Naturel Régional du Haut-Jura (éd.), 75 p.
- Craney E. & Pinston H. 1997 - Premier inventaire herpétologique de la réserve naturelle de la Haute Chaîne du Jura. Localisation, éléments d'écologie, enjeux de conservation. Etude réalisée pour GERNAJURA, Thoiry, 43 p.
- Fatio V. 1872 - Faune des Vertébrés de la Suisse. Vol. 3 : Reptiles et Batraciens. Genève et Bâle, 603 p.
- Freytag G.E. 1955 - Feuersalamander und Alpensalamander. Die Neue-Brem-Bücherei (éd.), 79 p.
- Geniez Ph. & Grillet P. (1990) - Les salamandres et les tritons. Atlas Visuel Payot, Lausanne, 64 p.
- Grossenbacher K. 1988 - Atlas de répartition des Amphibiens de Suisse. Ligue Suisse pour la Protection de la Nature et Centre suisse de cartographie de la faune (éds.), Bâle, 208 p.
- Grossenbacher K. 1995 - Distribution et systématique des salamandres noires. *Bull. Soc. Herp. Fr.* (1994), 71-72 : 5-12.
- Guyétant R. 1986 - Les Amphibiens de France. *Rev. Fr. Aquariol.*, 13 (12) : 1-61.
- Guyétant R. & Moine S. 1992 - L'albinisme chez la Salamandre tachetée, *Salamandra salamandra* L. *Revue Fr. Aquariol.*, 19 (3) : 91-92.
- Haffner P. 1994 - Les Amphibiens et les Reptiles. In : Le Livre Rouge. Inventaire de la faune menacée en France. Ouvrage collectif, Muséum National d'Histoire Naturelle et Nathan (éds.), pp. 75-99.

Klewen R. 1986 - Untersuchungen zur Verbreitung, Öko-Ethologie und innerartlichen Gliederung von *Salamandra atra* Laurenti 1768. Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität zu Köln, 185 p.

Klewen R., Pastors J. & Winter H.G. 1982 - Eine bemerkenswerte Häufung von Farbkleidanomalien bei Amphibien im Raume Wuppertal/Remscheid (NRW). *Herpetofauna*, 4 (21) : 6-10.

Lanka V. & Vit Z. 1985 - Reptiles et Amphibiens. Gründ (éd.), Paris, 224 p.

Ogérien F. 1863 - Histoire Naturelle du Jura et des départements voisins, Tome III, Zoologie vivante. Lons-le-Saunier, 570 p.

Olivier E. 1883 - Faune du Doubs. *Mémoires de la Société d'Emulation du Doubs* (année 1882), 73-139.

Parent G.H. 1982 - Bibliographie de l'herpétofaune française. Secrétariat de la Faune et de la Flore (éd.), Paris, 431 p.

Manuscrit accepté le 15 décembre 1997

26^{ème} CONGRES DE LA SHF

Le 26^{ème} congrès de la SHF s'est tenu en Auvergne, à Saint-Poncy du 3 au 6 juillet 1997. Il avait obtenu le soutien et le label du Conseil Général du Cantal et fut l'occasion pour de nombreux chercheurs d'horizons différents et des gestionnaires des milieux naturels de se rencontrer, certains d'entre eux pour la première fois. Divers aspects de la biologie de la conservation, de gestion ou d'herpétologie générale y ont été abordés. Toutes les sessions furent l'objet de discussions animées par un président de séance. 28 communications orales et 7 communications affichées ont été présentées. Il y a eu 106 participants dont 15% de jeunes étudiants et 20% de naturalistes régionaux. La communauté scientifique internationale était représentée par 5 collègues Suisses, 3 Belges, 1 Marocain et 1 Algérienne. Deux confrères Italiens, en mission au Nigéria, se sont excusés et nous ont quand même fait parvenir leur communication. Un excellent accueil nous a été réservé par tous les organismes associés à cette manifestation et une ambiance conviviale a régné pendant toute la durée du congrès. Les actes seront publiés dans deux numéros du bulletin (87-88 et 89).

Diverses manifestations para-congrès ont par ailleurs eu lieu :

- Une exposition a réuni plus de 130 objets d'art et insolites sur le thème de l'Herpétologie. Ces objets, en provenance des 4 coins du monde, ont été prêtés par 13 personnes et exposés dans différentes vitrines fournies par l'association "Sanponche" et le Musée de la Haute-Auvergne (cf. liste ci-après).

- 18 membres ont participé à un concours photo dont l'organisation et le dépouillement ont été assurés par J.P. Robutti. 77 clichés ont été présentés : 23 sur les amphibiens, 20 sur les lézards, 22 sur les serpents et 12 sur les tortues; réparties en trois thèmes principaux : l'animal et son milieu (18 photos), portraits (21 photos), comportement (35 photos). Les meilleures de chaque catégorie ont été désignées par le vote des congressistes et des visiteurs. (Voir palmarès plus loin).

- Pendant 4 jours, les congressistes ont pu par ailleurs surfer sur Wanadoo et le Web depuis la salle polyvalente de Saint-Poncy grâce à un stand mis en place par France Télécom Auvergne avec l'appui de Mr Dominique Smits. L'animation permanente était assurée par Mr Serge Benoît.

La mise sur pied d'un tel congrès en milieu rural représentait un véritable défi pour l'organisateur. Ce travail et ce défi n'auraient pu être soutenus sans une équipe coopérante à qui je voudrais rendre hommage une fois de plus en remerciant toutes les personnes qui m'ont aidé à un moment ou un autre.

Roland VERNET

Liste des participants à l'exposition d'objets d'art ou insolites à thème herpétologique.

- Mme BARRANGER Marie-Hélène (Paris) : objets divers
- Mr et Mme DUPRE Alain et Judith (Bry-sur-Marne) (SHF) : très riche collection de tortues
- Mr EL MOUDEN El Hassan (Marrackech) : objets nord-africains

- Mr LAMOUILLE et Mme ARDIN Geneviève (Annecy) (SHF) : très riche collection d'objets d'Afrique, représentant principalement des serpents
- Mr LESCURE Jean (Paris) (SHF) : objets de Guyane
- Mme PAGES-TSERE Huguette (Paris) : objets divers
- Mme RENOUS Sabine (Paris) (SHF) : objets divers
- Mr ROBUTTI Jean-Pierre (La Chapelle Laurent,15) (SHF) : objets divers
- Mme VAISSIERE Martine (Saint-Poncy) : collection de grenouilles
- Mr VERNET Roland (Paris) (SHF) : objets divers (Afrique du Nord)
- Mme VIEILLOT-FRANCILLON Hélène (Orléans) (SHF) : collection de grenouilles
- Mr VINATIE Alphonse (Massiac) : objets gallo-romains (monnaie et fibule) découverts dans la région de Saint-Poncy

Remerciements à toutes ces personnes pour leur participation à la réussite de cette exposition.

Résultats du concours photos

I.- Catégorie l'animal et son milieu

Classement	N°	Auteurs	Sujets	nombre de points
1 ^{er}	M4	BARRANGER Marie Hélène	Vipère à cornes	22
2 ^{ème}	M18	DUPRE Alain	<i>Dipsochelys elephantina</i> , Ile Picard, (Aldabra)	17
3 ^{ème}	M8	VERNET Roland	Trace de vipère à cornes (<i>Cerastes cerastes</i>)	14
4 ^{ème}	M12	LESPARRE Daniel	<i>Chamaeleo chamaeleon</i>	10
5 ^{ème}	M14	BARRANGER Marie Hélène	Un oeil vous regarde (varan dans son terrier)	8
5 ^{ème} ae-	M15	OLIVER Guy	Rainette méridionale (mare des fontanilles, Corbières)	8

II.- Comportement

Classement	N°	Auteurs	Sujets	nombre de points
1 ^{er}	C10	TOUMAYAN Rafi	<i>Naja nigricollis</i> (crachant son venin)	17
2 ^{ème}	C4	VERNET Roland	Accouplement d' <i>Acanthodactylus scutellatus</i>	15
2 ^{ème} aex	C3	LESPARRE Daniel	<i>Rana temporaria</i> (accouplement + ponte)	15
4 ^{ème}	C15	GARROUSTE Romain	<i>Chironius multiventri</i> avalant un <i>Hylidae</i> . Guyane	12
5 ^{ème}	C8	LAMOUILLE Michel	<i>Leptophis ahaetulla</i> : posture d'intimidation	11
6 ^{ème}	C12	TOUMAYAN Rafi	<i>Naja nigricollis</i> (crachant son venin)	10

III.- Portraits

Classement	N°	Auteurs	Sujets	nombre de points
1 ^{er}	P26	VERNET Roland	Couleuvre diadème (<i>Lytorhynchus diadema</i>)	16
2 ^{ème}	P15	TOUMAYAN Rafi	<i>Trimeresurus albolabris</i>	12
3 ^{ème}	P8	GARROUSTE Romain	<i>Hyla deutei</i> . Guyane 1994	11
4 ^{ème}	P22	TOUMAYAN Rafi	<i>Naja kaouthia</i> (à contre jour)	10
5 ^{ème}	P12	LAMOUILLE Michel	<i>Phyllomedusa bicolor</i> . (forêt de Kaw, Guyane)	9
6 ^{ème}	P24	ROBUTTI Jean-Pierre	<i>Malpolon monspessulanus</i>	8

Félicitations à tous!

Rapport financier du trésorier présenté à l'AG de Saint-Poncy (1996-1997)

Au 31 décembre 1996, la SHF comptait 656 adhérents dont 468 était à jour de cotisation. 64 nouveaux membres ont adhéré au cours de l'année. Du 1er janvier au 1er juillet 1997, 30 nouvelles adhésions ont été enregistrées et 436 membres sur 673 avaient déjà réglé leur cotisation. Les différentes commissions : terrariophilie; section parisienne, protection, groupe Cistude, groupe vétérinaire, répartition, enregistraient ensemble, en 1996, 790 inscriptions (rappelons que chaque membre de la SHF peut s'inscrire à plusieurs commissions, trois au maximum) mais 508 inscrits seulement étaient à jour de leur cotisation.

Le résultat d'exploitation 1996 a été positif pour un montant de 2.631,85 F. Les cotisations et dons, pour un montant de 86.380,22 F, ont représenté près de 3/4 des recettes. La vente de livres (11.074 F) est un complément de recette toujours appréciable. L'achat de livres pour la revente concernant cette période fut de 7.736,43 F. Les produits financiers (473,50 F) sont restés symboliques du fait des faibles réserves de trésorerie. En ce qui concerne les contrats d'études, nous avons reçu un versement de 20.000 F du Museum en avril 1996 pour la convention "Conservatoire du Littoral".

Les frais de congrès se sont élevés à 1.600 F. Le coût de l'édition du bulletin, poste principal des dépenses, s'est monté en 1996 à 65.626,77 F et a permis l'envoi de 4 bulletins et la composition d'un cinquième. Les frais de gestion concernant le président, le conseil d'administration, le secrétariat, le trésorier se sont élevés à 24.352,97 F en 1996, soit le double de 1995. Le fonctionnement des commissions a entraîné des dépenses qui se sont montées à 8.434,10 F pour 1996, soit le double de 1995. L'augmentation des dépenses pour ces deux derniers postes sont le fait du retard pris dans le remboursement des frais engagés l'année précédente.

Les comptes de bilan font apparaître des réserves pour un montant de 96.818,97 F. Au 31 décembre 1996, il restait pour des besoins éventuels de trésorerie une seule Sicav d'un montant de 11.423 F.

Les comptes provisoires au 1er juillet 1997 font apparaître un résultat positif de 87.174,29 F.

J.J. BOISARD

ATLAS DE REPARTITION DES AMPHIBIENS ET REPTILES EN FRANCHE-COMTE

Rédacteurs : **Hugues PINSTON, Emmanuelle CRANEY, Didier PEPIN,
Marc MONTADERT, Marc DUQUET**

La répartition de 32 espèces est cartographiée et analysée à partir de 10.000 observations de nombreux naturalistes réalisées de 1984 à 1997 (95% postérieures à 1987). La préservation des biotopes et des espèces est abordée. Plus de 150 références bibliographiques. Dessins originaux et photographies en couleurs. Format 21x29,7cm. Environ 100 pages. Tirage : 1.000 exemplaires.

Ouvrage édité par le Groupe Naturaliste de Franche-Comté (G.N.F.C.) avec le soutien financier du Conseil Régional de Franche-Comté

Commandes à adresser au : **G.N.F.C., Centre Pierre Mendès-France, 3, rue Beauregard 25000 Besançon** - Tel. 03 81 50 43 10.

Permanence chaque mercredi de 17h30 à 19h (les ouvrages pourront y être retirés).

PRIX = 75 F + PORT (1 exemplaire = 25 F, 2/3 exemplaires = 32 F, au-delà, consulter le G.N.F.C.)

Paiement par chèque à l'ordre du G.N.F.C.

NOM..... PRENOM.....

Δ souhaite recevoir à l'adresse suivante :

.....
.....

Δ retirera à l'adresse du G.N.F.C.

..... exemplaire(s) de l'Atlas de Répartition des Amphibiens et Reptiles en Franche-Comté

Paiement joint : F Date

SOCIETE HERPETOLOGIQUE DE FRANCE

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

CONSEIL D'ADMINISTRATION (1998-1999)

Président : Bernard LEGARFF, Laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Modifiés,
Université de Rennes I, avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES Cedex

Vice-Présidents : Jacques CASTANET, Laboratoire d'Anatomie Comparée,
Université de PARIS VII, 2, place Jussieu, 75251 PARIS Cedex 05

Thierry FRETEY, Laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Modifiés,
Université de Rennes I, avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES Cedex

Secrétaire générale : Sabine RENOUS, Laboratoire d'Anatomie Comparée, Muséum National
d'Histoire Naturelle, 55, rue Buffon, 75005 PARIS

Secrétaire adjointe : Michelle GARAUDEL, Parc Animalier de Fort-Mardyck, rue du Général
Leclerc, 59430 FORT-MARDYCK

Trésorier : Jean-Jacques BOISARD, Réserve Africaine, 11130 SIGEAN

Trésorier adjoint : Alain DUPRÉ, 181, boulevard Pasteur, 94360 BRY-SUR-MARNE

Autres membres du conseil : Philippe GERARD, Franck PAYSANT, Roland SIMON,
Alain VEYSSET

Membres d'honneur : Guy NAULLEAU (Cebas/CNRS, 79360 CHIZÉ), Gilbert MATZ (Fac.
Sciences, 49045 ANGERS), Albert RAYNAUD (81330 VABRE)

ADMISSIONS

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

COTISATIONS 1999 / MEMBERSHIP

Tarifs (France, Europe, Afrique)	Taux annuel	Bulletin	Total
. adhérents de moins de 25 ans	40 +	80 =	120 FF
. adhérents de plus de 25 ans	120 +	80 =	200 FF
. bienfaiteurs : minimum			350 FF
. membre conjoint			100 FF
. club junior			120 FF
Tarifs (Amérique, Asie, Océanie)	25 +	25 =	50 US\$

ABONNEMENTS : SUBSCRIPTION to SHF Bulletin

France, Europe, Afrique	=	245 FF
Amérique, Asie, Océanie	=	55 US\$

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

To our members in America, Asia or Pacific area

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

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

Changement d'adresse

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

BIBLIOTHÈQUE

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

