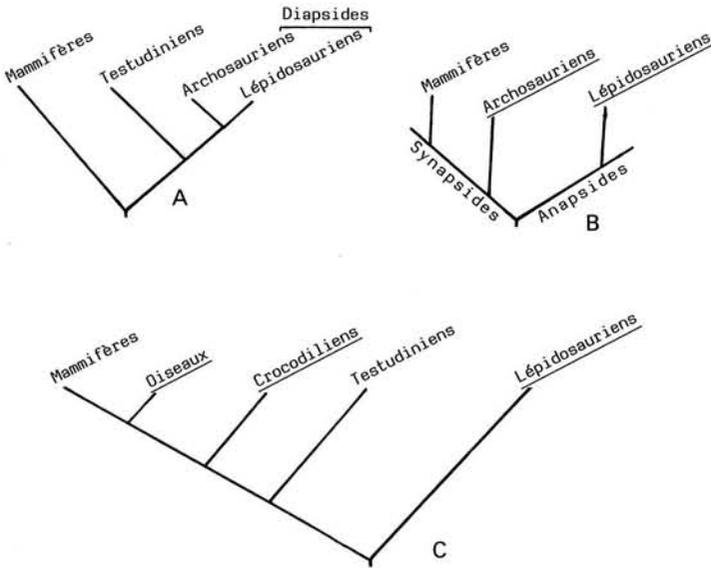


Bulletin de la Société Herpétologique de France

2ème trimestre 1992

n° 62



Bulletin de la Société Herpétologique de France

Directeur de Publication / Editor:
Roland VERNET

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

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

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 GUYÉTANT (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 en dernière page. Les figures sont réalisées sur papier calque ou bristol. Les photographies (noir et blanc) ne sont publiées qu'exceptionnellement. Les légendes des figures sont dactylographiées sur feuilles séparées. Les références bibliographiques sont regroupées en fin d'article.

Exemple de présentation et référence bibliographique:

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

Tirés à part

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

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

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

ENVOI DES MANUSCRITS à:

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

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

SOMMAIRE

- * **La réduction des membres chez les reptiles et l'édification d'un organisme serpentiforme**
Albert RAYNAUD..... 1
- * **Reproduction de la couleuvre d'Esculape *Elaphe longissima* Laurenti (Reptilia, Colubridae) dans le centre ouest de la France**
Guy NAULLEAU..... 9
- * **Phylogénie et systématique des Lépidosauriens. Où en sommes-nous?**
Jean-Claude RAGE..... 19
- * **Estimation de l'âge et de la structure démographique de deux populations de *Mesalina olivieri* (Reptilia, Lacertidae) des Îles Kerkennah (Tunisie)**
Saïd NOUIRA..... 37
- * **La pêche et l'exploitation du varan du Nil (*Varanus n. niloticus*) dans la région du lac Tchad**
Vivian de BUFFRÉNIL.....47

CONTENTS

- * **Limb reduction in reptiles and the embryonic beginnings of a serpentiform organism**
Albert RAYNAUD..... 1
- * **Reproduction in the Aesculapian snake *Elaphe longissima* Laurenti (Reptilia, Colubridae) in western central France**
Guy NAULLEAU..... 9

* Phylogeny and systematics of Lepidosauria. How do we stand?	
Jean Claude RAGE.....	19
* Age determination and structure of two populations of <i>Mesalina olivieri</i> (Reptilia, Lacertidae) on the Kerkennah Islands (Tunisia)	
Saïd NOUIRA.....	37
* Capture and utilization of the Nile monitor (<i>Varanus niloticus</i>) in the Lake Chad region	
Vivian de BUFFRÉNIL.....	47

LA RÉDUCTION DES MEMBRES CHEZ LES REPTILES ET L'ÉDIFICATION D'UN ORGANISME SERPENTIFORME⁽¹⁾

par

Albert Raynaud

Résumé - Différentes disciplines ont participé à l'étude et à l'explication de la réduction des membres chez les Reptiles; les travaux d'anatomie comparée ont été suivis par ceux d'embryologie. L'analyse embryologique comparative a mis en évidence une déficience somitique plus ou moins accentuée chez les embryons de Reptiles serpentiformes; cette déficience est responsable d'une première réduction des membres; si elle est totale, elle peut causer le non-développement du bourgeon de membre (cas des Ophidiens). La déficience somitique est suivie par la dégénérescence prématurée de la crête apicale qui se constitue au sommet du bourgeon de membre réduit; cette dégénérescence détermine l'arrêt, total ou partiel, du développement du bourgeon de membre, chez ces espèces serpentiformes. Le mécanisme biochimique essentiel, révélé par l'étude autoradiographique chez les embryons d'*Anguis fragilis*, consiste en un blocage de la synthèse d'ADN dans le mésoderme du bourgeon de membre, pendant et surtout après la dégénérescence de la crête apicale. Enfin, l'embryologie suggère différentes étapes de la formation d'un organisme serpentiforme et leur déterminisme.

Mots-clés: Reptile serpentiforme. Réduction des membres. Ara-C. Synthèse d'ADN.

Summary - Comparative anatomy, and descriptive and experimental embryology have been used to explain limb reduction in serpentiform Reptiles. Comparative embryological analysis provided evidence of a somitic deficiency in the embryos of these species which is responsible for early limb reduction. A total deficiency results in non-development of the limb bud (Ophidians). Somitic deficiency is followed by premature degeneration of the apical ectodermal ridge of the limb bud totally or partially arresting limb bud development. The essential biochemical mechanism, brought to light by autoradiological study of *Anguis fragilis* embryos after thymidine incorporation, consists of a block in DNA synthesis in the mesodermal cells of the limb bud after regression of the apical ridge. The embryology suggests that there are different steps in the determination and formation of a serpentiform organism.

Key-words: Serpentiform Reptile. Limb reduction. Ara-C. DNA synthesis.

I. INTRODUCTION

La réduction ou la perte des membres se rencontrent fréquemment chez les Reptiles. Ces états ont d'abord donné lieu à diverses interprétations: ils pourraient être la conséquence du non-usage (Lamarck, 1809); du non-usage et des effets de la sélection naturelle (Darwin, 1868); d'une réduction adaptative (Steiner et Anders, 1946; Gans, 1975), etc. Une autre hypothèse fait de la réduction des membres la conséquence directe de l'allongement du corps, c'est-à-dire de l'augmentation du nombre des vertèbres (Cuénot, 1921); elle reçut, quelques années plus tard une

Manuscrit accepté le 7 février 1992

(1) Communication présentée au colloque SHF d'Orsay (19-22 juin 1991)

première vérification de la part de l'anatomie comparée quand on constata que dans une famille donnée de Reptiles serpentiformes, l'augmentation du nombre de vertèbres présacrées s'accompagnait d'une réduction des membres (Sewertzoff, 1931; Stokely, 1947; Gasc, 1967); mais les diverses fonctions des somites n'étant pas complètement connues à l'époque, le mécanisme de cette corrélation resta inexplicé.

Laissant de côté les hypothèses, j'entrepris, à partir de 1960, une étude embryologique du développement des membres réduits de divers Reptiles serpentiformes. Je la complétois ensuite par une étude expérimentale: obtention, au laboratoire, par voie chimique, de la réduction des membres chez une espèce pentadactyle (*Lacerta viridis*, Laur.). Cette étude fut suivie de la mise en évidence, en autoradiographie, du mécanisme biochimique responsable de la réduction évolutive des membres de l'Orvet (*Anguis fragilis*, L.).

Divers collaborateurs ont participé à une partie de ces recherches: Mme Renous, MM. Gasc, Pieau et Vasse, à Sannois, pour l'analyse embryologique descriptive de la formation des membres chez plusieurs espèces serpentiformes; et, à Toulouse, Mme Brabet pour l'analyse ultrastructurale de l'ébauche du membre, Mme Clergue-Gazeau pour l'identification des doigts réduits ou absents, Mme Kan pour l'autoradiographie.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Diverses méthodes d'étude ont été mises en oeuvre: l'analyse embryologique descriptive, en premier lieu, fondée sur l'examen des coupes sériées des ébauches des membres chez des embryons de Reptiles pentadactyles (*Lacerta viridis*, Laur.) et de Reptiles serpentiformes (*Anguis*, *Scelotes*, *Chalcides*, etc.); puis, une étude expérimentale mettant en oeuvre l'administration de cytosine-arabinofuranoside à des embryons de *Lacerta viridis* (cette substance a été injectée dans le sac vitellin, à différents stades du développement des oeufs et à des doses allant de 17 à 70 $\mu\text{g}/\text{oeuf}$); enfin, une étude autoradiographique, après incorporation de thymidine tritiée, des ébauches des membres chez les embryons de *Lacerta viridis* et d'*Anguis fragilis* (les détails techniques sont précisés dans le paragraphe suivant). Les oeufs utilisés dans ces expériences ont été obtenus grâce à des élevages constitués au laboratoire de Sannois et, depuis plusieurs années, au laboratoire de Vabre.

III. RÉSULTATS

A. Analyse embryologique du développement des membres chez des Reptiles serpentiformes

Cette analyse, effectuée chez les embryons de diverses espèces serpentiformes révéla une déficience somitique précoce, responsable d'une première réduction du membre ou même de sa non-formation (chez

les Ophidiens). La déficience somitique est toujours associée à l'augmentation du nombre total des somites, chez ces embryons: il y a là, une corrélation qui doit relever d'un mécanisme morphogénétique entrant en jeu précocement. Ainsi, l'étude embryologique permet d'envisager l'enchaînement suivant des premières étapes de la réduction du membre: l'augmentation du nombre des somites chez l'embryon correspondant à l'allongement du corps doit résulter de modifications génétiques déterminant des changements dans la formation et le mode de segmentation des lames segmentaires, donc dans le mécanisme de la somitogenèse; à partir de là, la corrélation morphogénétique envisagée ci-dessus doit provoquer une réduction de la participation somitique à la formation initiale du membre, donc, automatiquement, une réduction du membre; cette dernière ne relève donc pas d'un effet adaptatif direct au cours de la vie adulte, mais d'un mécanisme embryonnaire réalisant une corrélation morphogénétique.

A la déficience somitique s'ajoute une dégénérescence prématurée de la crête apicale qui se forme au sommet de l'ébauche réduite du membre: chez tous les Reptiles serpentiformes, cette crête est incomplètement différenciée (Raynaud *et al.*, 1979) et elle dégénère prématurément, plus ou moins complètement suivant les espèces. Or, il a été établi chez l'embryon de Poulet, que l'excision chirurgicale de la crête apicale entraîne l'arrêt du développement et de la différenciation de l'ébauche du membre; il est logique d'admettre que la dégénérescence prématurée de la crête apicale, chez les embryons de Reptiles serpentiformes entraîne l'arrêt du développement du bourgeon du membre; cet arrêt sera d'autant plus prononcé ou total, que la dégénérescence de la crête aura été plus précoce et plus complète.

Déficience somitique et dégénérescence de la crête apicale permettent ainsi d'expliquer tous les degrés de réduction des membres qui s'observent chez les Reptiles serpentiformes.

B. Obtention expérimentale de la réduction des membres chez les embryons de *Lacerta viridis*, par action de la cytosine-arabinofuranoside

La cytosine-arabinofuranoside (Ara-C), puissant inhibiteur de la synthèse d'ADN, s'est révélée fortement tératogène chez les embryons de Poulet (Karnofsky et Lacon, 1966) et chez les embryons de Mammifères (Rat, Souris) (Ritter *et al.*, 1971, 1973; Kochhar *et al.*, 1978). Parmi les malformations qu'elle provoque figurent de nombreuses anomalies des membres.

Introduite dans le sac vitellin des oeufs de *Lacerta viridis*, à divers stades de leur développement, l'Ara-C a engendré des malformations corporelles variées et de nombreux arrêts de développement des membres: 150 oeufs ont été traités entre le 6^{ème} et le 12^{ème} jour de l'incubation par des doses allant de 17 à 70 μg par oeuf (pour chaque oeuf, une seule injection a lieu et la dose injectée est connue avec une précision de 0,1 μg). 131 embryons ont survécu à ce traitement; ils présentaient des réductions des membres (amélie, micromélie, oligodactylie) d'autant plus accentuées que l'injection d'Ara-C avait été plus précoce et la dose plus élevée (Raynaud, 1991).

Les réductions digitales provoquées par l'Ara-C sont variées: pattes tétradactyles, tridactyles, bidactyles, monodactyles, adactyles; elles sont fréquentes: ainsi, 21,5% des embryons traités possèdent au moins une patte tétradactyle. D'autre part, la même réduction digitale est souvent présente aux 4 pattes d'un même embryon; pour la genèse de ce type de malformation, certains stades du développement sont particulièrement sensibles; pour ces périodes de grande sensibilité, les pourcentages maxima suivants de malformations ont été observés: après action de l'Ara-C entre les stades 6 et 10 jours de l'incubation, 23,4% des embryons ont les 4 pattes tétradactyles et 10,8% des embryons ont les 4 pattes monodactyles. De même, après injection entre les stades 6 et 12 jours, 3% des embryons ont les 4 pattes tridactyles. Entre les stades: 6 jours 16 heures et 11 jours, 6% des embryons ont les 4 pattes bidactyles et 20,7% des embryons ont les 4 pattes ectropodes.

La réduction digitale induite par l'Ara-C obéit à certaines règles: dans les cas de tétradactylie, c'est pour la presque totalité des cas, le doigt I qui fait défaut; dans les autres cas c'est le doigt V qui manque; dans le cas de tridactylie, manquent les doigts I et V; dans les cas de bidactylie, les doigts I, II et V; dans les cas de monodactylie, c'est toujours le doigt IV qui est présent (Raynaud et Clergue-Gazeau, 1986; Raynaud, 1991).

Comment l'Ara-C agit-elle pour provoquer ces réductions digitales ? Il a été établi, chez les Mammifères (Furth et Cohen, 1968), que cette substance, bloquant la formation de l'ADN polymérase, provoque un arrêt ou une forte diminution du taux de synthèse de l'ADN. Une étude autoradiographique, après incorporation de thymidine tritiée, chez les embryons de *Lacerta viridis*, a montré que l'Ara-C produit un fléchissement important de la synthèse d'ADN dans les cellules mésodermiques des ébauches des membres, entraînant un arrêt de la prolifération mitotique et la mort de nombreuses cellules mésodermiques; la croissance ou la formation des rayons digitaux sont ainsi arrêtées (Raynaud et Kan, 1988).

La comparaison des membres des embryons de *Lacerta viridis* réduits par action de l'Ara-C et des membres réduits naturellement chez les Reptiles serpentiformes montre de grandes similitudes de structure entre les deux types. D'autre part, les règles régissant l'ordre de disparition des doigts et les séquences de réduction sont les mêmes dans les deux cas (réduction expérimentale par l'Ara-C et réduction évolutive). Ces similitudes suggèrent l'intervention d'un mécanisme identique ou très semblable dans les deux types de réduction. Ceci nous a conduit à rechercher si les réductions naturelles des membres chez les Reptiles serpentiformes ne relèveraient pas, également, d'un arrêt ou d'un fléchissement temporaires de la synthèse d'ADN dans le mésoderme de l'ébauche des membres.

C. Mise en évidence d'un fléchissement du taux de synthèse de l'ADN dans le mésoderme du bourgeon de membre de l'Orvet (*Anguis fragilis*, L.), avant l'arrêt du développement de ce bourgeon

Une étude autoradiographique des variations du taux de synthèse de l'ADN dans les ébauches des membres des embryons d'Orvet à différents stades de leur développement, avant, pendant et après la régression de la

crête apicale de cette ébauche, a été effectuée (Raynaud et Kan, 1989). 27 oeufs ont été utilisés pour cette étude; chacun d'entre eux a reçu dans le sac vitellin, une injection de 10 μ Ci de thymidine tritiée (activité spécifique: 25 Ci/mM). 5 heures après l'injection du précurseur, les embryons ont été sacrifiés et fixés au Bouin. Après inclusion dans la paraffine et coupe en série, les sections, déparaffinées et humides, ont été trempées dans une émulsion nucléaire Ilford (type K5); après 13 jours d'exposition, l'émulsion a été développée et les coupes colorées à l'hémalun.

L'examen des autoradiogrammes montre que le mésoderme de l'ébauche du membre est fortement marqué aux stades précoces du développement de l'ébauche (indice de marquage compris entre 38 et 43%); ensuite, le taux de synthèse de l'ADN décroît, légèrement d'abord (l'indice de marquage n'est que de 33 à 35% à la fin de la période de dégénérescence de la crête apicale) puis assez fortement: 24 à 30 heures après la fin de la dégénérescence de la crête apicale, la valeur de l'indice de marquage n'est plus que de 15 à 23%. Corrélativement, il se produit une réduction de la prolifération mitotique et de nombreuses dégénérescences cellulaires apparaissent dans le mésoderme du bourgeon de membre; une étude détaillée montre que cette mort cellulaire, conséquence de l'arrêt de synthèse de l'ADN constitue le facteur terminal de l'arrêt du développement de l'ébauche du membre de l'Orvet.

L'ensemble de ces recherches montre que la chute du taux de synthèse de l'ADN dans les cellules mésodermiques des bourgeons de membre constitue, à l'échelle cellulaire, le facteur biochimique responsable de la réduction évolutive des membres de l'Orvet. Cette réduction est due à un arrêt du développement du bourgeon, réalisé par un mécanisme embryonnaire.

D. La construction d'un organisme serpentiforme

L'embryologie a mis en évidence, chez tous les Reptiles serpentiformes, une modification du mécanisme de la somitogenèse: il se forme un nombre de somites supérieur au nombre qui caractérise les espèces non serpentiformes, à membres bien développés, de la même famille. De plus, chez tous les embryons dont le nombre de somites est ainsi accru, il se produit une réduction du nombre des somites qui participent au développement initial du membre. Une relation de causalité, une corrélation morphogénétique, doit donc exister entre ces deux phénomènes (voir, p. 4) (Raynaud, 1972, 1974, 1977, 1985, 1990). Lorsque le nombre de somites est très élevé, comme c'est le cas pour les embryons d'Ophidiens, aucun somite ne forme de prolongement ventral dans la région thoracique antérieure et il ne se développe pas de membre antérieur. Quelques prolongements somitiques dans la région postérieure permettent, chez certaines espèces, la formation d'un membre pelvien rudimentaire. La corrélation que nous venons d'envisager permet de comprendre comment la réduction des membres est automatiquement associée à l'allongement du corps. Gasc et Renous (1989) ont proposé un mécanisme théorique faisant intervenir deux systèmes oscillants, avec activateur et inhibiteur rétroactif, pour expliquer cette liaison entre

morphogénèse axiale et morphogénèse appendiculaire.

L'augmentation générale du nombre des somites chez les embryons de Reptiles serpentiformes conduisant à l'augmentation du nombre des corps vertébraux s'accompagne de l'augmentation du nombre des côtes, des vaisseaux, des nerfs segmentaires et également d'un allongement du coelome et de toutes les ébauches d'organes insérées dans la paroi dorsale de la cavité coelomique (reins, gonades, etc.). La réduction des membres étant associée à ces transformations, le nouvel organisme offre déjà les premières caractéristiques d'une transformation vers le type serpentiforme.

Mais les modifications de structure associées aux précédentes ne s'arrêtent pas là. Comme nous l'avons montré (Raynaud et Clairambault, 1978), la structure de la moelle épinière d'un embryon de *Lacerta viridis* se modifie, consécutivement à la suppression des membres, dans le sens d'une configuration caractéristique des Reptiles serpentiformes (disparition des "colonnes motrices" ventro-latérales); cette dernière doit donc vraisemblablement être liée à la réduction ou à la perte des membres. De plus, nous avons constaté récemment que l'augmentation du nombre des somites entraînait des modifications de la conformation du crâne et de la région cervicale: ainsi, chez l'embryon d'Orvet, deux somites de plus que chez l'embryon de *Lacerta viridis* s'incorporent à la partie postérieure du crâne (Raynaud, Renous, Gasc et Clergue-Gazeau, 1990); corrélativement prend naissance une réduction de la région cervicale. Le même déterminisme doit entrer en jeu chez les autres Reptiles serpentiformes.

Ces données nous permettent d'entrevoir maintenant comment ont pu prendre naissance ces grandes étapes de la transformation d'un organisme tétrapode en organisme serpentiforme.

Il est d'autres caractéristiques des Reptiles serpentiformes qui ne paraissent pas liées embryologiquement à la modification de la somitogénèse ou à l'arrêt du développement des membres (modification des organes des sens, des dispositifs osseux et musculaires tels que ceux du crâne, de la colonne vertébrale, etc.). Il est toutefois possible que leur déterminisme génétique soit relié à celui des transformations précédentes par l'entrée en jeu de gènes intégrateurs, d'effets pléiotropiques, etc. Nous avons envisagé que le même mécanisme biochimique que celui impliqué dans la réduction des membres (une chute du taux de synthèse de l'ADN) puisse également intervenir dans les modifications régressives frappant les ébauches d'autres organes, chez les Reptiles serpentiformes (Raynaud, 1985). Or, récemment, nous avons constaté que l'Ara-C, puissant inhibiteur de la synthèse d'ADN, déterminait chez les embryons de *Lacerta viridis*, des transformations de la ceinture pelvienne présentant certaines similitudes avec celles qui s'observent dans la ceinture pelvienne des embryons d'*Anguis fragilis* et d'autres Reptiles serpentiformes (Raynaud et Clergue-Gazeau, 1991).

Ainsi s'ouvre une nouvelle voie, expérimentale cette fois, pour l'analyse des transformations qui ont conduit au passage de l'organisme tétrapode à membres bien développés, à l'organisme serpentiforme, apode ou à membres réduits.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CUENOT, L. (1921) - La genèse des espèces animales (2^{ème} édition). Félix Alcan, Paris, 558 p.
- DARWIN, CH. (1868) - The variations in animal and plants under domestication. John Murray, Londres.
- FURTH, J.J. et COHEN, S.S. (1968) - Inhibition of mammalian DNA polymerase by the 5-triphosphate of 1- β -D-arabinofuranosyladenine. *Cancer Res.*, 28: 2061-2067.
- GANS, C. (1975) - Tetrapod limbleness: evolution and functional corollaries. *Am. Zool.*, 15: 455-467.
- GASC, J.-P. (1967) - Retentissement de l'adaptation à la locomotion apode sur le squelette des squamates. In "Evolution des Vertébrés", *Colloque Intern. C.N.R.S.*, pp. 373-394.
- GASC, J.-P. et RENOUS, S. (1989) - Les données ontogénétiques peuvent-elles expliquer l'origine évolutive des Squamates apodes ? In "Ontogenèse et Evolution", *Colloque Intern. C.N.R.S., Dijon*, 1986; *Geobios*, mémoire spécial N° 12 (380 p.), pp. 173-186, Edition de l'Université Claude Bernard, Lyon.
- KARNOFSKY, D.A. et LACON, C.R. (1966) - The effects of 1- β -D-arabinofuranosylcytosine on the developing chick embryo. *Biochem. Pharmac.*, 15: 1435-1442.
- KOCHHAR, D.M., PENNER, J.D. et Mc. DAY, J.A. (1978) - Limb development in Mouse embryo. II - Reduction defects, cytotoxicity and inhibition of DNA synthesis produced by cytosine arabinoside. *Teratology*, 18: 71-92.
- LAMARCK, J.-B. (1809) - Philosophie Zoologique ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux. Dentu, Paris (t.1 et t.2, 428 et 475 p.).
- RAYNAUD, A. (1972) - Morphogenèse des membres rudimentaires chez les Reptiles: un problème d'embryologie et d'évolution. *Bull. Soc. Zool. France*, 97: 469-485.
- RAYNAUD, A. (1974) - Données embryologiques sur la réduction des membres chez les Reptiles. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 110: 26-40.
- RAYNAUD, A. (1977) - Les diverses modalités de la réduction des membres chez les embryons de Reptiles. In "Mécanismes de la réduction des organes chez les embryons de Vertébrés". *Colloque intern. C.N.R.S. N° 266* (423 p.), pp. 201-217, Les Editions du C.N.R.S., Paris.
- RAYNAUD, A. (1985) - Development of limbs and embryonic limb reduction. In "Biology of the Reptilia". Gans, C. et Billet, F. édit. *Development*, Vol. 15 (731 p.), pp. 59-148. John Wiley and Sons, New York.
- RAYNAUD, A. (1990) - Developmental mechanisms involved in the embryonic reduction of limbs in Reptiles. *Int. J. Dev. Biol.*, 34: 233-243.
- RAYNAUD, A. (1991) - Modifications de la structure des mains et des pieds des embryons de Lézard vert (*Lacerta viridis*, Laur.) sous l'effet de la cytosine-arabinofuranoside. *Ann. Sci. Nat., Zoologie*, 13^{ème} Série, 12: 11-38.
- RAYNAUD, A. et CLAIRAMBAULT, P. (1978) - Effets de l'ablation des membres postérieurs sur l'organisation des cornes ventrales de la moelle épinière, dans la région lombaire, chez les embryons de Lézard vert (*Lacerta viridis*, Laur.). *C. R. Acad. Sci., Paris*, Série D, 286: 113-116.

RAYNAUD, A. et CLERGUE-GAZEAU, M. (1986) - Identification des doigts réduits ou manquants dans les pattes des embryons de Lézard vert (*Lacerta viridis*, Laur.) traités par la cytosine-arabinofuranoside. Comparaison avec les réductions digitales naturelles des espèces de Reptiles serpentiformes. *Arch. Biol. (Bruxelles)*, 97: 279-299.

RAYNAUD, A. et CLERGUE-GAZEAU, M. (1991) - Effets de la cytosine-arabinofuranoside sur le développement de la ceinture pelvienne et de la région cloacale externe des embryons de Lézard vert (*Lacerta viridis*, Laur.). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 127 : 43-55.

RAYNAUD, A. et KAN, P. (1988) - Données autoradiographiques obtenues avec la thymidine tritiée, sur la réduction expérimentale et évolutive des membres chez les Reptiles. *C. R. Acad. Sci., Paris, Série III*, 307: 349-355.

RAYNAUD, A. et KAN, P. (1989) - Fléchissement du taux de synthèse de l'ADN dans le mésoblaste de l'ébauche du membre, après la dégénérescence de la crête épiblastique apicale, chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis*, L.). *C. R. Acad. Sci., Paris, Série III*, 308: 411-416.

RAYNAUD, A., BRABET, J. et ADRIAN, M. (1979) - Étude ultrastructurale comparative de la crête apicale des ébauches des membres des embryons d'Orvet (*Anguis fragilis*, L.) et de Lézard vert (*Lacerta viridis*, Laur.). *Arch. Anat. micr. Morph. exp.*, 68: 301-332.

RAYNAUD, A., RENOUS, S., GASC, J.-P. et CLERGUE-GAZEAU, M. (1990) - Contribution à la recherche des homologies dans la région cervicale de l'embryon de Lézard vert (*Lacerta viridis*, Laur.) et de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis*, L.). *Amphibia Reptilia*, 11: 339-350.

RITTER, E.J., SCOTT, W.J. et WILSON, J.G. (1971) - Teratogenesis and inhibition of DNA synthesis induced in Rat embryos by cytosine-arabinoside. *Teratology*, 4: 7-14.

RITTER, E.J., SCOTT, W.J. et WILSON, J.G. (1973) - Relationship of temporal patterns of cell death and development to malformations in the Rat limb. Possible mechanisms of teratogenesis with inhibitors of DNA synthesis. *Teratology*, 7: 219-226.

SEWERTZOFF, A.N. (1931) - Studien ueber die Reduktion der Organe der Wirbeltiere. *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, 53: 611-700.

STEINER, H. et ANDERS, G. (1946) - Zur Frage der Entstehung von Rudimenten. Die Reduktion der Gliedmassen von *Chalcides tridactylus* (Laur.). *Rev. Suisse Zool.*, 53: 537-546.

STOKELY, P.S. (1947) - Limbleness and correlated changes in the girdles of a comparative morphological series of Lizards. *Am. Midl. Nat.*, 38: 725-754.

A. RAYNAUD
Laboratoire de Biologie, Route de la Glévade
81330 VABRE (France)
et
Laboratoire de Zoologie, Université Paul Sabatier
118, Route de Narbonne
31062 TOULOUSE (France)

REPRODUCTION DE LA COULEUVRE D'ESCALAPE *Elaphe longissima* LAURENTI (REPTILIA, COLUBRIDAE) DANS LE CENTRE OUEST DE LA FRANCE⁽¹⁾

par

Guy Naulleau

Résumé - Les plus grands individus rencontrés mesurent 155 cm pour les mâles (n = 60) et 121 cm pour les femelles (n = 47). La *sex-ratio* est de 1,23 en faveur des mâles. Les plus petits individus pouvant se reproduire pour la première fois mesureraient 74 cm de longueur totale pour les mâles et 85 cm pour les femelles. Le cycle reproducteur du mâle est annuel et peu dépendant de ses réserves lipidiques. Des spermatozoïdes sont présents dans les voies génitales mâles tout au long de l'année. L'accouplement a lieu entre le début mai et la mi-juin. L'ovulation se situe dans la deuxième quinzaine de juin. La ponte observée entre le 20 juillet et le 12 août représente 19 à 39% du poids des femelles qui ont déposé leurs oeufs. Le nombre d'oeufs par ponte est de 6,7 +/- 1,75 (n = 20). Les oeufs pèsent 9,28 +/- 2,4 g (n = 37) et mesurent 38,39 +/- 3,18 mm x 19,89 +/- 0,84 mm (n = 14). Les jeunes qui naissent en général en septembre mesurent 28,4 +/- 2,88 cm et pèsent 6,17 +/- 1,14 g (n = 8). Les réserves de graisse conditionnent la périodicité du cycle reproducteur de la femelle qui n'est pas toujours annuel. Il existe un seuil de l'Indice des Matières de Réserve (I.M.R.) (0,55) au dessous duquel il n'y a pas reproduction.
Mots-clés : *Elaphe longissima*. Reproduction. Mâle. Femelle. Réserves lipidiques.

Summary - The longest male (n = 60) and female specimens (n = 47) observed were respectively 155 and 121 cm. The male/female ratio was 1.23/1. No breeding activity was observed in males and females of respectively less than 74 and 85 cm. Depending a little on fat reserves, males can breed every year. Spermatozoa were present in the genital ducts throughout the year. Mating took place from the beginning of May to mid-June. Females ovulated in the second half of June. Eggs were laid from 20 July to 12 August and represented 19-39% of post-laying body weight. Mean number was 6.7 +/- 1.75 (n = 20). Mean weight (n = 37) was 9.28 +/- 2.4 g, and mean length and diameter (n = 14) were respectively 38.39 +/- 3.28 and 19.89 +/- 0.84 mm. Hatching was generally in September, and mean hatchling length and weight (n = 8) was respectively 28.4 +/- 2.88 cm and 6.17 +/- 1.14 g. Breeding annually depended on body fat reserves, and an index (I.M.R.) gave a threshold value of 0.55.

Key-words: *Elaphe longissima*. Reproduction. Male. Female. Fat reserves.

I. INTRODUCTION

Les données de la littérature sur la reproduction de la Couleuvre d'Esculape sont parfois contradictoires, incomplètes ou imprécises (Rollinat, 1934; Angel, 1946; Fretey, 1987 et Naulleau, 1987). Le suivi d'individus marqués dans la nature et en terrariums, sur plusieurs années consécutives, et l'observation de serpents morts accidentellement nous ont permis d'accumuler les données originales exposées dans ce travail.

Manuscrit accepté le 7 février 1992

(1) Communication présentée au colloque de la S.H.F. d'Orsay (19-22 Juin 1991)

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les couleuvres d'Esculape étudiées provenaient toutes du Sud des Deux-Sèvres. Certains individus capturés en dehors de la Forêt de Chizé ont été gardés en terrariums extérieurs. Ces terrariums sont adossés à un bâtiment et exposés au Sud. Ils mesurent 3,50 m de long, 2,50 m de large et 1 m de haut et sont entièrement grillagés avec du grillage soudé à maille carrée de 6 mm de côté. Un talus d'hivernage contient des abris enterrés à 40 cm de profondeur où les variations de température sont très amorties. Ces terrariums subissent les conditions climatiques naturelles. Durant la période active, les couleuvres sont nourries de souris d'élevage *ad libitum*. L'effectif de chaque terrarium varie de 1 à 5 couples de couleuvres adultes. Les observations ont également été faites sur les individus trouvés écrasés sur les routes. Les premières données remontent à 1970. A partir de 1980, en forêt de Chizé, dans les environs immédiats du laboratoire (46°07 de latitude Nord et 0°25 de longitude Ouest), les couleuvres d'Esculape (subadultes et adultes) ont été capturées, marquées, relâchées et certaines recapturées. 60 mâles différents ont été étudiés et il y a eu 37 recaptures. 47 femelles différentes ont été examinées et il y a eu 32 recaptures. Chaque couleuvre manipulée a été mesurée (longueur totale), pesée, et le sexe déterminé par pression sur la base de la queue. Lorsque les serpents ont mangé récemment (proies dans l'estomac), ils sont gardés en cage au laboratoire durant la digestion et repesés après l'évacuation des excréments. Une bonne partie de l'échantillon a été examinée du point de vue de la reproduction: 52 mâles et 76 femelles (captures et recaptures). Les exemplaires écrasés ont été disséqués lorsque cela était possible. Les individus vivants ont subi divers examens non traumatisants. L'accouplement est difficile à observer dans la nature, mais une technique permet de savoir si les femelles ont été inséminées. La partie postérieure du corps du Serpent est massée délicatement; le mucus cloacal ainsi obtenu, est étalé sur une lame et examiné au microscope. La présence de spermatozoïdes indique qu'il y a eu accouplement et il est d'autant plus récent que les spermatozoïdes sont nombreux (Fukada, 1959; Naulleau, 1986). Cet examen permet de situer la période d'accouplement des femelles. La même technique utilisée chez les mâles permet de détecter la présence de spermatozoïdes dans le prélèvement cloacal et même de recueillir du sperme qui est dilué avant examen au microscope. La période d'ovulation a été déterminée par radiographie (Naulleau et Bidault, 1978; 1981) et par palpation, ce qui nous renseignait également sur le nombre d'oeufs avant la ponte, avec une erreur de +/- 1. Les oeufs ont été mesurés et pesés le ou les jours suivant la ponte.

Pour étudier l'influence des réserves sur la reproduction, nous avons utilisé la formule de Leloup (1976) qui donne un Indice des Matières de Réserve (I.M.R.) chez les Serpents vivants:

$$I.M.R. = P.R/P.T$$

P.R.: poids réel en grammes du serpent à étudier.

P.T.: poids théorique en grammes du Serpent en fonction de sa longueur et par rapport aux proportions d'un nouveau-né de son espèce.

$$P.T. = (L/T)^3 \times p$$

L: longueur réelle en cm du Serpent à étudier.

l : longueur moyenne en cm d'un jeune de la même espèce à sa naissance (28,4 cm pour la Couleuvre d'Esculape).

p: poids moyen en grammes, d'un jeune de la même espèce, à sa naissance (6,2 g dans le cas présent).

Les moyennes sont suivies de l'écart-type. La comparaison des moyennes a été faite à l'aide du test t.

RÉSULTATS

Les plus grands individus rencontrés sont des mâles avec une longueur totale de 1,55 m et une masse corporelle de 506 g. Chez les femelles, ces valeurs sont respectivement de 121 cm et 233 g (après la ponte). Chez les mâles, la taille minimale à laquelle nous avons trouvé des spermatozoïdes dans un prélèvement cloacal est de 74 cm. La plus petite femelle reproductrice observée (4 oeufs) avait une longueur totale de 85 cm. Si l'on compare la taille des mâles et des femelles capables de se reproduire (à partir de 74 cm pour les mâles et 85 cm pour les femelles), nous avons pour les mâles une moyenne de $113,79 \pm 21,33$ cm (n = 56) et pour les femelles $101,11 \pm 9,03$ cm (n = 45). Les femelles sont donc plus petites que les mâles, les tailles moyennes chez les deux sexes étant significativement différentes (t = 3,74; dl = 99; p < 0,001). La *sex-ratio* des individus observés est de 1,23 en faveur des mâles.

A. Mâles

Le cycle reproducteur des mâles est annuel. Excepté en novembre où nous n'avons pas de données, nous avons trouvé tout au long de l'année des spermatozoïdes dans les prélèvements cloacaux (fig. 1). La présence de spermatozoïdes n'est pas liée à l'abondance de réserves puisque nous en trouvons aussi bien chez des animaux n'ayant pas ou pratiquement plus de corps gras (I.M.R. < 0,4) que chez des individus bien pourvus en graisse (I.M.R. > 0,6) ce qui est également net chez les deux mâles (1 et 2) suivis sur plusieurs années (fig. 1). Les réserves des mâles sont maximales durant la belle saison.

B. Femelles

L'accouplement a lieu entre le début mai et la mi-juin. Il n'a pas été décelé d'accouplement d'automne (fig. 2). L'ovulation se situe dans la 2^{ème} quinzaine de juin. La ponte, relativement tardive, a lieu entre le 20 juillet et le 12 août. Elle représente 19 à 39% (x = 27,28 +/- 7,91%; n = 5) du poids des femelles après la ponte. Sur 20 femelles ou portées examinées, le nombre moyen d'oeufs par ponte varie de 4 à 10 (x = 6,7 +/-

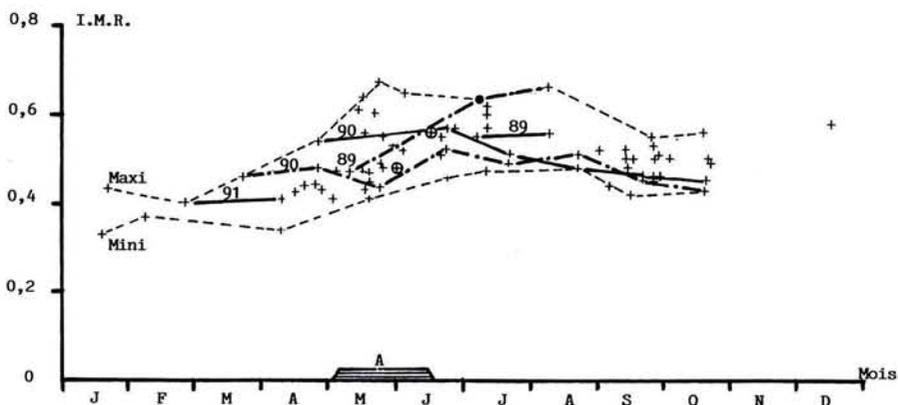


Figure 1 : Indice de Matières de Réserve (I.M.R) et présence de spermatozoïdes lors du prélèvement cloacal au cours de l'année chez le mâle. **A** : Période d'accouplement. **Maxi**: Évolution du maximum de l'I.M.R. **Mini**: Évolution du minimum de l'I.M.R. **+**: Présence de spermatozoïdes. **⊕**: Accouplements observés. **●**: Absence de spermatozoïdes. **●-●-**: Évolution de l'I.M.R. du mâle 1 au cours des années 1989 et 1990. **—**: Évolution de l'I.M.R. du mâle 2 au cours des années 1989, 1990 et 1991.

1,75). Il existe une légère corrélation significative ($r = 0,49$; $p < 0,05$) entre le nombre d'œufs et la longueur des femelles (fig. 3). Le poids des œufs lors de la ponte est en moyenne de $9,3 \pm 2,4$ g ($n = 37$) avec des variations de moyenne importantes selon les pontes (de $6,55 \pm 0,8$ à $11,6 \pm 2$ g). Des variations analogues sont observées dans les dimensions des œufs qui ont en moyenne $38,39 \pm 3,28$ mm de long sur $19,89 \pm 0,84$ mm de diamètre ($n = 14$). Les jeunes qui naissent, généralement en septembre, mesurent en moyenne $28,4 \pm 2,88$ cm (24 à $32,5$ cm) et pèsent $6,17 \pm 1,14$ g ($4,5$ à $7,8$ g) ($n = 8$). Les jeunes étant trouvés dans la nature à la période des éclosions il ne nous est pas possible de savoir s'il y a des variations inter ou intra ponte et s'il y a des relations entre la taille ou le poids des œufs et ceux des jeunes à l'éclosion.

Le cycle reproducteur des femelles est très dépendant des réserves de graisse qui conditionnent sa périodicité. Ainsi, il existe un seuil de l'Indice des Matières de Réserves (I.M.R.) (0,55), à la période des accouplements, au-dessous duquel il n'y a pas reproduction (fig. 2). Les 3 femelles reproductrices l'année de capture (3, 4 et 5), suivies ultérieurement en terrarium où leur I.M.R. est resté inférieur à 0,55 illustrent clairement ce phénomène (fig. 2). Lorsque l'I.M.R. est proche de 0,4, les femelles ne possèdent plus de corps adipeux ou très peu. Des femelles ayant un I.M.R. inférieur au seuil de reproduction (0,55) peuvent s'accoupler mais ne se reproduisent pas. C'est le cas de deux femelles : une de 104 cm de longueur pesant 157 g (I.M.R. = 0,52) capturée le 30 mai 1985, et une autre de 105 cm pesant 156 g (I.M.R. = 0,50) capturée le 7 juin 1988. Certaines femelles ne se reproduisent donc pas tous les ans. Sur 50 femelles

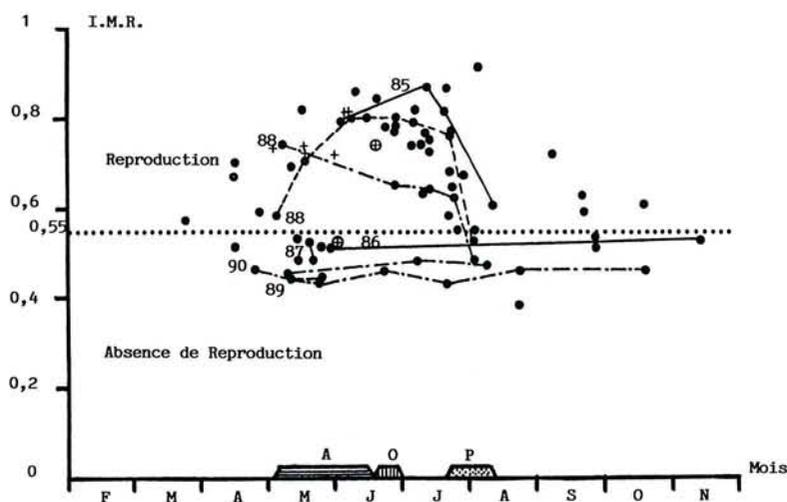


Figure 2 : Indice de Matière de Réserve (I.M.R.) et présence de spermatozoïdes lors du prélèvement cloacal au cours de l'année chez la femelle. A: Période d'accouplement. O: Période d'ovulation. P: Période de ponte. +: Présence de spermatozoïdes. ⊕: Accouplements observés. ●: Absence de spermatozoïdes. -●-: Évolution de l'I.M.R. de la femelle 3 au cours des années 1988, 1989 et 1990. —: Évolution de l'I.M.R. de la femelle 4 au cours des années 1985, 1986 et 1987. -.-: Évolution de l'I.M.R. de la femelle 5 au cours des années 1988 et 1989.

capturées ou recapturées dans la nature, au printemps ou en été, de taille supérieure ou égale à 85 cm (longueur de la plus petite femelle observée reproductrice), 41 soit 82% sont reproductrices, 8 soit 16% ne sont pas reproductrices et une (2%) ayant un I.M.R. de 0,55, correspondant au seuil de reproduction, ne peut être classée avec certitude dans une catégorie ou dans l'autre.

IV. DISCUSSION

Les femelles atteignent des tailles inférieures à celles des mâles (Rollinat, 1934; Naulleau, 1987). Nos résultats sont en accord avec ces données, mais la plus grande femelle observée (121 cm) est beaucoup plus petite que la taille (160 cm) citée par Rollinat (1934). La taille moyenne des femelles est significativement différente de celle des mâles ($P < 0,001$). Il est fort probable que les mâles se reproduisent plus tôt que les femelles puisque des spermatozoïdes ont été trouvés chez un mâle de 74 cm de longueur totale et que la plus petite femelle reproductrice mesurait 85 cm, même en admettant que la croissance des femelles soit un peu plus rapide, ce qui n'est pas démontré actuellement. La plus grande précocité des mâles à se reproduire a également été observée chez d'autres serpents. C'est le cas chez *Vipera aspis* aussi bien dans la nature (Saint-Girons, 1952) qu'en conditions contrôlées avec suppression de l'hivernage (Naulleau, 1970). Le cycle reproducteur annuel des mâles n'est pas lié à la

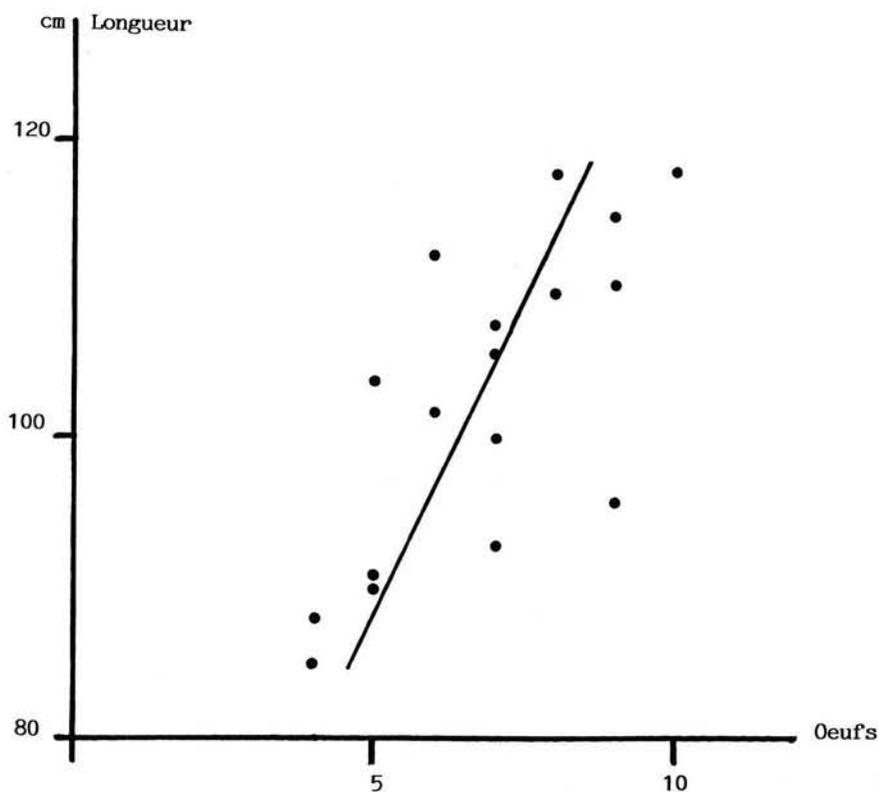


Figure 3 : Nombre d'œufs par ponte en fonction de la longueur totale de la femelle. N=20; $Y=-5,14+0,12X$; $r=0,42$; $p<0,05$.

quantité de réserves lipidiques dont ils disposent. En effet, les spermatozoïdes sont décelés tout au long de l'année, aussi bien chez les mâles pratiquement sans corps gras (I.M.R.<0,4) que chez ceux qui en ont le plus (I.M.R.>0,6). Fretey (1987) signale l'accouplement d'automne chez cette espèce, mais sans référence précise. Rollinat (1934) envisage cette possibilité mais ne peut en apporter la preuve. Tous les prélèvements récoltés au niveau du cloaque en automne chez 7 femelles différentes, dont 4 avaient un I.M.R. supérieur au seuil de reproduction (0,55) étaient tous dépourvus de spermatozoïdes bien que les mâles à cette période possèdent des spermatozoïdes dans leurs voies génitales.

L'ovulation de la Couleuvre d'Esculape (espèce ovipare), qui a lieu dans la deuxième quinzaine de juin, est plus tardive que chez les vipères européennes (ovovivipares) qui se situe fin mai - début juin (Saint-Girons, 1957; Duguay, 1963; Naulleau 1981). Chez la Couleuvre d'Esculape, comme chez les vipères, l'ovulation se fait chaque année à la même période. La

Couleuvre d'Esculape peut pondre tardivement jusqu'au 12 août. Dans les mêmes conditions climatiques, la mise bas la plus précoce observée chez *Vipera aspis* est le 22 août (Naulleau, 1981). Si l'on considère ces deux extrêmes, on remarque que l'espèce ovipare est libérée de ses oeufs peu de temps avant l'espèce ovovivipare. Dans ce cas, les deux espèces ont à peu près le même temps avant l'hivernage pour manger et reconstituer leurs réserves. Signalons toutefois que si l'on compare les deux espèces, une même année, la différence est plus importante. Ainsi, en 1980, la Couleuvre d'Esculape a pondu au plus tard le 12 août, alors que la première mise bas de *Vipera aspis* a lieu le 20 septembre (observation personnelle). L'investissement de la Couleuvre pour la reproduction représente de 19 à 39% de son poids après la ponte, alors qu'il varie de 28 à 76% chez *Vipera aspis* (Naulleau et Saint-Girons, 1981). Le nombre d'oeufs augmente avec la taille de la femelle (fig. 3). Les dimensions et le poids des oeufs lors de la ponte et des jeunes à l'éclosion présentent d'importantes variations.

Des travaux ont mis en évidence une relation étroite entre la capacité reproductrice des femelles de Serpents et leurs réserves de graisse. Chez *Crotalus viridis oreganus*, la masse des corps gras est le principal facteur contrôlant la fréquence de reproduction (Diller et Wallace, 1984). En revanche, chez *Ophiodrys aestivus*, l'alimentation printanière peut suppléer le faible stock des réserves lipidiques et fournir l'énergie nécessaire à la vitellogenèse (Plummer, 1983). Il en serait de même chez des femelles de *Thamnophis sirtalis parietalis* certaines années (Whittier et Crews, 1990). Les femelles de *Elaphe guttata* d'un groupe initialement analogue se reproduisent toutes, indépendamment de la quantité de nourriture (faible ou abondante) qui leur est distribuée (Seigel et Ford, 1991). Chez la femelle de *Elaphe longissima*, notre étude montre que les réserves, principalement lipidiques, sont importantes dans la fréquence de reproduction. Nous avons ainsi montré qu'il existe un seuil de l'Indice de Matières de Réserves (I.M.R.), 0,55 lors de la période des accouplements, au-dessous duquel les femelles ne se reproduisent pas (fig. 2). Après chaque ponte, les femelles sont au voisinage ou en-dessous de ce seuil. Ce phénomène a également été observé chez *Vipera aspis* (Bonnet *et al.*, 1992). Il arrive qu'après la reproduction, certaines femelles n'ont pas le temps d'accumuler suffisamment de réserves pour se reproduire l'année suivante. Ainsi, nous avons observé que des femelles ne se reproduisent pas certaines années.

Parmi les espèces de serpents ovipares, la fréquence de reproduction est variable. Les femelles de certains Colubridés se reproduisent annuellement comme *Carpophis amoenus* (Aldridge et Metter, 1973), *Diadophis punctatus* (Fitch, 1975), *Masticophis tæniatus* et *Pituophis melanoleucus* (Parker et Brown, 1980). Des femelles d'Elapidés (*Pseudonaja nuchalis* et *P. textilis*) peuvent même effectuer deux pontes dans l'année (Shine, 1977). En revanche, chez *Coluber constrictor* (Fitch, 1963) et *Arizona elegans* (Aldridge, 1979), un tiers des femelles ne se reproduisent pas tous les ans. Chez *Elaphe longissima*, 16% des femelles capturées dans la nature, au printemps ou en été, ne sont pas reproductrices. En terrariums extérieurs, les femelles, après une

reproduction, ont beaucoup de difficultés à refaire leurs réserves, bien qu'elles aient en permanence des souris à leur disposition. En général leur I.M.R. reste inférieur à 0,55 et elles ne peuvent donc pas se reproduire (fig. 2). Ceci provient probablement du fait que la captivité perturbe l'alimentation des couleuvres qui ne mangent pas suffisamment pour reconstituer les réserves nécessaires à la reproduction. Dans la nature, la fréquence de reproduction des femelles de *Elaphe longissima* est globalement annuelle; cependant, quelques individus peuvent ne pas se reproduire certaines années. La reproduction de cette espèce est très liée à l'importance des réserves des femelles et par conséquent aux possibilités qu'elles ont de s'alimenter et de digérer dans les meilleures conditions.

Chez les espèces ovovivipares des régions tempérées, l'effort de reproduction important des femelles et les contraintes du milieu font que celles-ci se reproduisent habituellement tous les deux ou trois ans. C'est le cas de *Vipera aspis* (Saint-Girons, 1957; Duguay, 1963 et observations personnelles) qui vit parfois en sympatrie avec *Elaphe longissima*.

(Cette étude a fait l'objet des autorisations de capture et de transport d'animaux d'espèces protégées délivrées par le Ministère de l'Environnement).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALDRIDGE, R.D. (1979) - Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. *Herpetologica*. 35 (3) : 256-261.
- ALDRIDGE, R.D. et METTER, D.E. (1973) - The reproductive cycle of the western worm snake, *Carphophis vernis* in Missouri. *Copeia*: 472-477.
- ANGEL, F. (1946) - Faune de France. Reptiles et Amphibiens. 45 Lechevalier, Paris. 204p.
- BONNET, X., NAULLEAU, G. et MAUGET, R. (1992) - Cycle sexuel de la femelle de *Vipera aspis* L. (*Reptilia*, Viperidae). Importance des réserves et aspects métaboliques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 117 (3) : 279-290.
- DILLER, L.V. et WALLACE, R.L. (1984) - Reproductive Biology of the northern pacific Rattlesnake (*Crotalus viridis oregonus*) in northern Idaho. *Herpetologica*. 40 (2) : 182-193.
- DUGUY, R. (1963) - Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L. *Vie et Milieu*. 14 : 311-443.
- FITCH, H.S. (1963) - Natural history of the racer *Coluber constrictor*. *Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.* 15 : 351-468.
- FITCH, H.S. (1975) - A demographic study of the ringneck snake (*Diadophis punctatus*) in Kansas. *Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 62 : 1-53.
- FRETEY, J. (1987) - Guide des Reptiles de France. Hatier, Paris. 255p.

- FUKADA, H. (1959) - A method for detecting copulated female snakes. *Herpetologica*, 15 : 181-182.
- LELOUP, P. (1976) - Méthode simple pour calculer approximativement et comparativement les matières de réserve des serpents vivants. *Acta Zoologica et Pathologica*, 64: 91-93.
- NAULLEAU, G. (1970) - La reproduction de *Vipera aspis* en captivité dans des conditions artificielles. *Journal of Herpetol.*, 4 (3-4) : 113-121.
- NAULLEAU, G. (1981) - Détermination de la période de l'ovulation chez *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans l'ouest de la France, étudiée par radiographie. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest de la France*, 3 (3) : 151-153.
- NAULLEAU, G. (1987) - Les Serpents de France. *Rev. Fr. Aquar. Herpetol.*, (3-4): 56p. 2^{ème} édition, mai 1987.
- NAULLEAU, G. (1986) - Effects of temperature on «gestation» in *Vipera aspis* and *Vipera berus* (Reptilia: Serpentes). *Proced. Europ. Herpetol. Meet. Prague 1985* : 489-494.
- NAULLEAU, G. et BIDAULT, C. (1978) - Détermination radiographique de l'ovulation chez la Vipère aspic (*Vipera aspis* L.) (Résumé). *Bull. Soc. Zool. France*. 103 (4) : 511-512.
- NAULLEAU, G. et BIDAULT, C. (1981) - Intervalle entre l'accouplement, l'ovulation et la parturition chez *Vipera aspis* L. (Reptiles, Ophidiens, Vipéridés), dans différentes conditions expérimentales, étudié par radiographie. *Bull. Soc. Zool. France*, 106 (2) : 137-143.
- NAULLEAU, G. et SAINT-GIRONS, H. (1981) - Poids des nouveaux-nés et reproduction de *Vipera aspis* (Reptilia: Viperidae), dans des conditions naturelles et artificielles. *Amphibia-Reptilia*, 2 (1) : 51-62.
- PARKER, W.S. et BROWN, W.S. (1980) - Comparative ecology of two colubrid snakes, *Masticophis t. taeniatus* and *Pituophis melanoleucus deserticola* in northern Utah. *Milwaukee Public. Museum* (7): 1-104.
- PLUMMER, M.V. (1983) - Annual variation in stored lipids and reproduction in green snakes (*Opheodrys aestivus*). *Copeia*. (3) : 741-745.
- ROLLINAT, R. (1934) - La vie des Reptiles de France centrale. Delagrave, Paris. 343p.
- SAINT-GIRONS, H. (1952) - Écologie et Éthologie des Vipères de France. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 14 (11^{ème} série) : 263-343.
- SAINT-GIRONS, H. (1957) - Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* (L.) dans l'ouest de la France. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 91 (3) : 284-350.
- SEIGEL, R.A. et FORD, N.B. (1991) - Phenotypic plasticity in the reproductive characteristics of an oviparous snake, *Elaphe guttata*, implications for life history studies. *Herpetologica*. 47 (3) : 301-307.
- SHINE, R. (1977) - Reproduction in Australian elapid snakes. II. Female reproductive cycles. *Aust. J. Zool.* 25 : 655-666.
- WHITTIER, J.M. et CREWS, D. (1990) - Body mass and reproduction in female red-sided garter snakes (*Thamnophis parietalis*). *Herpetologica*. 46 (2) : 219-226.

G. NAULLEAU
C.N.R.S., C.E.B.C.,
79360 VILLIERS-EN-BOIS (France)

PHYLOGÉNIE ET SYSTÉMATIQUE DES LÉPIDOSAURIENS. OÙ EN SOMMES-NOUS?

par

Jean-Claude Rage

Résumé - Ces dernières années, la phylogénie et la systématique des Lépidosauriens ont fait l'objet de plusieurs propositions qui sont discutées ici. Les Lépidosauriens sont considérés comme le groupe frère des Archosauriens, c'est-à-dire que les Diapsides sont monophylétiques. Les Squamates forment un groupe monophylétique qui est le groupe frère des Sphénodontiens. La monophylie des Lacertiliens ne peut pas être démontrée; ce taxon est probablement paraphylétique et il représente le groupe souche des Amphisbaeniens et des Serpents. La phylogénie et la systématique des Lacertiliens restent controversées. Au sein des Squamates, les affinités des Amphisbaeniens et des Serpents (et aussi des Dibamidés) ne sont pas établies. Chez les Serpents, les principaux problèmes concernent les Acrochordoïdes (groupe frère des autres Aléthinoïdes ou groupe frère des Colubroïdes?) et les formes venimeuses (sont-elles dérivées ou primitives au sein des Colubroïdes?).

Mots-clés : Amphisbaeniens. Lacertiliens. Lépidosauriens. Phylogénie. Serpents. Squamates. Systématique.

Summary - Recent studies on the phylogeny and systematics of Lepidosauria are discussed. Diapsidae are monophyletic and Lepidosauria is regarded as the sister group of Archosauria. Squamata is monophyletic and the sister group of Sphenodontia. Monophyly in the Lacertilia cannot be demonstrated, for the taxon is probably paraphyletic and forms the stem group of Amphisbaenia and Serpentes. Lacertilian phylogeny and systematics remain controversial. Within Squamata, the affinities of Amphisbaenia and Serpentes (also those of Dibamidae) have not been clarified. The main problems in Serpentes concern the Acrochordoidea (whether a sister group of the other Alethinophidia or of the Colubroidea) and venomous forms (whether derived from or primitive to the Colubroidea).

Key-words : Amphisbaenia. Lacertilia. Lepidosauria. Phylogeny. Serpentes. Squamata. Systematics.

I . INTRODUCTION

Dans la faune actuelle, Lépidosauriens et Crocodiliens (et Oiseaux) représentent les Diapsides, un groupe de Reptiles qui a connu une très forte expansion au cours du Mésozoïque avec, entre autres, les «Dinosaures», Ptérosaures, Thécodontes... Avec plus de 5700 espèces, les Lépidosauriens paraissent florissants; toutefois ces espèces se répartissent très inégalement parmi les subdivisions généralement reconnues: 1 ou 2 espèces chez les Sphénodontiens (avec l'unique genre *Sphenodon*), environ 3300 chez les Lézards, 2300 chez les Serpents et un peu plus de 130 pour les Amphisbaeniens.

Ces dernières années, diverses révisions ont concerné les Lépidosauriens et des propositions de phylogénies et classifications ont

été avancées. Apparemment, la position du groupe au sein des Reptiles fait maintenant l'objet d'un quasi-consensus. En revanche, en ce qui concerne la phylogénie des Lépidosauriens, un seul point ne semble pas prêter à discussion: Sphénodontiens d'une part, et Squamates (Lézards, Amphisbaeniens, Serpents) d'autre part, sont issus d'une même dichotomie qui correspond à la principale subdivision. Chez les Squamates, de nombreux problèmes apparaissent. Seront examinés ici les principaux aspects de la phylogénie et de la systématique des Lépidosauriens. Les caractères sur lesquels se basent les différentes phylogénies ne peuvent malheureusement pas être énumérés ici.

Notons que, sur le plan systématique, des noms désignant des groupes paraphylétiques seront utilisés. En effet, il est possible de travailler dans un esprit cladiste tout en conservant des termes s'appliquant à des ensembles paraphylétiques; il suffit que ces groupes soient clairement reconnus comme tels (Wiley, 1981). C'est le cas des Reptiles dont la structure paraphylétique est bien établie; mais il est difficile de supprimer un tel nom et, de toute façon, chacun connaît le contenu du groupe. Le cas se présente aussi, par exemple, pour les lézards (voir ci-dessous).

II . AMNIOTES, REPTILES ET LÉPIDOSAURIENS

Les Amniotes actuels se composent de trois grands groupes monophylétiques: Testudiniens, Diapsides et Mammifères. Ceci reflète la subdivision des Reptiles en trois taxons basée sur la structure de leur région temporale : les Anapsides, sans fenêtres temporales, représentés actuellement par les Testudiniens; les Synapsides, avec une seule fenêtre temporale de chaque côté (comprenant les Reptiles mammaliens, tous fossiles, et les Mammifères); les Diapsides, avec deux fenêtres temporales de chaque côté, qui regroupent tous les Reptiles actuels, autres que les Testudiniens, des Reptiles fossiles et les Oiseaux. Un quatrième groupe, les Euryapsides, était généralement reconnu; en fait, il ne représente qu'une forme modifiée de la structure diapside (Mazin, 1982). Les Diapsides actuels comportent deux ensembles monophylétiques, les Lépidosauriens et les Archosauriens. Les Lépidosauriens sont donc des Diapsides et il est maintenant généralement admis qu'ils représentent le groupe frère des Archosauriens, c'est-à-dire de l'ensemble formé actuellement par les Crocodiliens et les Oiseaux, mais qui comprend aussi des fossiles comme les Dinosauriens, les Ptérosaures, les Thécodontes... (fig. 1, A). Toutefois, la monophylie des Diapsides, donc les affinités des Lépidosauriens, a parfois été mise en doute. C'est ainsi que Tarsitano et Hecht (1984) ont supposé que la structure diapside est apparue par convergence. Reig (1967), puis Gardiner (1982) et Løvtrup (1985) se sont opposés à la monophylie des Diapsides. En se basant sur des données paléontologiques, Reig (1967), a considéré que les Lépidosauriens descendent d'Anapsides, alors que les Archosauriens dériveraient de Synapsides (fig. 1, B). Ainsi, les Lépidosauriens seraient plus étroitement apparentés aux Testudiniens qu'aux Archosauriens, ces derniers étant plus proches des Mammifères. Pour Gardiner (1982), qui s'est fondé sur les caractères anatomiques des formes actuelles, les Lépidosauriens

formeraient un groupe particulier d'Amniotes, s'opposant à tous les autres Amniotes qu'il nomme «Euamniotes», les Testudiniens s'intercalant ici entre les Lépidosauriens et les Archosauriens, ces derniers formant le groupe souche des Mammifères (fig. 1, C). Løvtrup (1985), qui ne voit pas de relations entre Archosauriens et Mammifères, intercale lui aussi les Testudiniens entre Lépidosauriens et Archosauriens. Benton (1985), et Gauthier *et al.* (1988 a) ont critiqué ces points de vue. Les analyses phylétiques récentes (Benton, 1985; Gauthier *et al.*, 1988 a; Evans, 1988; Laurin, 1991), s'ajoutant à celles de Gaffney (1980) et Reisz (1981), conduisent toutes au même résultat: les Diapsides sont monophylétiques. Il faut toutefois remarquer que Gauthier *et al.* (1988 a), en réalisant une analyse qui ne prenait en compte que les formes actuelles, ont obtenu un résultat comparable à celui de Gardiner (1982), avec des Diapsides polyphylétiques. Ce n'est qu'en incluant les fossiles que l'analyse a abouti à la monophylie des Diapsides.

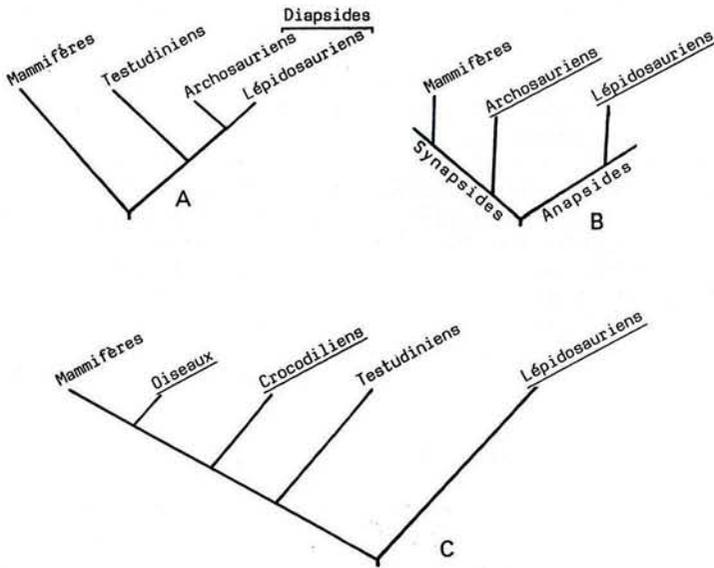


Figure 1 : Structure phylétique des Amniotes et position des Lépidosauriens. A: schéma le plus fréquemment admis, avec Diapsides monophylétiques. B: opinion de Reig (1967). C: opinion de Gardiner (1982). (En B et C, les groupes de Diapsides sont soulignés).

Nous retiendrons donc que les Diapsides (Oiseaux inclus) semblent bien être monophylétiques et que, à l'intérieur du groupe, les Lépidosauriens forment le groupe frère des Archosauriens.

Notons aussi que, pour intégrer les différents groupes fossiles qui se rattachent à la lignée menant aux Lépidosauriens, a été créé le taxon des Lépidosauromorphes, lequel englobe ces fossiles et les Lépidosauriens. Symétriquement, les Archosauromorphes comprennent les Archosauriens et divers groupes fossiles apparentés. En d'autres termes, au sein des Diapsides, les Lépidosauromorphes (dont seuls subsistent les Lépidosauriens) forment le groupe frère des Archosauromorphes (dont des Archosauriens, Oiseaux inclus, subsistent seuls).

III . LÉPIDOSAURIENS, SPHÉNODONTIENS ET LA DICHOTOMIE SQUAMATES-SPHÉNODONTIENS

Les Sphénodontiens forment un ensemble bien caractérisé, monophylétique, défini par un nombre important de caractères (Rage, 1982 a; Evans, 1984; Benton, 1985). Ils ne comprennent plus que l'unique genre *Sphenodon*, seul Lépidosaurien actuel ayant conservé sa structure diapside (les Squamates ont plus ou moins complètement perdu secondairement cette structure). Ils n'ont jamais constitué un groupe très largement répandu, mais ils étaient relativement fréquents au Mésozoïque. Les plus anciens datent du Trias.

Monophylétique, ce groupe des Sphénodontiens s'oppose très clairement aux autres Lépidosauriens qui constituent les Squamates. Si on ne tient compte que de la faune actuelle, la dichotomie Sphénodontiens-Squamates ne semble pas discutable. Mais, si on considère les groupes fossiles, le schéma devient moins simple, car des branches phylétiques du Mésozoïque peuvent s'intercaler entre l'ancêtre commun aux Sphénodontiens et aux Squamates d'une part, et l'ancêtre commun des Squamates d'autre part (les Paliguanidae et Kuehneosauridae d'après Carroll, 1988 a; *Gephyrosaurus* d'après Evans, 1984 et Benton, 1985).

IV . LES SQUAMATES

L'unité des Squamates ne fait aucun doute; Estes *et al.* (1988) ont donné une liste de 84 caractères confirmant la monophylie du groupe. Cet ensemble correspond à un taxon du niveau du super-ordre (Underwood, 1957; Gans, 1978; Estes, 1983; Rage, 1984) ou de l'ordre (Guibé, 1970; Ginsburg, 1970; Dowling, 1975; Rieppel, 1979 a; Benton, 1985; Carroll, 1988 b).

Si la monophylie des Squamates ne prête pas à discussion, il n'en va pas de même pour leur phylogénie. Une analyse de cette phylogénie peut s'appuyer sur une subdivision *a priori* du groupe en trois taxons: Lézards, Amphisbaeniens, Serpents. Pour Gans (1978), ces trois groupes sont d'ailleurs de rang égal, proposition discutable comme nous le verrons. Cependant, ce découpage en trois taxons permet une discussion aisée du problème. Il ne faut toutefois pas oublier que les Dibamidae, voire les

Feylinidae (Rieppel, 1988 a), mériteraient eux aussi une attention particulière. Amphisbaeniens et Serpents sont monophylétiques (voir ci-dessous); en revanche, la monophylie des Lézards ne peut pas être démontrée, ce qui rend plus complexe la question de leurs relations avec les Amphisbaeniens et les Serpents.

A. Monophylie ou paraphylie des Lézards ?

On supposait, il y a plusieurs années, que les Serpents se distinguaient très nettement des Lézards. Underwood (1957, 1970), en s'appuyant sur des caractères ophtalmologiques (structure de la rétine), a souligné les profondes différences séparant Lézards (Amphisbaeniens inclus) et Serpents; il concluait que les Serpents ne pouvaient descendre d'aucun groupe de Lézards encore connu actuellement. Rieppel (1978 a), qui se fondait sur le cinétisme crânien, arrivait à des conclusions similaires. D'autre part, en se basant sur le fait que le chondrocrâne des Serpents est platybasique, alors que celui des Lézards est tropibasique, Hoffstetter (1968) a supposé qu'il s'agit de deux groupes indépendants, nés d'un ancêtre commun, autrement dit que Lézards et Serpents sont deux groupes frères (fig. 2, A1). Or, Carroll (1977) a considéré que certains fossiles (les Paliguanidae), datant du Trias ou du Permien, étaient déjà des Lézards de type moderne. Ainsi, si on admet que Lézards et Serpents sont deux groupes frères, il fallait alors supposer qu'ils avaient divergé à partir d'un ancêtre commun dès le début du Mésozoïque, voire dès la fin du Primaire (Rage, 1982 b, 1984). Toutefois, un tel point de vue, qui n'a jamais été avancé que comme hypothèse liée à la démonstration de la monophylie des Lézards (Rage, 1984), n'est plus défendu. Rieppel (1979 b) a montré que la nature platybasique (plus précisément semi-platybasique) du chondrocrâne des Serpents résulte d'une pedomorphose, c'est-à-dire que le type de chondrocrâne connu chez les Serpents peut dériver du chondrocrâne des stades embryonnaires de Lézards. De plus, Bellairs (1984) a signalé que la distinction entre ces deux états, platybasique et tropibasique, n'est pas claire en quelques cas chez les Squamates. En outre, si la rétine des Serpents diffère nettement de celle des Lézards, la cause peut en être simplement le passage, pour les Serpents, par une phase fousseuse ou plus probablement semi-fousseuse; cette différence de la structure rétinienne peut donc résulter d'une période particulière de l'histoire des Serpents et ne pas refléter une divergence profonde entre les deux groupes. Ceci conduit donc à envisager la possibilité d'une dérivation des Serpents à partir d'un groupe de Lézards. Cependant, si cette possibilité semble réelle, voire probable, elle reste indémontrée.

Pour prouver que les Serpents descendent d'un groupe de Lézards, c'est-à-dire que les Lézards sont paraphylétiques, il faudrait montrer que les Serpents et le groupe de Lézards en question partagent des caractères dérivés qui n'existent pas chez les autres Lézards. Or une telle démonstration ne peut pas être fermement établie (voir ci-dessous: l'origine des Serpents). L'hypothèse de la dérivation des Serpents à partir de Lézards, en faveur actuellement, repose en fait sur l'impossibilité d'établir la monophylie des Lézards, que les Amphisbaeniens soient inclus ou non dans ce dernier taxon. Cette monophylie n'étant pas démontrée, la

paraphylie devient implicite et on est conduit à admettre que les Serpents (mais aussi les Amphisbaeniens) descendent d'un groupe de Lézards qui reste à déterminer.

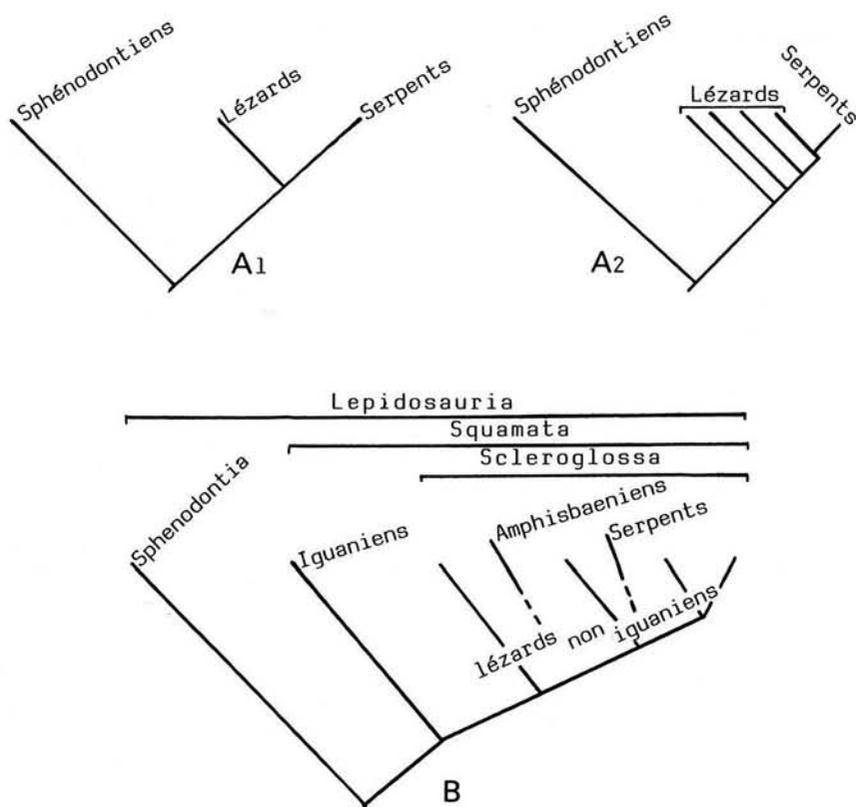


Figure 2 : A: structure phylétique schématique des Lépidosauriens, Amphisbaeniens omis (A1: les Lézards étant supposés monophylétiques, hypothèse peu probable; A2: les Lézards étant supposés paraphylétiques, hypothèse la plus probable). B: structure phylétique des Lépidosauriens inspirée de Estes *et al.* (1988) pour les Squamates (avec origine des Amphisbaeniens et des Serpents au sein des Scléroglosses).

Plusieurs particularités anatomiques ont été avancées pour caractériser les Lézards (Carroll, 1977; Rieppel, 1978 b; Estes, 1983), mais elles ne démontrent pas leur monophylie; elles permettent simplement de distinguer les Lézards des groupes voisins. Peu de caractères ont été proposés pour soutenir la monophylie de ce groupe. Le trajet de sortie du crâne du nerf glossopharyngien a d'abord été considéré comme un possible caractère

dérivé pouvant définir les Lézards (Rage, 1982 a); en même temps, une autre caractéristique, la fenestration du scapulo-coracoïde, était avancée avec doute. Si on ne tient pas compte de ce dernier caractère, dont l'état ne peut pas être vérifié chez les Serpents, seul le trajet du nerf glossopharyngien pourrait avoir une signification. En fait, Rieppel (1984) a pu montrer qu'il est variable chez les Lézards. En faveur de la monophylie des Lézards, Rieppel (1988 b) a, par la suite, avancé d'autres caractères concernant la fissure métotique, la structure de la rétine et le développement du thymus; cependant, il signalait lui-même qu'ils sont douteux. En définitive, aucun caractère dérivé ne peut donc être retenu de façon certaine comme caractéristique des Lézards. Ainsi la monophylie de ce groupe reste non démontrée et apparemment indémontrable; par conséquent, les Squamates se composent très probablement d'un groupe souche, les Lézards, d'où dérivent les Serpents et les Amphisbaeniens (fig. 2, A2, B).

B. Phylogénie et classification des Lézards

Les Lézards représentent un groupe relativement ancien. Si l'on en exclut les Paliguanidae du Trias, comme Carroll (1988 a) lui-même semble l'admettre, les vrais Lézards (= Lacertiliens) ne sont pas connus avant le Jurassique supérieur; mais leur origine est probablement plus ancienne.

Que les Lézards soient monophylétiques ou, comme nous l'avons vu, plus probablement paraphylétiques, ils correspondent à une structure phylétique qui doit servir de base à leur classification. Malheureusement, peu de travaux ont été réalisés sur cette phylogénie et il n'existe aucun accord. Il y a simplement consensus sur la subdivision de l'ensemble en quatre groupes majeurs (en ne tenant pas compte des Amphisbaeniens): Iguania, Gekkota, Scincomorpha et Anguimorpha (Hoffstetter, 1962; Renous, 1979; Estes *et al.*, 1988; Rieppel, 1988 a; Russell, 1988; Presch, 1988; Schwenk, 1988). Les Gekkotiens (Gekkonidae et Pygopodidae seulement) et les Anguimorphes sont monophylétiques. En revanche, la monophylie des Scincomorphes, quoique probable, reste quelque peu douteuse (Rieppel, 1988 a). En ce qui concerne les Iguaniens, la monophylie ne peut pas être démontrée (Estes *et al.*, 1988; Frost et Etheridge, 1989); le taxon, peut-être paraphylétique, pourrait former le groupe souche des Lézards. La composition de ces groupes, généralement placés au niveau de l'infra-ordre, varie assez peu en fonction des auteurs. L'analyse des relations entre ces différents taxons conduit à des interprétations divergentes comme le montre la figure 3 (A, B, C). Si plusieurs phylogénies ont été proposées, seuls Estes *et al.* (1988) ont récemment présenté une classification. Cette dernière, d'esprit cladiste et fondée sur leur phylogénie, se présente sous la forme de taxons emboîtés (classification indentée): (Squamates (Iguania, Scleroglossa (Gekkota, Autarchoglossa (Scincomorpha, Anguimorpha)))); aucun rang taxonomique précis n'est accordé à ces taxons (fig. 3, D). Notons aussi que, considérant que les Lézards sont paraphylétiques, ces auteurs ont classé comme *incertae sedis* les groupes dont ils n'ont pas réussi à trouver les relations: Serpents, Amphisbaeniens et Dibamidae. Toutefois, l'incertitude, en ce qui concerne ces trois taxons, n'est pas totale à l'intérieur des Squamates; ils

ne semblent pas devoir être apparentés aux Iguania et ils sont donc considérés *incertae sedis* à l'intérieur des Scleroglossa. Cependant, en ce qui concerne les Amphisbaeniens et les Serpents, des propositions plus précises ont été avancées (voir ci-dessous).

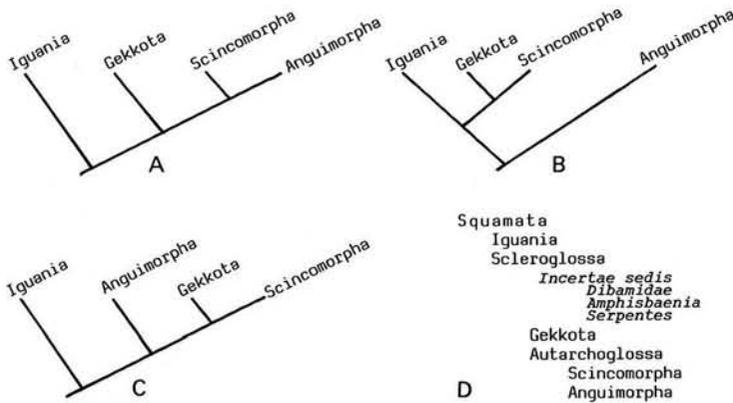


Figure 3 : A, B, C: structure phylétique des Lézards, Amphisbaeniens omis (A: d'après Rieppel, 1988 a et Estes *et al.*, 1988. B: d'après Russell, 1988. C: d'après Presch, 1988 et Schwenk, 1988). D: classification indentée des Squamates, d'après Estes *et al.*, 1988.

C. Les Amphisbaeniens

Les Amphisbaeniens forment un ensemble bien caractérisé, monophylétique (Gans, 1978; Rage, 1982 a; Estes *et al.*, 1988). Curieusement, leur nature reptilienne a été mise en doute par Zangerl (1945) et Kesteven (1957), mais leur placement dans les Reptiles, plus précisément dans les Lépidosauriens, n'est plus discuté. Les classifications proposées sont purement phénotypiques. Vanzolini (1951) a reconnu une seule famille (Amphisbaenidae) subdivisée en trois sous-familles: Amphisbaeninae, Rhineurinae, Trogonophiinae. Par la suite, ces trois sous-familles ont été élevées au rang familial et une quatrième famille, Bipedidae, a été distinguée. Il s'agit là du découpage actuellement admis (Gans, 1978; Estes, 1983).

La phylogénie du groupe reste inconnue. Seules seront donc considérées, ici, les relations des Amphisbaeniens avec les autres groupes. Ils sont connus de façon certaine depuis le Paléocène (Estes, 1983), mais un probable amphisbaenien a été signalé dans le Crétacé terminal (Astibia *et al.*, 1990); en fait, leur origine est certainement beaucoup plus ancienne. Longtemps inclus dans les Lézards comme une super-famille (Camp, 1923) ou un infra-ordre (Vanzolini, 1951; Underwood, 1957), ils ont souvent été considérés comme un taxon distinct après les travaux de Zangerl (1944, 1945), se plaçant alors au rang du sous-ordre (Hoffstetter, 1962; Benton, 1985) ou de l'ordre (Gans 1978; Estes, 1983). Toutefois, même reconnus distincts des Lézards et des Serpents, ils ont presque toujours été regardés comme plus proches des Lézards; le travail de Gans (1978) illustre parfaitement un tel point de vue. Mais, à l'occasion d'une analyse phylétique des Lépidosauriens (Rage, 1982 a), les Amphisbaeniens sont apparus plus étroitement apparentés aux Serpents qu'aux Lézards: Amphisbaeniens et Serpents représentaient deux groupes frères. Bien que Rieppel (1988 b) lui ait prêté une certaine attention, ce résultat *a priori* surprenant n'a jamais été accepté mais n'a pas pu être réfuté. Estes *et al.* (1988) ont réalisé une analyse phylétique des Squamates basée sur 148 caractères et traitée sur ordinateur à l'aide de deux logiciels différents. Les résultats obtenus avec l'un des logiciels plaçaient, là encore, Amphisbaeniens et Serpents en position de groupes frères. Cependant, les auteurs n'ont pas considéré comme indiscutables les relations fournies par l'ordinateur, ce en quoi ils ont raison, et ils les ont corrigées. Ainsi, ils n'ont pas admis les relations Amphisbaeniens-Serpents, invoquant que des convergences devaient avoir faussé l'analyse. Ils n'ont pas proposé d'autre solution à propos des Amphisbaeniens; c'est ainsi qu'ils ont été conduits à les placer dans les Scleroglossa en tant qu'*incertæ sedis*. Cette incertitude s'accorde bien avec la divergence des opinions de ceux qui ont tenté de trouver les affinités plus précises des Amphisbaeniens: ces derniers seraient apparentés aux Scincomorphes d'après Camp (1923), Bogert (1964), Böhme (1981) et Schwenk (1988), aux Gekkota pour Presch (1988), aux Dibamidae (Greer, 1985) ou, étant exclus des Lézards, ils pourraient être soit plus étroitement apparentés à ces derniers qu'aux Serpents (Gans, 1978), soit, au contraire, plus fortement apparentés aux Serpents (Rage, 1982 a).

En conclusion, et en faisant abstraction de mon point de vue personnel (existence de relations Amphisbaeniens-Serpents), l'opinion de Estes *et al.* (1988), qui considèrent les Amphisbaeniens comme des Scleroglossa *incertæ sedis*, semble la plus appropriée actuellement (à condition que les Serpents soient aussi inclus aux Scleroglossa).

D. Les Serpents

McDowell et Bogert (1954), à l'occasion d'un travail sur les Anguimorphes, avaient considéré que les Typhlopidae (Anomalepididae inclus) dérivait de Lézards anguiformes, alors que les autres Serpents (Leptotyphlopidae inclus) seraient nés à partir de Varanoïdes. En d'autres termes, les Typhlopidae (et Anomalepididae) étaient exclus des Serpents

(ou les Serpents étaient polyphylétiques). Ce point de vue original n'a pas été suivi et McDowell lui-même reconnaissait en 1967 l'unité des Serpents. Depuis, cette monophylie n'a jamais été mise en doute. Les plus anciens Serpents connus proviennent de la partie moyenne du Crétacé (Cuny *et al.*, 1990).

S'il y a unanimité sur la monophylie du groupe, il n'existe aucun accord sur la phylogénie des Serpents. A la différence des Lézards, pour lesquels peu d'hypothèses phylétiques ont été avancées, les propositions sont relativement nombreuses dans le cas des Serpents. Il n'est pas possible d'aborder ici tous les problèmes concernant cette phylogénie, seuls quelques aspects seront évoqués.

1. L'origine des Serpents

Si on admet la paraphylie des Lézards, c'est obligatoirement au sein de ces derniers que se situe l'origine des Serpents. Certains Squamates fossiles serpentiformes du Crétacé pourraient être apparentés à la souche des Serpents (Rage, 1987), ils pourraient même appartenir à cette souche. Malheureusement, la position systématique de ces fossiles reste inconnue; leur nature varanoïde (s'il ne s'agit pas de Serpents) a parfois été évoquée, mais jamais démontrée. Les affinités de ces fossiles restant douteuses, il convient de rechercher à quel groupe de Lézards actuel les Serpents sont le plus étroitement apparentés, méthode de toute façon plus profitable ici.

Parmi les quatre groupes majeurs de Lézards, seuls les Iguaniens n'ont jamais été proposés comme proches parents des Serpents. Les Gekkotiens, surtout les Pygopodidae, ont été évoqués par Underwood (1957) comme possible groupe proche des Serpents. En fait, Underwood lui-même a indiqué qu'il n'avancait ainsi qu'une contre-proposition à l'hypothèse de relations Varanoïdes-Serpents alors en faveur. Les Scincomorphes, leurs formes fouisseuses essentiellement, ont été proposés par Brock (1941) qui se basait sur la morphologie crânienne. Plus récemment, une étude de distances immunologiques (Blanc, 1981), s'accordant avec la paraphylie des Lézards, a suggéré de possibles affinités entre Scincomorphes et Serpents. La plus largement admise des hypothèses est celle qui, depuis Cope (1869), suppose d'étroites relations entre Serpents et Anguimorphes (plus exactement les Varanoïdes); elle a été soutenue par plusieurs auteurs dont McDowell et Bogert (1954), McDowell (1972), Bellairs (1972) et Schwenk (1988). Cette hypothèse repose en grande partie sur des caractères de l'appareil de préhension, certains pouvant correspondre à des convergences. Outre ces grands groupes de Lézards, Senn et Northcutt (1973) ont suggéré, d'après la structure de l'encéphale, des affinités Serpents-*Dibamus*; mais il resterait à trouver les relations de *Dibamus* au sein des Lézards. En outre, Gasc et Renous (1979) ont noté que l'éventuel rapprochement entre *Dibamus* et les Serpents semble reposer sur des convergences. Enfin, il reste le cas des Amphisbaeniens qui, nous l'avons vu, ont été proposés comme groupe frère des Lézards. Dans une récente critique de ce problème, Rieppel (1988 b) n'a retenu comme plausibles que les possibles relations Serpents-Varanoïdes ou Serpents-Amphisbaeniens. Quoi qu'il en soit, cette question est loin d'être réglée.

2. Les Scolécophidiens

Dans les phylogénies les plus récentes, si on ne tient compte que des Serpents actuels, les Scolécophidiens (Typhlopidae, Anomalepididae, Leptotyphlopidae) constituent un groupe monophylétique qui s'oppose aux autres Serpents, les Aléthino-phidiens. Autrement dit, Aléthino-phidiens et Scolécophidiens sont deux groupes frères (Rieppel, 1979 a, 1988 a; Rage, 1984, 1987) et la subdivision en Scolécophidiens, Hénophidiens et Caenophidiens (Hoffstetter, 1939; Underwood, 1967) doit être abandonnée; les Hénophidiens correspondent simplement à un grade au sein des Aléthino-phidiens. Toutefois, pour Dowling (1975) les Scolécophidiens représenteraient une radiation relativement mineure; ils s'apparenteraient aux Uropeltidae. Dans sa classification, les Scolécophidiens forment, avec les Uropeltidae, une super-famille des Typhlopoidea qui s'intercale entre les Booidea et les Colubroidea. Dowling semble ainsi considérer que les Scolécophidiens (et les Uropeltidae) dérivent d'une souche booïde.

Les Scolécophidiens, comme les Uropeltidae, sont d'authentiques fouisseurs. Ceci entraîne une première remarque: les caractères conduisant à associer Scolécophidiens et Uropeltidae pourraient être des convergences liées à ce mode de vie; cette question de possibles convergences a déjà été relevée (Rage, 1984). Mais, il faut aussi noter qu'un mode de vie réellement fouisseur a modifié profondément l'anatomie des Scolécophidiens. Ainsi, il n'est pas absolument impossible d'imaginer que la vie fouisseuse ait pu conduire d'un Booïde banal à une organisation de type scolécophidien. Cependant, cela reste à démontrer et, actuellement, tous les arguments disponibles tendent à montrer que les Scolécophidiens ne représentent pas une radiation secondaire, mais correspondent à l'une des deux subdivisions majeures des Serpents.

3. Les Acrochordoïdes

Pendant longtemps classés dans les Colubridae, les Acrochordinae ont vu leur rang taxonomique s'élever pendant que leur position systématique changeait. Hoffstetter et Gayrard (1964) et Underwood (1967) ont élevé le groupe au niveau familial et ont montré qu'il ne s'agit pas de Colubridae, ni même de Caenophidiens (= Colubroïdes); d'après ces auteurs, les Acrochordidae s'apparenteraient à des Serpents plus primitifs («Hénophidiens» = Booïdes + Anilioïdes). Sur des bases paléontologiques, j'ai par la suite (Rage, 1978) rapproché les Acrochordidae des Colubroïdes, en les considérant comme groupes frères (par conséquent, ils étaient élevés au rang de super-famille à l'égal des Colubroïdes). Rieppel (1979 a, 1988 b) a, lui aussi, argumenté en faveur de ces mêmes relations (fig. 4, A1). Les affinités entre ces deux groupes ont aussi été reconnues par Groombridge (1979) qui ne proposait pas, cependant, de relations phylétiques précises. Mais, à partir de données biochimiques, Dowling *et al.* (1983) sont revenus à l'ancienne conception, en plaçant le groupe dans les Colubridae (tribu des Acrochordini appartenant aux Homalopsinae). Inversement, en se fondant sur la présence de caractères très primitifs,

McDowell (1987) a considéré les Acrochordoïdes comme très isolés au sein des Aléthino-phidiens; sans le formuler, il semble que McDowell estime que les Acrochordoïdes forment le groupe frère des autres Aléthino-phidiens (fig. 4, A2).

Parmi ces propositions, celle de Dowling *et al.* (1983) ne paraît pas pouvoir être suivie, comme l'a déjà signalé McDowell (1987); les Acrochordoïdes ne sont pas des Colubroïdes. En revanche, les deux autres, Acrochordoïdes groupe frère des Colubroïdes ou groupe frère des autres Aléthino-phidiens, paraissent plausibles; elles devront être réévaluées.

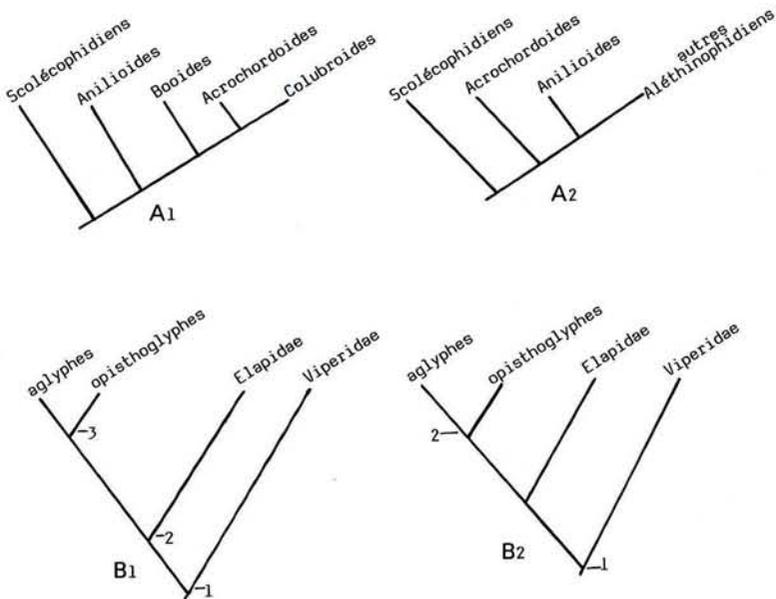


Figure 4 : A: structure phylétique des Serpents et position des Acrochordoïdes (A1: Acrochordoïdes groupe frère des Colubroïdes; Rage, 1984; Rieppel, 1988 a. A2: Acrochordoïdes groupe frère des autres Aléthino-phidiens; McDowell, 1987). B: structure phylétique schématisée des Colubroïdes, Atractaspidae omis et aglyphes supposés monophylétiques (B1: la fonction venimeuse étant considérée comme caractère dérivé; 1, 2, 3: apparitions indépendantes de la fonction venimeuse (nombre minimum d'apparitions). B2: la fonction venimeuse étant considérée comme primitive chez les Colubroïdes; 1: apparition de la fonction venimeuse, 2: perte de la fonction venimeuse).

4. La fonction venimeuse: état primitif ou état évolué chez les Colubroïdes?

Il est très largement admis que la fonction venimeuse est un caractère dérivé chez les Serpents et que les formes venimeuses sont les plus évoluées. Pourtant, comme Underwood (1967) l'a suggéré, il semblerait que chez les Colubroïdes (Colubridae, Elapidae, Viperidae, Atractaspididae), cette fonction soit un caractère primitif. D'après cet auteur, des Colubridae aglyphes dériveraient de Colubridae opisthoglyphes. McDowell (1975) a ensuite estimé que l'absence de glande de Duvernoy chez les Colubridae est secondaire. En d'autres termes, les premiers Colubroïdes pourraient avoir été venimeux et cette fonction aurait été perdue chez certains d'entre eux, les Colubridae «aglyphes», qui seraient donc plus évolués. Pour Cadle (1982), qui s'appuie sur des données immunologiques, les Serpents venimeux dériveraient directement de la souche des Colubroïdes, suggérant ainsi que la fonction venimeuse pourrait avoir été présente chez les membres de cette souche, opinion qui s'accorde avec les points de vue de Underwood et McDowell.

A l'appui de cette hypothèse, peut être utilisé un autre argument: il est plus «économique» (plus «parcimonieux», en terme cladiste) d'envisager que la fonction venimeuse est primitive chez les Colubridae. En effet, aussi surprenant que cela puisse paraître, il est logique de considérer que la fonction venimeuse est apparue avec les premiers Colubroïdes et qu'elle a ensuite été perdue par certains membres du groupe. Si on considère la phylogénie probable des Colubroïdes (Atractaspididae non placés, leur position restant inconnue) (fig. 4, B), on s'aperçoit qu'admettre la nature évoluée de la fonction venimeuse (les premiers Colubroïdes n'étant pas venimeux) implique que cette fonction soit apparue au moins trois fois de façon indépendante: chez les Viperidae, les Elapidae et les opisthoglyphes. Si les opisthoglyphes sont polyphylétiques (comme c'est probable) et si les Elapidae le sont aussi (ce qui n'est pas absolument impossible), il y aurait au moins cinq apparitions indépendantes du venin (compte non tenu des Atractaspididae), ce qui paraît invraisemblable (fig. 4, B1). En revanche, admettre que les premiers Colubroïdes étaient venimeux, donc que les Colubroïdes non venimeux représentent un état dérivé, n'implique qu'un seul événement: la perte de la fonction venimeuse chez les Colubroïdes aglyphes (en supposant qu'ils sont monophylétiques, ce qui est possible), (fig. 4, B2). Cette dernière hypothèse semble donc la plus probable.

V. REMARQUES D'ORDRE TAXONOMIQUE

Les divers résultats obtenus ces dernières années, au sujet de la phylogénie des Lépidosauriens, ont entraîné un certain nombre de conséquences.

L'une des principales découle de la mise en évidence de la paraphylie des Lézards. Ces derniers, formant le groupe souche des Serpents et des Amphisbaeniens (fig. 2, B), ne devraient logiquement pas pouvoir correspondre à un taxon ou, si le taxon des Lacertiliens est maintenu, il devrait inclure les Serpents et les Amphisbaeniens; mais, dans ce cas, il

devient synonyme de Squamates. Gauthier *et al.* (1988b) recommandent donc l'abandon du terme Lacertilia. Cependant, si la logique (et les cladistes les plus intransigeants) réclame l'abandon des taxons paraphylétiques, il est difficile de lutter contre un usage établi depuis longtemps et, aussi, contre une certaine réalité anatomique sur laquelle s'appuie cet usage. Ainsi, l'inclusion des Serpents aux Lacertiliens ou aux Scléroglosses, sur un plan purement taxonomique, sera sans doute difficilement admise et peu, ou pas, suivie. Certains admettent la reconnaissance de taxons paraphylétiques (voir ci-dessus); cette solution paraît satisfaisante dans bien des cas, dont celui des Lézards. Il semble en effet préférable de conserver un taxon comme les Lacertiliens, étant clairement admis que ces derniers sont paraphylétiques.

Les Sphénodontiens ont, pendant longtemps, été nommés «Rhynchocéphales» (Romer, 1966; Guibé, 1970; Ginsburg, 1970). On associait alors un groupe fossile du Trias, les Rhynchosaures, aux Sphénodontiens. Il a maintenant été démontré que ces derniers ne sont pas apparentés aux Sphénodontiens, il s'agit d'Archosauromorphes. Bien qu'encore utilisé par Gauthier *et al.* (1988 b), le terme Rhynchocéphale, qui évoque une parenté avec les Rhynchosaures, doit être évité.

Enfin, le terme Sauria, créé par McCartney (1802), s'appliquait, à l'origine, au regroupement des Crocodiliens et des Lézards. Par la suite, la signification du terme s'est modifiée et Sauria a désigné uniquement les Lézards (voir, parmi les exemples les plus récents: Estes, 1983; Benton, 1985). Gauthier *et al.* (1988 b) ont repris l'esprit initial du terme, tout en le modifiant puisqu'il désignait un groupe paraphylétique; ainsi, pour eux, les Sauriens correspondent au groupe monophylétique le plus restreint qui renferme les Crocodiliens et les Lézards, c'est-à-dire que Saurien désigne l'ensemble des Archosauromorphes (Oiseaux inclus) et des Lépidosauromorphes. Pour Gauthier *et al.*, les Sauriens comprennent donc tous les Diapsides, à l'exception de quelques fossiles, les Araeoscelidiens, du Carbonifère et du Permien. En raison de ces conceptions différentes, l'utilisation du terme Sauria, pour désigner les Lézards, doit être abandonnée; le terme s'appliquant à ces derniers est Lacertilia Owen, 1842.

VI. CONCLUSIONS

On doit retenir que sont bien établies la monophylie des Sphénodontiens, celle des Squamates, des Amphisbaeniens et des Serpents. De même, on peut considérer comme démontré que Sphénodontiens et Squamates représentent deux groupes frères dans la faune actuelle. La paraphylie des Lacertiliens semble maintenant probable, les Lézards formant le groupe souche d'où dérivent Amphisbaeniens et Serpents.

Parmi les principales questions qui restent à régler, l'établissement de la phylogénie des Lézards semble primordial. Les relations précises entre Amphisbaeniens, Serpents et Lézards demeurent énigmatiques. Il ne s'agit ici que des principaux points non résolus; beaucoup d'autres questions, chez les Squamates, réclament encore une solution.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ASTIBIA, H., BUFFETAUT, E., BUSCALIONI, A.D., CAPPETTA, H., CORRAL, C., ESTES, R., GARCIA-GARMILLA, F., JAEGER, J.J., JIMENEZ-FUENTES, E., LE LOEUFF, J., MAZIN, J.M., ORUE-ETXEBARRIA, X., PEREDA-SUBERBIOLA, J., POWELL, J.E., RAGE, J.C., RODRIGUEZ-LAZARO, J., SANZ, J.L. et TONG, H. (1990) - The fossil vertebrates from Laño (Basque Country, Spain); new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe. *Terra Nova*, 2: 460-466.

BELLAIRS, A. d'A. (1972) - Comments on the evolution and affinities of snakes. *In: Studies in Vertebrate Evolution*. Joysey, K.A. and Kemp, T. S. eds. pp. 157-172. Oliver and Boyd, Edinburg, 284 p.

BELLAIRS, A. d'A. (1984) - Closing address. *In: The structure, development, and evolution of Reptiles*. Ferguson, M.W.J. ed. pp. 665-683. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 52, 697 p.

BENTON, M.J. (1985) - Classification and phylogeny of the diapsid Reptiles. *Zool. J. Linn. Soc.*, 84: 97-164.

BLANC, F. (1981) - Evolution de la xanthine-déshydrogénase étudiée par microfixation du complément chez quelques Reptiles. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 292: 543-546.

BOGERT, (1964) - Little snake with hands: amphisbaenids are a taxonomic enigma. *Nat. Hist.*, 73: 18-25.

BOHME, W. (1981) - Amphisbaenidae - Doppelschleichen. *In: Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, I. Böhme, W. ed. pp. 275-276. Akademische Verlag. Wiesbaden, 509 p.

BROCK, G.T. (1941) - The skull of *Acontias meleagris*, with a study of the affinities between lizards and snakes. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 41: 71-88.

CADLE, J.E. (1982) - Problems and approaches in the interpretation of the evolutionary history of venomous snakes. *Mem. Inst. Butantan*, 46: 255-274.

CAMP, C.L. (1923) - Classification of the lizards. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 48: 289-481.

CARROLL, R.L. (1977) - The origin of lizards. *In: Problems in Vertebrate Evolution*. Andrews, S., Miles, R. and Walker, A. eds. pp. 359-396. Academic Press, Londres, 411 p.

CARROLL, R.L. (1988 a) - Late paleozoic and early mesozoic Lepidosauromorphs and their relation to lizard ancestry. *In: Phylogenetic relationships of the lizard families*. Estes, R. and Pregill G. eds. pp. 99-118. Stanford Univ. Press, Stanford, 631 p.

CARROLL, R.L. (1988 b) - Vertebrate paleontology and evolution. W. H. Freeman and C°, New York, xiv + 698 p.

COPE, E.D. (1869) - On the reptilian orders Pythonomorpha and Streptosauria. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, 12: 250-267.

CUNY, G., JAEGER, J.J., MAHBOUBI, M. et RAGE, J.C. (1990) - Les plus anciens serpents (Reptilia, Squamata) connus. Mise au point sur l'âge géologique des serpents de la partie moyenne du Crétacé. *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 311: 1267-1272.

DOWLING, H.G. (1975) - The Nearctic fauna. *Yb. Herpetol.*, 1: 191-202.

DOWLING, H.G., HIGHTON, R., MAHA, G.C. et MAXSON, L.R. (1983) - Biochemical evaluation of colubrid snake phylogeny. *J. Zool.*, 201: 309-329.

- ESTES, R. (1983) - Sauria terrestria, Amphisbaenia. *In* : Handbuch der Paläoherpetologie. Wellnhofer, P. ed. G. Fischer, Stuttgart, 10A: xxii + 249.
- ESTES, R., QUEIROZ, K. de et GAUTHIER, J. (1988) - Phylogenetic relationships within Squamata. *In*: Phylogenetic relationships of the lizard families. Estes, R. and Pregill G. eds pp. 119-281. Stanford Univ. Press, Stanford, 631 p.
- EVANS, S.E. (1984) - The classification of the Lepidosauria. *Zool. J. Linn. Soc.*, 82: 87-100.
- EVANS, S.E. (1988) - The early history and relationships of the Diapsida. *In*: The phylogeny and classification of the tetrapods. I. Amphibians, Reptiles, Birds. Benton, M. J. ed. pp. 221-260. *Syst. Assoc. special vol.* n° 35 A, Clarendon Press, Oxford, 377 p.
- FROST, D.R. et ETHERIDGE, R. (1989) - A phylogenetic analysis and taxonomy of Iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Univ. Kansas, Mus. nat. Hist., Misc. Publ.* n° 81: 1-65.
- GAFFNEY, E. (1980) - Phylogenetic relationships of the major groups of Amniotes. *In*: The terrestrial environment and the origin of land Vertebrates. Panchen, A. L. ed. pp. 593-610. Academic Press, Londres, 633 p.
- GANS, C. (1978) - The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. *Trans. zool. Soc. Lond.*, 34: 347-416.
- GARDINER, B.G. (1982) - Tetrapod classification. *Zool. J. Linn. Soc.*, 74: 207-232.
- GASC, J.P. et RENOUS, S. (1979) - La région pelvi-cloacale de *Dibamus* (Squamata, Reptilia). Nouvelle contribution à sa position systématique. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, 1, A: 659-684.
- GAUTHIER, J., KLUGE, A.G. et ROWE, T. (1988 a) - Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, 4: 105-209.
- GAUTHIER, J., ESTES, R. et QUEIROZ, K. de (1988 b) - A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. *In*: phylogenetic relationships of the lizard families. Estes, R. and Pregill G. eds. pp. 15-98. Stanford Univ. Press, Stanford, 631 p.
- GINSBURG, L. (1970) - Les Reptiles fossiles. *In*: *Traité de Zoologie*. Grassé, P.P. ed. XIV, 3: 1162-1332. Masson, Paris, 1428 p.
- GREER, A.E. (1985) - The relationships of the lizard genera *Anelytropsis* and *Dibamus*. *J. Herpetol.*, 19: 116-156.
- GROOMBRIDGE, B. (1979) - On the vomer in Acrochordidae (Reptilia: Serpentes), and its cladistic significance. *J. Zool., Lond.*, 189: 559-567.
- GUIBE, J. (1970) - La systématique des Reptiles actuels. *In*: Grassé, P.P. ed., *Traité de Zoologie*, XIV, 3: 1054-1160. Masson, Paris.
- HOFFSTETTER, R. (1939) - Contribution à l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'ostéologie des ophidiens. *Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 15: 1-78.
- HOFFSTETTER, R. (1962) - Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. *Problèmes actuels de Paléontologie, Coll. int. CNRS*, 104: 243-279.
- HOFFSTETTER, R. (1968) - Review of: A contribution of the classification of snakes, by G. Underwood. *Copeia*, 1968: 201-213.

HOFFSTETTER, R. et GAYRARD, Y. (1964) - Observations sur l'ostéologie et la classification des Acrochordidae (Serpentes). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.* 36: 677-696.

KESTEVEN, H.L. (1957) - Notes on the skull and cephalic muscles of *Amphisbaenia*. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 82: 109-116.

LAURIN, M. (1991) - The osteology of a lower Permian eosuchian from Texas and a review of diapsid phylogeny. *Zool. J. Linn. Soc.*, 101: 59-95.

LØVTRUP, S. (1985) - On the classification of the Taxon Tetrapoda. *Syst. Zool.*, 34: 463-470.

MAZIN, J.M. (1982) - Affinités et phylogénie des Ichthyopterygia. *In: Buffetaut, E., Janvier, P., Rage, J.C. et Tassy, P. eds, Phylogénie et Paléobiogéographie, Geobios, mém. sp. 6: 85-98.*

McCARTNEY, J. (1802) - Preface et Tab. III. *In: Cuvier, G., Lectures on Comparative Anatomy, Oriental Press, Wilson and C^o.*

McDOWELL, S.B. (1972) - The evolution of the tongue of snakes and its bearing on snake origins. *Evolutionary Biology*, 6: 191-273.

McDOWELL, S.B. (1975) - A catalogue of the snakes of the New Guinea and the Solomons, with special reference to those in the Bernice P. Bishop Museum. II. Anilioidea and Pythoninae. *J. Herpetol.*, 9: 1-80.

McDOWELL, S.B. (1987) - Systematics. *In: Snakes, Ecology and Evolutionary Biology.* Seigel, R.A., Collins, J.T., and Novak, S.S. eds. pp. 3-50. MacMillan, New York, 529 p.

McDOWELL, S.B. et BOGERT, C.M. (1954) - The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguinomorph lizards. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 105: 1-142.

PRESCH, W. (1988) - Phylogenetic relationships of the Scincomorpha. *In: Phylogenetic relationships of the lizard families.* Estes, R. and Pregill G. eds. pp. 471-492. Stanford Univ. Press, Stanford, 631 p.

RAGE, J.C. (1978) - L'origine des Colubroïdes et des Acrochordoïdes (Reptilia, Serpentes) *C. R. Acad. Sci. Paris*, D, 286: 595-597.

RAGE, J.C. (1982 a) - La phylogénie des Lépidosauriens (Reptilia): une approche cladistique. *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 294: 563-566.

RAGE, J.C. (1982 b) - L'histoire des serpents. *Pour la Science*, 54: 16-27.

RAGE, J.C. (1984) - Serpentes. *In: Handbuch der Paläoherpetologie.* Wellnhofer, P. ed. G. Fischer, Stuttgart, 11: xii + 80p.

RAGE, J.C. (1987) - Fossil history. *In: Snakes, Ecology and Evolutionary Biology.* Seigel, R.A., Collins, J.T. and Novak, S.S. eds. pp. 51-76. MacMillan, New York, 529 p.

REIG, O.A. (1967) - Archosaurian Reptiles: A new hypothesis on their origin. *Science*, 157: 565-568.

REISZ, R.R. (1981) - A diapsid Reptile from the Pennsylvanian of Kansas. *Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas*, special publ. 7: 1-74.

RENOUS, S. (1979) - Application des principes cladistiques à la phylogénèse et la biogéographie des Lacertiliens. *Gegenbaurs morph. Jahrb.*, 125: 376-432.

- RIEPPPEL, O. (1978 a) - The evolution of the naso-frontal joint in snakes and its bearing on snake origins. *Z. f. Zool. Systematik u. Evol.*, 16: 14-27.
- RIEPPPEL, O. (1978 b) - The throat musculature of *Sphenodon*, with comments on the primitive character states of the throat muscles in lizards. *Anat. Anz.*, 144: 429-440.
- RIEPPPEL, O. (1979 a) - A cladistic classification of primitive snakes based on skull structure. *Z. f. Zool. Systematik u. Evol.*, 17: 140-150.
- RIEPPPEL, O. (1979 b) - Ontogeny and the recognition of primitive character states. *Z. f. Zool. Systematik u. Evol.*, 17: 57-61.
- RIEPPPEL, O. (1984) - The cranial morphology of the fossorial lizard genus *Dibamus* with a consideration of its phylogenetic relationships. *J. Zool., Lond.*, 204: 289-328.
- RIEPPPEL, O. (1988 a) - The classification of the Squamata. *In: Benton, M.J. ed., The phylogeny and classification of the tetrapods. I. Amphibians, Reptiles, Birds*, p. 261-293. *Syst. Assoc. special vol. n° 35 A*, Clarendon Press, Oxford.
- RIEPPPEL, O. (1988 b) - A review of the origin of snakes. *Evolutionary Biology*, 22: 37-130.
- ROMER, A.S. (1966) - Vertebrate Paleontology. 3rd ed. Univ. Chicago Press, viii + 468 p.
- RUSSELL, A.P. (1988) - Limb muscles in relation to lizard systematics: A reappraisal. *In: Phylogenetic relationships of the lizard families*. Estes, R. and Pregill, G. eds. pp. 493-568. Stanford Univ. Press, Stanford, 631 p.
- SCHWENCK, K. (1988) - Comparative morphology of the lepidosaur tongue and its relevance to Squamate phylogeny. *In: Phylogenetic relationships of the lizard families*. Estes, R. and Pregill, G. eds. pp. 569-598. Stanford Univ. Press, Stanford, 631 p.
- SENN, D.G. et NORTH CUTT, R.G. (1973) - The forebrain and midbrain of some squamates and their bearing on the origin of snakes. *J. Morphol.*, 140: 135-152.
- TARSITANO, S.F. et HECHT, M.K. (1984) - Ancestor worship and the lepidosaur-archosaur dichotomy. *In: Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems*, Short papers. Reif, W.E. and Westphal, F. eds. pp. 237-342. Attempto, Tübingen, 259 p.
- UNDERWOOD, G. (1957) - On lizards of the family Pygopodidae: A contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. *J. Morphol.*, 100: 207-268.
- UNDERWOOD, G. (1967) - A contribution to the Classification of Snakes. British Museum (Nat. Hist.), Londres, x + 179 p.
- UNDERWOOD, G. (1970) - The eye. *In: Biology of the Reptilia*. Gans, C. and Parsons, T.S. eds., 2, pp. 1-97. Academic Press, Londres, 374 p.
- VANZOLINI, P.E. (1951) - A systematic arrangement of the family Amphisbaenidae (Sauria). *Herpetologica*, 1: 113-123.
- WILEY, E. (1981) - Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley, New York, 439 p.
- ZANGERL, R. (1944) - Contributions to the osteology of the skull of the Amphisbaenidae. *Am. Midl. Nat.*, 31: 417-454.
- ZANGERL, R. (1945) - Contributions to the osteology of the post-cranial skeleton of the Amphisbaenidae. *Am. Midl. Nat.*, 33: 764-780.

J.C. RAGE
 Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés
 Université Paris 6, Case 106
 4, Place Jussieu, 75252 PARIS cedex 05 (France)

ESTIMATION DE L'ÂGE ET DE LA STRUCTURE DÉMOGRAPHIQUE DE DEUX POPULATIONS DE *Mesalina olivieri* (REPTILIA, LACERTIDAE) DES ÎLES KERKENNAH (TUNISIE)

par

Saïd Nouria

Résumé : L'analyse squelettochronologique réalisée sur 148 lézards appartenant à deux populations de *Mesalina olivieri* des îles Kerkennah a permis de déterminer l'âge individuel des animaux. Cette étude a été réalisée en 1981 peu de temps après la sortie de l'hibernation. La population A (île Gharbi) était alors composée de 76% d'animaux de 1 an et de 23% de 2 ans; un seul individu de l'échantillon soumis à l'analyse squelettochronologique a atteint l'âge de 3 ans. La population B (île Chargui) était en revanche caractérisée par une grande proportion d'individus âgés. Les lézards de 1 an y représentaient 44% de l'effectif total, ceux de deux ans 47%. Un seul individu était âgé de 5 ans. Enfin, cette étude a permis de discriminer et de séparer les individus issus de la première et de la deuxième ponte.

Mots-clés : *Mesalina olivieri*. Squelettochronologie. Démographie. Tunisie.

Summary : Through skeletochronological analysis, 148 *Mesalina olivieri* from two populations on the Kerkennah Islands were aged in 1981 shortly after emergence from hibernation. The population on Gharbi consisted of 76% yearlings and 23% 2-year-old lizards, with a single 3-year-old individual. On Chargui, 44% were yearlings and 47% 2-year-olds. Maximum life span was 5 years. Skeletochronological analysis allowed hatchlings from the first egg-laying period to be separated from the second.

Key-words : *Mesalina olivieri*. Skeletochronology. Age structure. Tunisia.

I . INTRODUCTION

L'étude démographique des populations nécessite de connaître l'âge des individus qui les constituent. L'acquisition de cette information demande la mise au point d'une technique propre à chaque catégorie d'espèces considérées (Lamotte et Bourlière, 1975). En ce qui concerne les reptiles, plusieurs méthodes ont été décrites (Saint-Girons, 1975; Turner, 1977). Mais la plupart, à l'exception du suivi individuel *in natura* par capture-marquage-recapture, conduisent souvent à des résultats imprécis.

L'analyse squelettochronologique est l'une des méthodes qui, chez les Vertébrés, permet d'évaluer l'âge individuel des animaux avec une bonne précision (Castanet, 1982). De plus, elle apporte d'autres informations telles que l'âge à la maturité sexuelle et la longévité dans la nature. La

squelettochronologie consiste à identifier, compter et interpréter les lignes d'arrêt de croissance (L.A.C.) (Castanet, 1974) observées sur des coupes transversales d'os longs. Ces L.A.C. correspondent à des périodes d'inactivité (hibernation ou estivation) des animaux dans leur milieu naturel. Actuellement la squelettochronologie est de plus en plus employée en démographie (Smirina, 1974; Barbault *et al.*, 1979; Barbault *et al.*, 1980; Castanet et Roche, 1981; Pilorge et Castanet, 1981; Nourira *et al.*, 1982; Nourira, 1987; Saint-Girons *et al.*, 1989; Castanet et Baez, 1991).

C'est dans cette perspective que nous utilisons ici cette méthode chez *Mesalina olivieri*, dans le cadre de recherches sur l'organisation et la dynamique d'un peuplement de lézards des îles Kerkennah.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Le milieu

L'île Gharbi (Ouest) et l'île Chargui (Est), forment les îles Kerkennah (34° 46' Lat. N., 10° 05' Long. E.). Les précipitations fluctuantes d'une année à l'autre (69 à 525 mm), sont en moyenne de 263 mm. La température oscille autour de 19°C ce qui place les îles Kerkennah dans l'étage bioclimatique méditerranéen aride supérieur à hiver chaud.

Dans le cadre de l'étude plus générale entreprise sur l'organisation écologique de la communauté des Lacertidés, deux stations ont été choisies. L'une, sur l'île Gharbi (station A), est à la bordure de Sebket Henchir Salem à 2 Km S.E. de Mellita où *Mesalina olivieri* vit en sympatrie avec *Acanthodactylus pardalis*. L'autre, sur l'île Chargui (station B), est localisée sur des petites dunes en plein centre de Sebket Alif Ennkal à 1,5 Km de Ramla. La population de *Mesalina olivieri* est dans ce cas allopatrique. On parlera dans le texte de populations de *Mesalina olivieri* A et B.

B. L'espèce

Mesalina olivieri (Audouin, 1829) est un petit Lacertidae ovipare qui produit chaque été deux pontes espacées de deux mois environ. Les jeunes issus de la première ponte éclosent fin juillet; ceux qui proviennent de la deuxième ponte éclosent à la fin septembre, peu de temps avant l'entrée en hibernation.

La taille moyenne (longueur museau-cloaque) des juvéniles est de 25 mm début août; celle des adultes (en mai) est de 37,5 mm dans la population A et 38 mm dans la population B.

La structure par taille diffère entre les deux populations. Mâles et femelles ont des tailles identiques (37,51 mm +/- 1,80 et 37,14 mm +/- 1,26) dans la population A. En revanche, la taille moyenne des femelles est supérieure à celle des mâles (39,07 mm +/- 1,25 contre 37,14 mm +/- 1,43) dans la population B. Cette différence est hautement significative ($p < 0,01$, test t pour 28 mâles et 29 femelles).

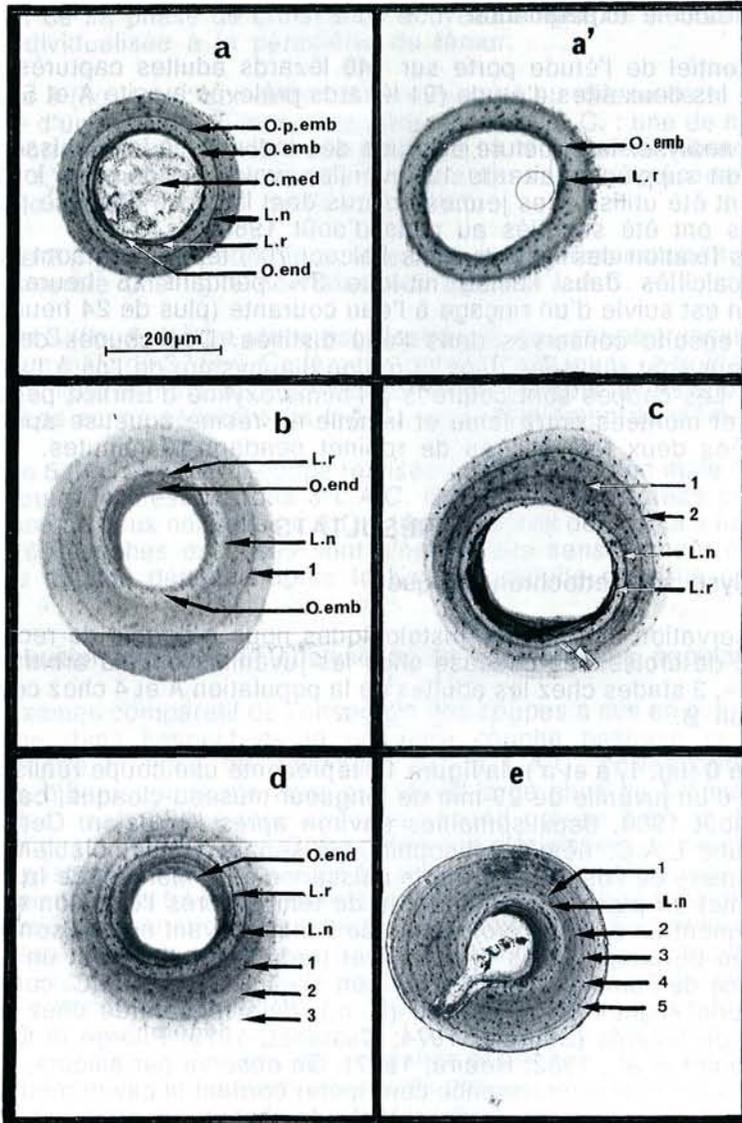


Figure 1 : Coupes transversales des diaphyses fémorales de lézards d'âges différents illustrant les divers stades de croissance dans les deux populations de *Mesalina olivieri*. a et a' = stade 0. b = stade 1. c = stade 2. d = stade 3. e = stade 5. 1, 2, 3, 4, 5, : lignes d'arrêt de croissance (L.A.C.). L.n = ligne de naissance. L.r. = ligne de résorption. O. end. = Os endostéal. O. emb. = Os embryonnaire. O.p. emb. = Os post-embryonnaire. C. med. = Cavité médullaire. Toutes les photos sont au même agrandissement.

C. Le protocole expérimental

L'essentiel de l'étude porte sur 148 lézards adultes capturés en mai 1981 sur les deux sites d'étude (91 lézards prélevés au site A et 57 au site B).

Pour analyser la structure osseuse des individus à leur naissance, un échantillon supplémentaire de 12 juvéniles provenant de deux localités a également été utilisé. Ces jeunes lézards dont l'âge ne dépasse pas deux semaines ont été sacrifiés au mois d'août 1980.

Après fixation des lézards dans l'alcool 70°, les fémurs sont prélevés puis décalcifiés dans l'acide nitrique 3% pendant 15 heures. Cette opération est suivie d'un rinçage à l'eau courante (plus de 24 heures). Les os sont ensuite conservés dans l'eau distillée. Des coupes de 18 μm d'épaisseur sont réalisées dans la région diaphysaire de l'os à l'aide d'un cryostat. Les coupes sont colorées à l'hématoxyline d'Ehrlich pendant 45 minutes et montées entre lame et lamelle en résine aqueuse après avoir été rincées deux fois à l'eau de robinet pendant 10 minutes.

III. RÉSULTATS

1 - Analyse squelettochronologique

L'observation des coupes histologiques nous a permis de reconnaître un stade de croissance osseuse chez les juvéniles appelé arbitrairement «stade 0», 3 stades chez les adultes de la population A et 4 chez ceux de la population B.

Stade 0 (fig. 1, a et a') : la figure 1a représente une coupe réalisée dans le fémur d'un juvénile de 29 mm de longueur museau-cloaque, capturé au mois d'août 1980, deux semaines environ après l'éclosion. Cette figure montre une L.A.C. hématoxylinophile qui sépare vraisemblablement l'os embryonnaire de l'os formé entre la naissance et le moment de la capture. Elle se met en place sans doute peu de temps après l'éclosion et traduit probablement un arrêt de croissance de l'animal ayant épuisé son vitellus. Elle se met en place sans doute peu de temps après l'éclosion et traduit probablement un arrêt de croissance de l'animal ayant épuisé son vitellus. Cette L.A.C. correspond donc à une «ligne» de naissance (L. n.), déjà rencontrée chez d'autres espèces de lézards (Smirina, 1974; Castanet, 1978; Pilorge et Castanet, 1981; Nourira *et al.*, 1982; Nourira, 1987). On observe par ailleurs, un léger dépôt d'os endostéal (croissance centripète) bordant la cavité médullaire et séparé de l'os par une ligne cimentante de résorption, sinueuse, plus ou moins crénelée à l'inverse des L.A.C. et de la ligne de naissance qui ont toujours une allure régulière. De plus, l'os endostéal comme l'os post-embryonnaire retiennent mieux le colorant et apparaissent plus foncés que l'os embryonnaire; ces caractéristiques facilitent l'interprétation squelettochronologique.

La deuxième coupe (fig. 1 a') a été réalisée dans le fémur d'un nouveau-né de 22 mm capturé peu de temps après l'éclosion. Ce lézard est

au début de sa phase de croissance active. La ligne de naissance est à peine individualisée à la périphérie du fémur.

Stade 1 (fig. 1 b) : sur cette coupe effectuée au niveau de la diaphyse fémorale d'un mâle de 35 mm, on distingue deux L.A.C. : une de naissance et une correspondant, selon toute évidence, à la première hibernation de l'animal. L'os endostéal plus important que dans le cas précédent tend à réduire le diamètre de la cavité médullaire.

Stade 2 (fig. 1 c) : cette coupe effectuée sur le fémur d'une femelle de 40 mm montre une ligne de naissance et deux L.A.C.

Stade 3 (fig. 1 d) : ce stade est illustré par une coupe transversale du fémur d'un mâle de 37 mm. Ce lézard apparemment jeune, a trois L.A.C. en plus de la ligne de naissance, ce qui correspond à trois hivers subis par cet animal. Les zones séparant les L.A.C. ont sensiblement la même largeur.

Stade 5 (fig. 1 e) : cette coupe réalisée sur le fémur d'un mâle de 39 mm montre outre la présence des 3 L.A.C. décrites dans le stade précédent, l'existence de deux nouvelles L.A.C. L'animal aurait donc subi 5 hivers. Les différentes couches osseuses sont d'épaisseurs sensiblement égales; la première couche déposée après la L.n. est réduite dans ce cas.

2 - Évaluation de l'âge et analyse de la structure des populations

Un examen comparatif de l'ensemble des coupes a mis en évidence une différence dans l'aspect de la première couche osseuse post-natale. Placée entre la ligne de naissance et la L.A.C. correspondant à la première hibernation, cette zone est assez large chez un premier groupe d'individus, mais plus étroite chez un second groupe (voir la différence entre la fig. 1 b et la fig. 1 e). Cette différence d'épaisseur du premier dépôt osseux post-natal indique que les lézards de ce premier groupe sont nés tôt en saison (vers fin juillet) et restent en activité environ trois mois avant leur première hibernation. Les lézards du second groupe proviennent plus probablement de la deuxième ponte de l'année (fin septembre). Ces derniers entrent, en effet, en hibernation juste après la naissance et ne disposent donc que de peu de temps pour croître cette année-là. Ainsi, si l'on admet l'hypothèse que chaque L.A.C. correspond à un hiver, les animaux présentant une ligne de naissance et une L.A.C. (stade 1) au mois de mai ont donc 9 ou 7 mois suivant qu'ils proviennent de la première ou de la seconde ponte. Pour faciliter l'interprétation, les deux catégories seront groupées en une seule cohorte, celle des lézards de 1 an. Les stades 2, 3 et 5 correspondent respectivement à des lézards âgés de 2, 3 et 5 ans. Le stade 0 caractérise les animaux n'ayant pas encore subi d'hivernage.

L'échantillon de la population A est formé d'animaux de 1 et 2 ans à l'exception d'un seul individu qui avait 3 ans. Par contre, la longévité maximale est évaluée à 5 ans dans la population B (voir fig. 2).

Dans la population A, le pourcentages des individus formant les différentes cohortes annuelles est identique entre les mâles et les femelles.

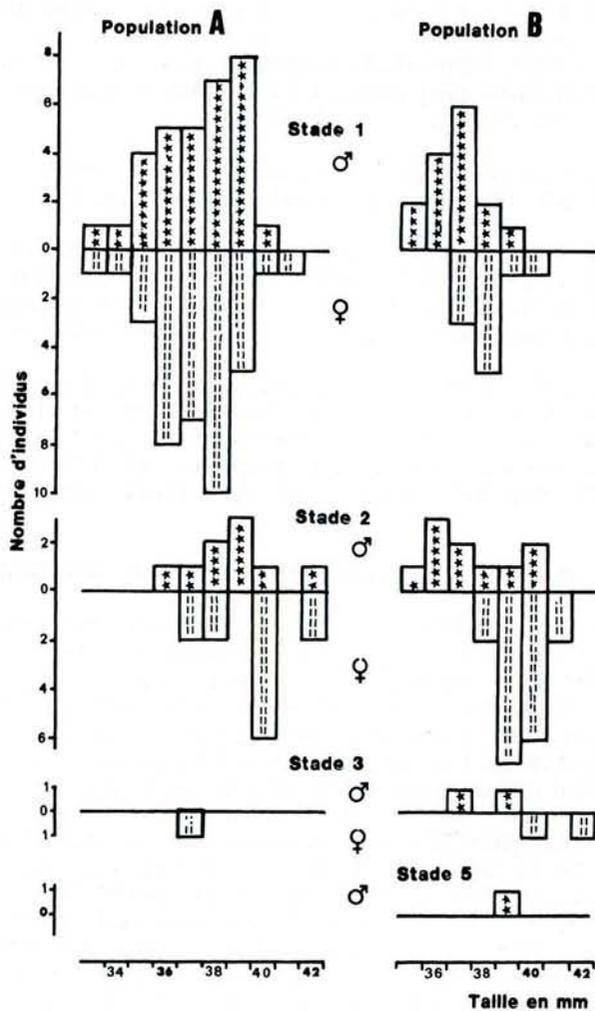


Figure 2 : Distribution par stade histologique et par taille des individus des deux populations de *Mesalina olivieri*.

De même, la taille moyenne des individus de chaque génération est similaire entre les deux sexes. Tout sexes confondus, la population adulte serait formée en mai de 75,8% d'animaux de 1 an, 23,1% de 2 ans et 1,1% de 3 ans. La taille moyenne est respectivement de 37,2 mm et 39,2 mm pour les individus de 1 et 2 ans. Le seul individu âgé de 3 ans a 37 mm de longueur.

En revanche, plusieurs différences peuvent être dégagées dans la population B. Les cohortes 1 et 2 présentent des tendances inversées : le groupe des mâles est formé de 53,6% d'animaux âgés de 1 an, 35,7% de 2 ans, 7,1% de 3 ans et 3,6% de 5 ans. Celui des femelles compte 34,5% d'animaux de 1 an, 58,6% de 2 ans et 6,9% de 3 ans. Toutefois, la structure d'âge des deux groupes n'est pas significativement différente (χ^2 , $p < 0,05$). En confondant les deux sexes, la population B adulte est formée en mai de 43,9% d'animaux de 1 an, 47,4% de 2 ans, 7,0% de 3 ans et 1,7% de 5 ans. Par ailleurs, la taille moyenne des femelles de chaque cohorte est toujours plus grande que celle des mâles, avec une différence de 2 mm environ à âge égal dans les deux premières cohortes et de 3 mm dans la troisième. Les animaux âgés de 1, 2 et 3 ans ont respectivement une taille moyenne de 36,7 mm, 37,4 mm et 38,0 mm chez les mâles (le seul mâle ayant 5 ans mesurait 39 mm) et de 38,0 mm, 39,5 mm et 41,0 mm chez les femelles. Cependant, les tendances observées dans les deux premières cohortes ne sont pas significatives (test t, $p < 0,05$). Seule la différence entre la taille moyenne des mâles et celle des femelles âgés de 3 ans est significative.

L'analyse de la largeur de la première couche osseuse montre que pour la population A, 82% des lézards sont issus de la première ponte et 18% de la deuxième. La population B est formée de 77% d'animaux provenant de la première ponte et 23% de la seconde. Cette différence est significative. On retiendra donc que la deuxième ponte est plus importante dans la population B relativement à celle de la population A.

IV . DISCUSSION ET CONCLUSION

L'application de la méthode des maximums successifs (Daget et Le Guen, 1975) aux histogrammes de tailles des deux échantillons ne permet de séparer que les lézards de première année de ceux des autres classes d'âge qui restent groupées: la gamme de taille des adultes de l'espèce étudiée dans le présent travail est trop réduite pour qu'il soit possible de distinguer les diverses classes d'âge. En revanche, la squelettochronologie nous a permis de distinguer ces différentes classes d'âge et de confirmer l'existence de deux périodes de ponte pour les populations étudiées.

Cette étude nous a également permis de mettre en évidence des différences dans la structure démographique pour l'année d'étude et la longévité maximale entre les deux populations différemment localisées. Concernant les proportions des individus issus de chaque ponte, il est intéressant de comparer les résultats obtenus par cette méthode à ceux de l'étude de la fécondité de l'espèce (Nouira, 1986). En effet, le dénombrement des oeufs oviductaires et ovariens destinés respectivement à la première ou la seconde ponte a montré que la seconde ponte est plus importante dans la population A relativement à la population B: malgré une

légère variation annuelle, en moyenne 71% des oeufs des femelles de la population A sont destinés à la première ponte et 29% à la seconde; dans la population B, 84% des oeufs sont destinés à la première ponte contre uniquement 16% à la deuxième.

Par ailleurs, les différences dégagées dans la structure démographique et la longévité entre les deux populations peuvent être liées à la présence (population A) ou l'absence (population B) d'*Acanthodactylus pardalis*. En effet, la compétition interspécifique entre *A. pardalis* et la population A de *Mesalina olivieri* est élevée, notamment sur l'axe trophique de leur niche écologique (Nouira, 1983). Ainsi la brève durée de vie dans la population A de *M. olivieri* relativement à la population B, peut constituer une réponse adaptée à l'action de la compétition interspécifique.

Cependant, l'interprétation des résultats demande à être complétée à partir de l'ensemble des caractéristiques écologiques des deux populations et de l'étude plus poussée de la dynamique de celles-ci.

Remerciements - Je remercie vivement Messieurs Robert Barbault et Jacques Castanet pour leur remarques et conseils concernant ce manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARBAULT, R., CASTANET, J., FRANCILLON, H. et RICQLÈS, A. de (1979) - Détermination de l'âge chez un anouère déserticole *Bufo pentoni*, Anderson 1893. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 33 : 129-141.

BARBAULT, R., CASTANET, J. et PILORGE, T. (1980) - Application des techniques squelettechronologiques à l'étude démographique des populations d'amphibiens et lézards. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 105 : 347-354.

BARBAULT, R. (1981) - Écologie des populations et peuplements. Des théories aux faits. Masson, Paris. 200p.

CASTANET, J. (1974) - Etude histologique des marques squelettiques de croissance chez *Vipera aspis* L. (*Ophidia, Viperidae*). *Zool. Scr.*, 3 : 137-151.

CASTANET, J. (1978) - Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez les lézards. *Acta Zoologica.*, 59 : 35-48.

CASTANET, J. (1982) - Recherches sur la croissance des tissus osseux des Reptiles. Application : la méthode squelettechronologique. Thèse doctorat d'État. Université Paris. 156 p.

CASTANET, J. et ROCHE, E. (1981) - Détermination de l'âge chez le lézard des murailles, *Lacerta muralis* (Laurenti, 1768) au moyen de la squelettechronologie. *Rev. Suisse Zool.*, 88 : 215-226.

CASTANET, J. et BAEZ, M. (1991) - Adaptation and evolution in *Gallotia* Lizards from the Canary Islands : age, growth, maturity and longevity. *Amphibia-Reptilia*, 12 : 81-102.

DAGET, J. et LE GUEN, J.C. (1975) - Les critères d'âge chez les poissons. In : Problèmes d'Ecologie : la démographie des populations de vertébrés. (Lamotte, M. et Boulière, F., eds.). pp. 253-289. Masson, Paris. 443 p.

LAMOTTE, M. et BOURLIÈRE, F. (1975) - Problèmes d'Ecologie : La démographie des populations de vertébrés. Masson, Paris. 443 p.

NOUIRA, S., MAURY, M.E., CASTANET, J. et BARBAULT, R. (1982) - Détermination squelettochronologique de l'âge dans une population de *Cophosaurus texanus* (Sauria, Iguanidae). *Amphibia-Reptilia*, 3 : 213-219.

NOUIRA, S. (1983) - Partage des ressources alimentaires entre deux Lacertidae sympatriques des îles Kerkennah (Tunisie) : *Acanthodactylus pardalis* et *Eremias olivieri*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 108 (3) : 474-484.

NOUIRA, S. (1986) - La reproduction des populations d'*Eremias olivieri* (Reptilia, Lacertidae) aux îles Kerkennah. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, 63 : 543-551.

NOUIRA, S. (1987) - Détermination squelettochronologique de l'âge et analyse démographique d'une population d'*Acanthodactylus pardalis* des îles Kerkennah (Tunisie). *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, 64 : 351-362.

PILORGE, T. et CASTANET, J. (1981) - Détermination de l'âge dans une population naturelle de lézard vivipare (*Lacerta vivipara* Jacquin, 1787). *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 2 (1) : 3-16.

SAINT-GIRONS, H. (1975) - Critères d'âge, structure et dynamique des populations de reptiles. *In* : Problèmes d'Ecologie : La démographie des populations de vertébrés. (Lamotte, M. et Bourlière, F., eds) pp. 233-252. Masson, Paris. 443 p.

SAINT-GIRONS, H., CASTANET, J., BRADSHAW, S.D. et BARON, J.P. (1989) - Démographie comparée de deux populations françaises de *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 44 : 361-386.

SMIRINA, E.M. (1974) - Prospects of age determination by bone layers in reptilia. *Zool. Zh.*, 53 : 111-117.

TURNER, F.B. (1977) - The dynamics of populations of squamates, crocodilians and rhynchocephalians. *In* : Biology of the Reptilia. 7. Ecology and Behaviour. (Gans, C. and Tinkle, D.W. Eds.). pp. 157-264. Acad. Press, London, New-York, San Francisco.

S. NOUIRA
Laboratoire de Biologie Animale
Faculté des Sciences
1060 Tunis, (TUNISIE)

LA PÊCHE ET L'EXPLOITATION DU VARAN DU NIL (*Varanus n. niloticus*) DANS LA RÉGION DU LAC TCHAD

par

Vivian de Buffrénil

Résumé - La capture des varans du Nil (*Varanus niloticus*), à des fins alimentaires ou commerciales, est une activité largement pratiquée par les villageois africains, tout particulièrement dans les zones soudanienne et tropicale, où l'espèce abonde. Jusqu'ici, les méthodes de capture employées par les pêcheurs professionnels de varans, de même que l'utilisation de ces animaux dans l'économie villageoise, n'ont jamais fait l'objet d'une description spécifique. Le texte qui suit est le récit des observations faites sur ce sujet dans la région du lac Tchad (territoire de la République du Tchad).

Mots-clés : Varans. Pêche. Techniques. Afrique. Viande. Peau.

Summary - The Nile monitor (*Varanus niloticus*) is abundant in non-tropical Sahelian zones and other regions of Africa. Capture for food and commercial purposes is widespread. The capture techniques of professional hunters and the part the lizards play in the village economy has not previously been recorded. Observations in the Lake Chad region (Republic of Chad) are described here.

Key-words : Monitor lizards. *Varanus niloticus*. Capture techniques. Meat. Skin. Chad.

I. INTRODUCTION

Très rarement décrite et presque inconnue dans ses aspects techniques et humains, la pêche aux varans participe aux traditions de la Brousse et s'avère profondément ancrée dans la vie économique de certaines populations villageoises. L'utilisation des varans est, en premier lieu, alimentaire: si la chair du varan de savane (*Varanus exanthematicus*) n'est que modérément appréciée en général, celle du varan du Nil, en revanche, figure parmi les mets les plus prisés dans de nombreuses régions d'Afrique (Irvine, 1960). Mais depuis plusieurs décennies, l'intérêt des varans est surtout commercial (*int. al.* Anonyme, 1983; Vernet, 1984, Luxmoore *et al.*, 1988). Pour alimenter les tanneries d'Europe, plusieurs centaines de milliers de varans du Nil sont capturés chaque année. En 1988, par exemple, plus de 700 000 peaux de cette espèce ont quitté légalement le continent africain (de Buffrénil, sous presse). Ce chiffre officiel n'a d'ailleurs qu'une valeur très relative pour évaluer la prédation réelle exercée par l'homme sur *V. niloticus*. On peut, en effet, considérer que, pour une peau mise légalement sur le marché international, deux à

trois animaux meurent. Leur peau, parfois, n'est pas prélevée; elle peut aussi aboutir dans l'artisanat local ou bien encore parvenir à des acheteurs étrangers par des circuits commerciaux illicites. Dans ces derniers cas, les varans mis à mort ne sont pas comptabilisés et ne figurent donc pas dans les statistiques internationales. Les plus gros producteurs sont les pays d'Afrique centrale et occidentale situés entre l'Equateur et le quinzième parallèle Nord: le Cameroun, le Mali, la Tchad et le Soudan (*int. al. Luxmoore et al.*, 1988; de Buffrénil, sous presse).

Au cours d'une mission d'expertise effectuée en République du Tchad, il m'a été donné d'observer dans le détail les modalités selon lesquelles l'exploitation intensive des varans du Nil est réalisée. Le récit qui suit résume les principales informations, totalement inédites jusqu'ici, collectées à cette occasion.

II. PRINCIPAUX SITES DE CAPTURE

En République du Tchad, la pêche au varan du Nil est une activité traditionnelle, très largement pratiquée dans la moitié sud du pays, entre les 8^{ème} et 14^{ème} degrés de latitude Nord. Rares sont les villageois qui n'ont pas, au moins une fois dans leur vie, capturé l'un de ces grands reptiles.

Mais c'est sans doute dans la région du Lac Tchad, biotope idéal et immense réservoir pour les varans, que l'enracinement de la pêche aux lézards dans l'activité des hommes est le plus évident. Ce lac est d'une superficie considérable (27 000 km²), partagée entre quatre états: le Tchad au nord et à l'est, le Niger et le Nigeria à l'ouest, le Cameroun au sud. Parmi les peaux de premier choix mises sur le marché à N'Djaména, 60 à 70% proviennent du lac Tchad. Ces peaux sont d'une taille et d'une qualité exceptionnelles, deux caractéristiques dues à la richesse des habitats disponibles pour les animaux et à la compétence des pêcheurs locaux.

Les biotopes typiques que fréquentent les varans du Nil dans le lac sont les sous-bois et taillis inondés. L'eau y est basse (0,5 à 1,5 m) et très chargée de divers débris organiques en suspension. La végétation, très dense en général, offre aux animaux le gîte et le couvert: là pullulent les insectes, les poissons, les amphibiens, les petits reptiles et mammifères, les oeufs divers (de tortues, d'oiseaux, etc.); bref, toutes les proies ordinaires des varans. De tels habitats sont localisés à peu de distance de la terre ferme ou entre les nombreuses îles qui constellent la rive tchadienne du lac. Les varans ne sont jamais rencontrés dans les eaux libres et plus profondes situées à distance des côtes.

Reptile particulièrement actif, vélocité et prompt à disparaître à la moindre alerte dans l'eau opaque, *Varanus niloticus* est assez difficile à surprendre en liberté. La teinte de son dos, brun olivâtre orné de 6 à 7 rangées transversales d'ocelles jaunes (pigmentation typique de la sous-espèce *Varanus niloticus niloticus*), est parfaitement mimétique de la mousse qui recouvre la surface des eaux dormantes sur de grandes étendues. À l'approche des pirogues, il est fréquent de voir plonger les varans à une distance de 20 à 30 mètres.

III. ORGANISATION, DÉROULEMENT ET EFFICACITÉ DE LA PÊCHE

L'essentiel de la pêche au varan organisée avec collecte régulière des peaux, semble restreinte, pour l'essentiel, à la moitié sud du lac, dans un quadrilatère délimité par les villages de Kouloudia, Kodjirom, Banangoré et Kanggalom. Ce territoire ne représente guère que 25% environ de l'ensemble des surfaces inondées susceptibles d'héberger l'espèce dans la portion tchadienne du lac (fig. 1). Hors de cette zone (territoire au nord de Bol), la pêche organisée a cessé depuis le milieu des années 1970 bien que l'espèce y soit aussi abondante qu'ailleurs. Toutefois, des captures occasionnelles peuvent encore être effectuées pour l'alimentation des populations villageoises.

Le nombre total de pêcheurs en exercice est difficile à évaluer avec précision. On peut néanmoins admettre comme plausible qu'une douzaine (au minimum) de groupes de 12 à 15 hommes pratiquent à plein temps la pêche au varan durant 5 à 6 mois dans l'année. La plupart des pêcheurs appartiennent à l'ethnie des Kanembous. Ils sont en grande majorité de nationalité tchadienne, mais une faible proportion d'entre eux sont des nigériens ou des camerounais travaillant au Tchad depuis plusieurs années. Les équipes de pêcheurs ne comprennent que des hommes, ainsi que quelques jeunes garçons initiés au métier par leurs parents. Dans un bivouac, les pêcheurs sont en général originaires du même village et partagent probablement un certain lien de parenté. En outre, ils obéissent à l'autorité d'un chef de pêche qui, d'ailleurs, peut être reconnu par plusieurs bivouacs. Les pêcheurs spécialisés dans le varan pratiquent peu la pêche au poisson (pour les besoins de l'appâtage essentiellement); de même, les pêcheurs de poissons ne capturent généralement pas les varans.

Les bivouacs sont des installations extrêmement rudimentaires établies sur les îles, dans des clairières ou des trouées de végétation. Les pêcheurs ne possèdent guère en propre qu'une moustiquaire, tendue la nuit entre quatre piquets, une natte, une couverture, parfois une lampe électrique, ainsi que leur matériel de pêche. Celui-ci se compose d'une sagaie surtout utilisée pour neutraliser les nombreux serpents (cobras, vipères heurtantes, etc.) qui infestent la région ou pour capturer un gibier de brousse occasionnel, d'une machette, d'un ou deux couteaux et de plusieurs dizaines d'hameçons. Ces derniers sont des crochets métalliques d'un diamètre de 2 à 3 cm et pourvus d'une pointe barbelée. A l'exception des machettes, importées du Cameroun ou du Nigeria, ces instruments sont produits par les forgerons des villages à partir de métaux de récupération: lames de ressorts, débris de carcasses de véhicules, etc. Les Kanembous ne se déplacent que bardés d'amulettes et autres gris-gris supposés les protéger des multiples dangers de la brousse. Ils conservent, en effet, une vision animiste de la nature bien qu'ils soient largement islamisés. Le reste du matériel: pirogues, ustensiles de cuisine, petits instruments de menuiserie destinés à la réparation des embarcations, clous et maillets pour le cadrage des peaux, est partagé par plusieurs membres du bivouac. Les pirogues, d'origine nigérienne, sont de construction légère et fragile (contre-plaqué de 10 mm cloué sur une armature de tasseaux). Leur longueur réduite (4 à 5 m), leur très faible

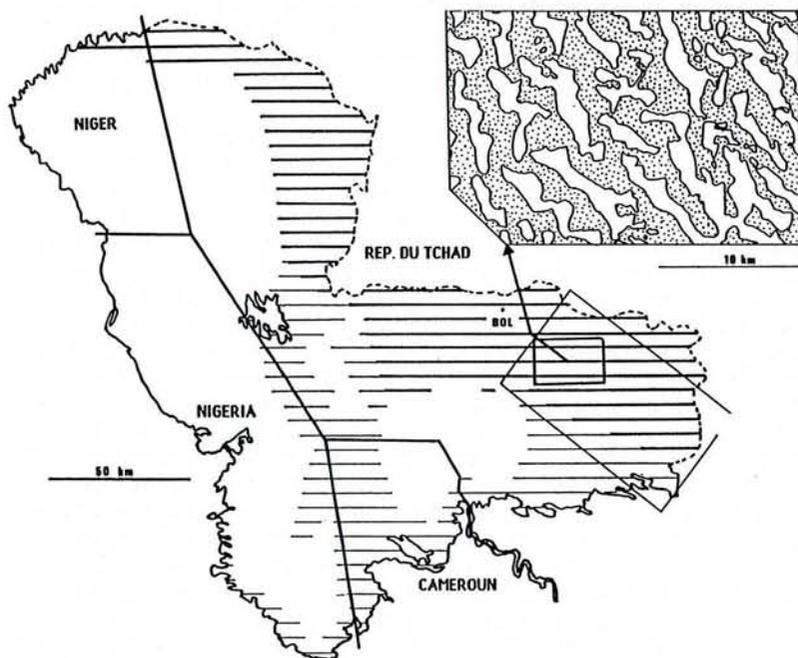


Figure 1 : Géographie générale du lac Tchad.

Quatre états se partagent la surface du lac: la République du Tchad, le Niger, le Nigeria et le Cameroun. Trois zones peuvent être distinguées dans le lac: 1- Les eaux libres (en blanc sur la carte) présentent une profondeur de 2 à 6 m et ne renferment que peu de varans. 2- Les zones de marais permanents (hachuré fin) sont de faible profondeur (moins de 2 m) et contiennent des varans. 3- Les systèmes dunaires inondables (hachuré épais) ont une profondeur généralement inférieure à 1,5 m et sont très richement pourvus de varans. La figure en médaillon montre l'aspect schématisé des systèmes dunaires inondables. Rectangle encadré d'un trait fin: région prospectée intensivement au cours de la mission d'expertise. Cette région correspond aussi au territoire où existe une pêche aux varans régulière et organisée

tirant d'eau et leur mode de propulsion, à la pagaie ou à la gaffe exclusivement, leur permettent d'évoluer avec une grande souplesse, quels que soient l'encombrement et la profondeur de l'eau. La capacité de charge de ces pirogues et l'habileté des hommes qui les manipulent sont étonnantes. Une seule de ces embarcations peut charger sans difficulté cinq passagers et 150 kg de bagages. Le long des côtes du lac, dans les zones de basses eaux, les accidents de navigation sont rares. Le plus grand péril que doivent affronter les piroguiers est représenté par les hippopotames. Ces grands herbivores, territoriaux et irascibles, mais de plus en plus rares il est vrai, sont prompts à détruire les barques et à pourchasser les hommes sur de longues distances.

C'est principalement à la période de montée des eaux et de crue du Lac (septembre à mars) que l'activité de la pêche est la plus intense. Hors de cette période, les pêcheurs regagnent leurs villages et s'adonnent à l'agriculture.

La pêche s'effectue en pirogue, sur des fonds de 0,5 à 1,5 m. Quelques pêcheurs, dépourvus de pirogue, entrent dans l'eau à pied. Ils disposent leur matériel dans de grandes cuvettes métalliques qu'ils poussent devant eux dans l'eau. Il faut un certain courage pour pêcher de cette manière car dans l'eau glauque au fond vaseux et glissant, le danger peut se présenter à chaque pas. Une embarcation porte deux hommes. Le nombre des pirogues étant limité à deux ou trois par campement, deux ou trois groupes peuvent donc opérer dans l'eau en même temps. Les hameçons appâtés, le plus souvent à la viande de varan (le poisson est parfois employé), sont posés le matin, entre 9h 30 et 11h 30 dans un rayon de 4 à 5 km autour du bivouac (1 heure de pirogue). Chaque hameçon, muni d'une cordelette de 50 à 60 cm de long, est accroché à une touffe d'herbe ou à un tronc immergé, et disposé de manière que l'appât repose à fleur d'eau, recouvert d'un peu de boue qui retarde son dessèchement. Une équipe de deux hommes pose 60 à 70 hameçons dans la matinée.

Les varans sont récupérés l'après-midi, entre 15 et 17 heures. Sur la totalité des hameçons mis en place, l'appât reste intact dans 40% des cas. Dans une proportion sensiblement égale, l'appât a été dévoré sans qu'aucun animal soit pris. Dans 20% des cas, un animal est ferré. Ce peut être soit un varan soit, plus rarement, un naja (*Naja melanoleuca*) que les pêcheurs tuent sans émotion de quelques coups de machette. On compte en moyenne un naja pour 20 animaux ferrés. Par leur grande abondance, ces serpents représentent une menace réelle pour les pêcheurs à pied; de plus, ils s'introduisent aussi dans les villages et causent chaque année plusieurs décès.

Les varans sont tirés par la queue hors de l'eau par l'un des pêcheurs, placé à l'étrave de la pirogue. Les bons professionnels ont soin de remettre à l'eau avec délicatesse les lézards de taille inférieure au minimum commercialisable (peaux de 20 cm de large).

Comme la plupart des animaux, le varan du Nil, s'il aperçoit un danger, est plus sujet à fuir qu'à combattre. Sauf si les chemins lui sont barrés et s'il est acculé à défendre sa vie. Il devient alors un adversaire redoutable, plus vif et plus pugnace qu'un crocodile de même taille. Un varan de plus de 2 mètres a, approximativement, autant de puissance musculaire disponible dans son dos, sa queue, ses mâchoires et ses pattes, que le

pêcheur agenouillé à l'avant de la pirogue et qui tente de le maîtriser. Le combat serait donc assez équilibré si le reptile n'était entravé par le gros hameçon qui lui déchire la gorge et limite ses mouvements. L'arme la plus redoutable de l'animal n'est pas tant sa denture, pourtant robuste, pointue et capable d'infliger des morsures profondes et douloureuses, mais surtout ses griffes. Celles-ci sont, proportionnellement très longues. Elles sont aussi solides, acérées et coupantes comme des lames. Aussitôt saisi au cou et dans l'incapacité de mordre, le varan s'en sert rageusement pour lacérer son adversaire. La manière de tenir l'animal est capitale: une main lui bloque fermement la nuque et l'autre les reins, à la base de la queue. Pour avoir, le temps d'un geste, relâché cette étreinte, nombreux sont les pêcheurs qui portent sur les bras, en longs bourrelets tourmentés, les cicatrices ineffaçables de ces combats. Le varan du Nil utilise aussi sa queue comme un fouet pour cingler ses ennemis. C'est surtout lorsqu'il est à terre et dispose de points d'appui qu'il recourt à cette arme. Celle-ci, d'ailleurs, ne gêne guère les pêcheurs qui immobilisent le corps de ces reptiles en marchant dessus. Dans la région du lac Tchad, la sagaie est rarement utilisée pour piquer les varans car la peau, trouée ou déchirée, devient invendable.

Lorsqu'ils sont trop grands et trop puissants pour être immobilisés par des liens au fond de la pirogue, les varans sont tués immédiatement d'une profonde entaille pratiquée à l'arrière de la tête. Les individus de taille plus modeste sont conservés vivants jusqu'au lendemain matin, attachés à des piquets plantés en bordure du campement. Cette pratique évite que les corps, laissés sans surveillance toute la nuit, ne soient dévorés par les petits carnivores en maraude.

Dans les premiers jours de l'installation d'un campement, 25 à 30 varans peuvent être capturés quotidiennement. Le nombre des captures baisse graduellement par la suite. Après dix à quinze jours, le nombre de varans pris chaque jours tombe à un chiffre inférieur à la dizaine. Les pêcheurs s'établissent alors dans un nouveau bivouac. En moyenne, 200 à 250 individus sont attrapés sur un site de pêche donné. En un an (6 mois de pêche), une quantité minimale de 30 000 varans peuvent ainsi être pris dans la seule région du lac par l'ensemble des équipes de pêche.

Le mode de capture pratiqué par les Kanembous n'est pas sélectif: l'appât attire indifféremment les varans des deux sexes et de toutes tailles, à l'exception des spécimens de taille inférieure à 70 cm. Chez ces derniers, l'ouverture buccale n'est pas assez grande pour saisir en bloc appât et hameçon. Dans la région du lac Tchad, les varans atteignent une taille assez imposante pour l'espèce. C'est sans doute le signe que l'espérance de vie des animaux est relativement longue. Chez les mâles, la taille la plus fréquemment rencontrée varie de 150 à 180 cm pour un poids de 7 à 10 kg. Cependant, les animaux de plus de 2 m ne sont pas rares. Le plus grand spécimen qu'il m'ait été donné de voir mesurait 214 cm (poids de 14,5 kg) et le plus lourd pesait 17 kg (taille 213 cm). Ces chiffres ne représentent sans doute pas des records. La peau du spécimen de 214 cm mesurait 56,5 cm de largeur maximale. Or, dans les entrepôts des exportateurs, certaines peaux en provenance du lac Tchad peuvent dépasser 65 cm de large, ce qui suggère que les varans auxquels elles ont été arrachées avaient une longueur voisine de 240 cm. Dans les conditions

écologiques très favorables qui règnent le long des rives du lac Tchad, les varans grandissent vite. On peut valablement supposer que les plus vieux mâles doivent pouvoir atteindre 250 cm de long pour un poids d'une vingtaine de kilos, s'ils ne succombent pas, avant, de mort violente. Aujourd'hui, c'est surtout l'homme qui peut interrompre la vie des varans adultes car, les crocodiles ayant disparu du lac à la suite d'une chasse intensive, ces animaux n'ont plus guère d'ennemis naturels. En revanche, les jeunes varans sont dévorés en masse par les hérons, les aigles pêcheurs, les éperviers, les poissons-chat et les serpents.

Les femelles sont nettement plus petites. Leur longueur excède rarement 180 cm et se situe, le plus souvent, entre 140 et 160 cm. Elles commencent à pondre tôt dans leur existence, dès la taille de 120 cm. Elles ne produisent alors qu'une dizaine d'oeufs par an. À mesure qu'elles grandissent et vieillissent, l'abondance de leurs pontes augmente régulièrement (comme chez tous les reptiles) jusqu'à atteindre une soixantaine d'oeufs par année. Les oeufs des varans ont à peu près la même taille que ceux des poules. Dans la région du lac Tchad, les pontes ont lieu à la fin de la montée des eaux, de la mi-décembre au début de janvier. Les jeunes naissent au début de la saison des pluies suivante (juin), lorsque les insectes pullulent.

IV. UTILISATION DES VARANS

Le dépeçage des varans a lieu tôt le matin (entre 6 h 30 et 9 h), le lendemain de leur capture. Une fois l'animal mis à mort, une profonde entaille circulaire est effectuée à la base des mains et des pieds, ainsi que dans la région moyenne de la queue. La peau est ensuite fendue sur toute la longueur du ventre et des membres pour être soigneusement décollée au moyen d'une lame peu tranchante. Les enfants sont fréquemment employés à cette besogne. Les peaux sont séchées au soleil après avoir été tendues et clouées au sol par des pointes de métal ou de bois. Le séchage est rapide: 4 à 5 heures. Il constitue la seule opération de conservation opérée sur les peaux brutes.

Les carcasses de varans, comprenant la queue et le tronc, sont pendues aux basses branches des arbres pour être séchées en plein air. Elles peuvent ainsi séjourner deux à trois jours sans autre soin, avant d'être débitées en tronçons, eux-mêmes séchés à nouveau au soleil. Ces morceaux de viande déshydratée sont mis en sac (50 kg par sac environ) et sont vendus sur les marchés villageois pour la consommation locale. Le corps d'un varan fournit environ 25 à 30% de son poids en viande séchée, prête à la commercialisation. La peau et la viande boucanée représentent les produits commerciaux tirés des varans.

Ces lézards sont aussi l'élément de base de l'alimentation des pêcheurs eux-mêmes. Les oeufs sont prélevés, bouillis et broyés dans un linge. La pâte qui en résulte est consommée sur place sans autre apprêt. La viande de varan figure à tous les repas, bouillie, grillée, frite (dans l'huile de varan), ou encore fumée, avec l'accompagnement traditionnel constitué d'une boule (2 à 3 kg) de farine de maïs ou de mil cuite dans l'eau. Les repas sont pris en commun, dans les mêmes plateaux, par tous les membres du bivouac.



Photo 1: Vue du biotope du lac Tchad



Photo 2: Varan pris à l'hameçon et hissé à bord des pirogues

Des collecteurs de peaux, connus et répertoriés par les autorités administratives, se partagent la région du lac. Ils se déplacent en pirogue de bivouac en bivouac ou rencontrent les pêcheurs, à intervalle régulier, dans les grands marchés villageois de Banangoré, Kangelom, Boulfetimi ou Kouloudia. Dans la plupart des campements, les pêcheurs travaillent pour un seul collecteur et lui restent ordinairement fidèles. Toutefois, ce type de relation commerciale n'est pas une règle absolue. Certains pêcheurs cèdent aux propositions des collecteurs les plus offrants. Dans ce cas, les peaux suivent, pour une part, le circuit légal d'exportation: elles sont acheminées en camion vers la capitale, où les négociants les classent, les conditionnent et les expédient vers leurs clients européens par «fret aérien». Une autre partie de ces peaux, sans doute assez importante, entre dans des filières commerciales illicites. Elles quittent alors le pays clandestinement, sans que leur propriétaire ait acquitté les diverses taxes (fort élevées d'ailleurs) qui frappent les exportations de produits tirés de la faune sauvage. Ces opérations sont surtout dirigées vers le Nigeria, le Cameroun ainsi que le Soudan, dont les ressortissants sont nombreux en territoire tchadien. Les agents de l'État, douaniers ou inspecteurs des Eaux et Forêts, sont dépourvus de moyens de surveillance efficaces. Aussi, la fraude ne semble-t-elle pas rencontrer d'obstacle sérieux.

L'essentiel des revenus pécuniaires des pêcheurs provient de la capture des varans. L'agriculture n'a qu'un but de subsistance. On peut estimer que la vente de la viande et de la peau des lézards rapporte 100 000 à 125 000 FCFA (2000 à 2500 FF) à chaque pêcheur pour une saison de capture normale. C'est un rapport très substantiel pour les villageois des régions déshéritées du Tchad, un pays qui figure lui-même parmi les plus pauvres d'Afrique.

Lorsqu'une peau de varan de bonne qualité a parcouru tous les échelons de son parcours commercial, depuis le pêcheur sur les eaux reculées du lac, jusqu'au maroquinier de Paris ou de Rome, sa valeur se trouve finalement multipliée par 18.

V. CONCLUSION : LA PÊCHE MENACE-T-ELLE LA SURVIE DES POPULATIONS DE VARANS ?

Le varan du Nil est classé à l'annexe II de la CITES (Convention sur le Commerce International des Espèces Menacées, dite «Convention de Washington»). Il est donc permis de vendre et d'acheter ses peaux, à la condition d'en obtenir l'autorisation des autorités du pays exportateur et du pays importateur. Le classement à l'annexe II signifie que l'espèce dans son ensemble n'est pas menacée d'extinction.

Dans le cas particulier de la région du lac Tchad, *Varanus niloticus* demeure très commun, après plusieurs décennies d'exploitation régulière. Il est vrai que depuis la disparition des crocodiles, il n'a plus guère de compétiteur naturel sérieux. La fréquence des individus de grande taille indique que la pression de prédation globale exercée sur les varans est modérée et leur permet de disposer d'une espérance de vie assez longue. Un autre élément positif est que la capture de ces animaux est limitée à un

territoire restreint du lac, et repose sur des méthodes traditionnelles, apparemment peu destructrices.

Une menace sans doute plus redoutable pour l'espèce résulte de l'habitude qu'ont les villageois d'incendier la brousse sur de vastes étendues. A la saison sèche, les varans, réfugiés dans des troncs creux, des termitières ou des trous du sol sont alors piégés par le feu et périssent probablement en grand nombre, brûlés ou asphyxiés. J'ai pu constater ces dégâts sur quantité d'individus dont les pattes et la queue portaient de profondes traces de brûlure. L'abondance des troupeaux de bovidés qui paissent dans les basses eaux du lac participe également au saccage de l'habitat naturel des varans. En comparaison, les destructions qu'occasionne la pêche sont plus limitées et beaucoup mieux contrôlées. Les pêcheurs sont bien conscients, en général, qu'il ne faut pas tuer la «poule aux oeufs d'or». Ainsi, si les techniques de pêche sont conservées telles quelles, sans accroissement de leur efficacité et sans augmentation de l'effectif des pêcheurs, la surexploitation des stocks naturels de varans ne semble guère devoir être redoutée à brève échéance.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANONYME (1983) - International trade in skins monitor and Tegu Lizards, 1975-1980. *Traffic Bulletin*, 6: 71-79.

BUFFRÉNIL, V. de (sous presse) - L'exploitation des varans africains. Secrétariat CITES, Lausanne.

IRVINE, F. R. (1960) - Lizards and crocodiles as food for man. *British Journal of Herpetology*, 2: 197-202.

LUXMOORE, R., GROOMBRIDGE, B. et BROAD, S. (1988) - Significant trade in Wildlife: a review of selected species in CITES appendix II. Vol. 2: Reptiles and Invertebrates. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN), Cambridge. 306 p.

VERNET, R. (1984) - Les Varans. In: F. de Beaufort: Espèces Menacées et Exploitées dans le Monde. Guide pratique pour leur Connaissance et leur Identification. Paris. 28 p., 3 planches.

Vivian de BUFFRÉNIL
Laboratoire d'Anatomie Comparée
Muséum National d'Histoire Naturelle
55, rue Buffon, 75005 PARIS (France)

SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE DE FRANCE

Association fondée en 1971

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

Siège social

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

Secrétariat

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

Tel : 72.32.50.36

Fax : 72.33.50.19

Trésorier

Raymond CHABAUD, B.P. 524, 64105 BAYONNE Cedex

ADRESSES UTILES

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Directeur de la publication:

Roland VERNET

N° commission paritaire 59374

Couverture : J.C. RAGE

APPEL DE COTISATION 1994

**La S.H.F. ne peut vivre sans vos cotisations.
Le travail du Trésorier est extrêmement simplifié
quand les cotisations arrivent tôt dans l'année.
Adressez vos cotisations selon le tarif suivant :**

MEMBRES ACTIFS : 140 F

MEMBRES CONJOINTS : 70 F

JEUNES (moins de 20 ans) : 100 F

par chèque à l'ordre de la S.H.F.

au Trésorier

**Jean Jacques BOISARD
Réserve Africaine
11130 SIGEAN**

**SOCIETE HERPETOLOGIQUE
DE FRANCE**

Association fondée en 1971

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

Siège Social

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

Secrétariat

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

CONSEIL D'ADMINISTRATION

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

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

Daniel TROMBETTA, 7 Avenue R. Schuman, 77184 EMERAINVILLE

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

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

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

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

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

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

ADMISSIONS

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

COTISATIONS 1992 / MEMBERSHIP

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

ABONNEMENTS / SUBSCRIPTION to SHF Bulletin

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

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

To our members in America, Asia or Pacific area :

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

CLUB JUNIOR

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

Modalités de règlement :

1. Chèque postal : à l'ordre de la SHF, CCP 3796-24 R PARIS
2. Chèque bancaire à l'ordre de la SHF. Envoi direct au secrétaire général (adresse ci-dessus).
3. Nous rappelons que les dons ou cotisations de soutien sont les bienvenus.

Changement d'adresse :

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

BIBLIOTHEQUE

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

