



HAL
open science

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE L'URODÈLE EUPROCTUS PLA TYCEPHALUS (GRAVENHORST, 1829)

Marc Alcher

► **To cite this version:**

Marc Alcher. CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE L'URODÈLE EUPROCTUS PLA TYCEPHALUS (GRAVENHORST, 1829). *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1980, 30, pp.157 - 164. hal-03008187

HAL Id: hal-03008187

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03008187v1>

Submitted on 16 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE L'URODÈLE *EUPROCTUS PLATYCEPHALUS* (GRAVENHORST, 1829)

Marc *ALCHER*

*Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie,
46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05*

AMPHIBIEN
DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE
DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

RÉSUMÉ. – Fondé sur de premières observations réalisées dans la nature ainsi qu'au laboratoire, ce travail permet de mieux connaître le développement de *E. platycephalus*. A l'état embryonnaire, la constante thermique de l'espèce est égale à 172, sa température-seuil étant de 10,4 °C. A l'issue du développement larvaire, la métamorphose doit s'effectuer, en règle générale, l'année suivant la ponte tandis que la maturité sexuelle ne survient vraisemblablement que vers la quatrième année de vie de l'animal. Compte tenu des conditions écologiques variables existant entre les différents biotopes et au sein même de ceux-ci, le développement des populations y est sensiblement différent. Une comparaison est esquissée avec l'espèce pyrénéenne.

AMPHIBIA
EMBRYONIC DEVELOPMENT
POSTEMBRYONIC DEVELOPMENT

ABSTRACT. – The development of *Euproctus platycephalus* (Amphibia, Urodela, Salamandridae) is described from preliminary laboratory and field observations. The relation between embryonic development (in days) and temperature (in °C) undergone by eggs is $y = 172/x - 10.4$. Metamorphosis generally occurs during the year following the egg laying, and sexual maturity certainly occurs during the fourth year of life. However, in response to ecological conditions, variable among the different habitats, the development of the populations is slightly different. The development of *E. platycephalus* is briefly compared with that of the Pyrenean species, *E. asper*.

INTRODUCTION

E. platycephalus, Urodèle Salamandridae, est une espèce endémique de Sardaigne. Longtemps demeurée imprécise, sa biogéographie a fait récemment l'objet de deux publications (Bruno, 1973; Alcher, 1975). Les stations indiquées s'étendent du nord au sud de l'île et essentiellement dans la moitié ouest, la plus montagnueuse.

Le biotope typique des animaux adultes est constitué par des ruisseaux ou torrents dont les eaux sont pures, dépourvues de végétation et à fond recouvert de pierres

non enfoncées dans le substrat. Exceptionnellement, les années sèches, quelques cours d'eau colonisés peuvent être plus ou moins envahis par des Algues. Du fait du climat méditerranéen, certains de ces torrents présentent en été des conditions fort différentes. Il n'est pas rare alors de trouver les populations larvaires en eau quasiment stagnante, chaude et encombrée d'Algues ou de vase.

La répartition verticale des trois espèces congénériques, *E. platycephalus*, *E. montanus* et *E. asper*, liée à leurs exigences thermiques (Despax, 1923; Goux, 1953; Alcher, 1975), permet de définir deux ensembles, celui des espèces insulaires – eurythermes – s'opposant à

celui de l'espèce pyrénéenne - sténotherme froid -. Aussi est-il intéressant de préciser nos connaissances sur la biologie des Euproctes sarde et corse afin d'établir une comparaison avec *E. asper*, mieux connu, et d'intégrer l'ensemble de ces données à celles acquises sur l'ordre des Urodèles.

Le présent travail se propose d'apporter quelques informations sur le développement de l'espèce sarde (en ce qui concerne les résultats d'élevage, œufs et larves sont tous issus des pontes spontanées de plusieurs femelles originaires, pour la plupart, des Monts du Gennargentu).

I. DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

1. Obtention

Zeidler (1928), qui a suivi le développement embryonnaire d'œufs pondus en captivité, affirme la nécessité de leur maintien en eau courante, ceux laissés en eau stagnante moisissant malgré un changement journalier de la moitié de l'eau.

En fait, le développement embryonnaire peut aisément être obtenu en eau stagnante à la condition de la changer en totalité une ou deux fois par jour, la hauteur d'eau étant juste suffisante pour recouvrir les œufs. Il semble que ceux-ci soient plus facilement envahis par les Saprolégnales lorsqu'ils sont jeunes, ce qui permet d'espacer les changements d'eau en fin de développement. Exceptionnellement, celui-ci peut-être obtenu en eau stagnante non renouvelée.

Une autre technique consiste à placer les œufs sur un grillage situé au-dessus d'un diffuseur d'air. Enfin, quelques bons résultats peuvent être signalés en atmosphère humide, les œufs n'étant immergés qu'à mi-hauteur.

2. Aspect et diamètre des œufs

L'œuf, généralement ovale et dépourvu de pédicule, présente parfois un aplatissement au niveau du contact avec le substrat. L'hémisphère supérieur du germe est nettement marqué par une coloration brune tandis que l'inférieur est blanc-jaunâtre.

Pondus par quatre femelles de longueur totale comprise entre 10,8 et 11,6 cm, 160 œufs en segmentation ont été mesurés. Les moyennes du diamètre moyen, pour l'œuf et le germe, sont respectivement de 4,04 et 2,45 mm. A l'éclosion, 19 œufs présentaient, en moyenne, un diamètre de 5,29 mm. Ces valeurs sont inférieures à celles données par Scortecci (1953) qui indique un diamètre de 5 mm (9 mm avant l'éclosion).

Le germe de l'Euprocte sarde se révèle donc plus petit et plus pigmenté que celui de l'espèce pyrénéenne, décrit par Gasser (1964).

3. Durée du développement embryonnaire

Les résultats correspondant au développement de 146 œufs répartis en quatre groupes placés aux températures de 15, 16,8, 20,5 et 24,5 °C sont indiqués dans le Tableau I. Le nombre de jours séparant la ponte de l'éclosion diminue lorsque la température s'élève tandis que les malformations larvaires sont de plus en plus nombreuses.

TABLEAU I

Caractéristiques du développement embryonnaire de *E. platycephalus* en fonction de la température.

Embryonic development characteristics of E. platycephalus according to the temperature.

Groupe	Effectif	Température (°C)	Durée du développement (moy. en j)	Longueur à l'éclosion (moy. en cm)	Larves malformées (%)
1	9	15	37,6	1,29	0
2	81	16,8	26,9	1,28	2
3	40	20,5	16,1	1,06	17
4	16	24,5	12,7	1,01	19

La durée du développement embryonnaire est une fonction de la température qui peut s'exprimer par la relation

$$y = \frac{C}{x - T_s}$$

dans laquelle C représente la constante thermique de l'espèce et T_s sa température-seuil. A partir des quatre données expérimentales, l'équation, pour *E. platycephalus*, devient :

$$y = \frac{172}{x - 10,4}$$

On peut en tirer les remarques suivantes :

- le développement embryonnaire ne peut avoir lieu en dessous de 10,4°, valeur bien supérieure à celle obtenue par Clergue-Gazeau (1972) sur *E. asper* ($T_s = 4,5^\circ$). A une température de 13°, le développement demande encore plus de deux mois.
- la constante thermique de l'espèce, égale à 172, est nettement inférieure à celle de l'espèce pyrénéenne (310) mais, du fait de la faible température-seuil de cette dernière, l'Euprocte sarde se développe plus lentement pour toute température inférieure à 17,75°. Néanmoins, entre 16 et 24°, les résultats diffèrent de moins de quatre jours (Fig. 1).

4. Aspect et taille à l'éclosion

L'œuf, placé à 17° en eau stagnante aérée, donne naissance à une larve dont les branchies supérieures, moyennes et inférieures possèdent respectivement trois, deux et une ramifications. Les balanciers sont absents. Le membre antérieur se présente sous forme d'une palette échancrée tandis que le postérieur est déjà visible à l'état de bourgeon. Ainsi que le faisait remarquer Gasser

(1964) pour *E. asper*, la larve à l'éclosion de l'espèce sarde ne peut être assimilée à aucun stade du développement de *Triturus helveticus* puisque les caractères cités des membres antérieurs et postérieurs se retrouvent respectivement dans les stades 38 et 43 établis par Gallien et Bidaud (1959).

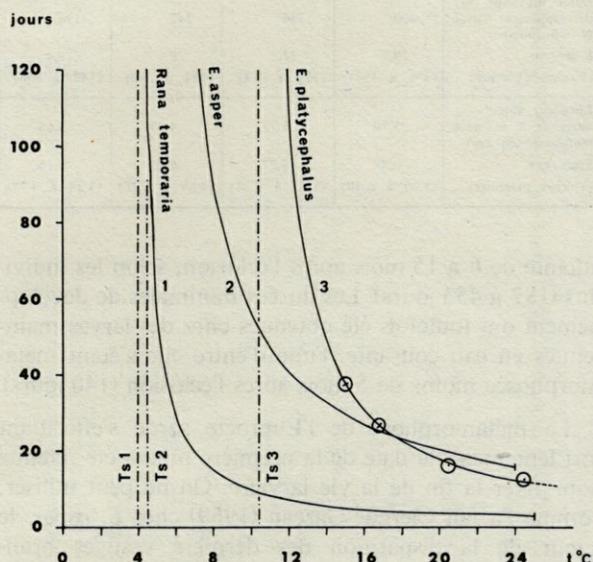


Fig. 1. - Durée du développement embryonnaire en fonction de la température de 3 espèces d'Amphibiens (1. d'après Angelier & Angelier, 1968; 2. d'après Clergue-Gazeau, 1972). O = points expérimentaux; T_s = température-seuil.

Length of embryary development according to temperature for 3 species of amphibians. O = experimental points; T_s = threshold of temperature.

Les larves ont à l'éclosion et en moyenne, une longueur d'autant plus grande que la température à laquelle sont soumis les œufs dont elles sont issues est basse (Tabl. I). Les longueurs totales, comprises entre 0,83 et 1,42 cm, sont d'autant plus grandes que la période embryonnaire l'est également.

II. DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET MÉTAMORPHOSE

1. En élevage

Les larves dont les courbes de croissance ont été reproduites dans la figure 2 ont toutes été élevées isolément dans des récipients d'une surface de 44 cm² et dont l'eau, stagnante, avait une hauteur de 1 cm.

Connaissant l'écologie de l'espèce, la préférence aurait été donnée à des bacs à eau courante, mais la localisation des larves dans les zones les plus calmes des torrents, stagnantes même dans les cas extrêmes, autorisait à réaliser ces élevages dans les conditions citées.

L'alimentation des très jeunes larves nécessite des proies extrêmement petites, les plus appropriées étant les vers Grindal, d'élevage aisé. Ostracodes, Copépodes et jeunes Daphnies sont par la suite également utilisés ainsi que Tubifex, Enchytrées et surtout larves de Chironomes.

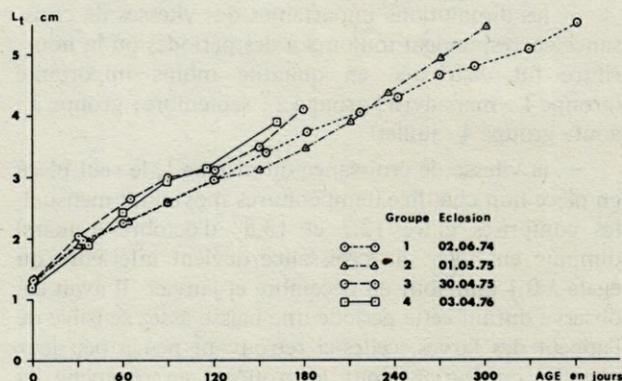


Fig. 2. - Croissance larvaire de *E. platycephalus* (courbes arrêtées dès la première métamorphose).

Larval growth of *E. platycephalus* (curves ending with the first metamorphosis).

TABLEAU II

Croissance larvaire de *E. platycephalus*.

Larval growth of *E. platycephalus*.

Groupe (Date des éclosions)	Age en j	Longueur totale moyenne en cm	Ecart-type	Nombre de larves non métamorphosées
Gr. 1 (02.06.74)	1	1.32	0.06	14
	17	1.86	0.04	-
	34	1.97	0.04	-
	60	2.26	0.07	-
	90	2.59	0.08	-
	120	2.96	0.10	-
	155	3.39	0.11	-
	182	3.73	0.13	-
	217	4.05	0.12	-
	242	4.30	0.15	-
	270	4.64	0.15	-
	293	4.80	0.18	-
	329	5.07	0.20	-
361	5.49	0.20	-	
394	5.86	0.18	7	
420	6.15	0.00	2	
Gr. 2 (01.05.75)	2	1.34	0.09	11
	32	1.89	0.12	-
	64	2.29	0.16	-
	90	2.61	0.24	-
	122	2.98	0.21	-
	151	3.12	0.27	-
	181	3.47	0.37	-
	211	3.91	0.29	-
	236	4.38	0.25	-
	271	4.94	0.32	-
	301	5.44	0.30	-
326	5.68	0.21	7	
Gr. 3 (30.04.75)	1	1.33	0.08	5
	31	2.03	0.10	-
	66	2.66	0.23	-
	90	2.99	0.30	-
	121	3.12	0.42	-
	151	3.51	0.38	-
	180	4.12	0.43	-
	210	4.46	0.31	4
236	4.74	0.31	4	
Gr. 4 (03.04.76)	0	1.20	0.01	4
	15	1.58	0.02	-
	37	1.92	0.03	-
	60	2.42	0.07	-
	90	2.94	0.08	-
	116	3.16	0.08	-
	162	3.90	0.06	-
	182	4.41	0.08	3
	204	4.72	0.04	3

a) *Analyse des courbes de croissance*

Les résultats concernant 4 groupes totalisant 34 larves sont présentés dans le tableau II et la figure 2. Les âges sont toujours considérés en prenant comme origine l'éclosion.

Les remarques suivantes peuvent être faites :

– les diminutions importantes des vitesses de croissance correspondent toujours à des périodes où la nourriture fut distribuée en quantité moins importante (groupe 1 : mars-avril; groupe 2 : septembre; groupe 3 : août; groupe 4 : juillet).

– la vitesse de croissance du groupe 1, le seul placé en pièce non chauffée (températures moyennes mensuelles comprises entre 12,7 et 13,8° d'octobre à mars) diminue en hiver : la croissance devient inférieure ou égale à 0,1 mm/jour en décembre et janvier. Il avait été observé durant cette période une baisse assez sensible de l'appétit des larves, celles-ci retrouvant peu à peu leur voracité en février. Pour le groupe 2 en revanche, la croissance s'est maintenue de novembre à février à un bon niveau (vitesses comprises entre 0,15 et 0,19 mm/j). Le ralentissement de croissance hivernale peut donc être évité en ne soumettant pas les larves à de basses températures. Ce résultat diffère de celui obtenu chez *E. asper* par Despax (1923) qui, étudiant le développement de larves maintenues dans des conditions sensiblement constantes (la température varie entre 10 et 15° et la nourriture est abondamment distribuée), constate une période de 110 jours, de décembre à mars, pendant laquelle la croissance est très ralentie (0,05 mm/j en moyenne). Il admet de ce fait l'existence d'une sorte de « rythme héréditaire » « influençant le développement larvaire ». Clergue-Gazeau (1972), chez la même espèce, observe elle aussi une discontinuité dans la croissance de ses larves maintenues en aquarium thermostaté à 12°;

– la durée totale du développement larvaire varie de façon importante selon les groupes (Tabl. III). C'est ainsi qu'en moyenne le développement du groupe 1 est 2 fois plus long que celui du groupe 4 qui a subi des températures plus élevées et reçu une nourriture très abondante. L'impact propre du facteur alimentation est mis en évidence par la comparaison des groupes 2 et 3, éclos à un jour d'intervalle et issus de parents provenant tous du Gennargentu. Placé dans des conditions rigoureusement identiques par ailleurs, le groupe 3 fut alimenté plus copieusement que le groupe 2, néanmoins nourri correctement. Le tableau III met en évidence le retard relativement important du développement des larves du groupe 2 qui ne réalisent leur métamorphose que 94 jours en moyenne après celles du groupe 3.

b) *Durée de vie larvaire et métamorphose*

Zeidler (1928) indique, en élevage, des métamorphoses après 14-15 mois de vie larvaire, et Scortecchi (1953) fait état d'un développement de 8 à 9 mois « dans les eaux froides des torrents ».

La grande variabilité des résultats obtenus en élevage a déjà été mentionnée (Tabl. III), la métamorphose étant

TABLEAU III

Durée du développement larvaire et longueur totale à la métamorphose chez *E. platycephalus*.

Duration of larval development and total length at time of metamorphosis of E. platycephalus.

	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	Groupe 4
Durée moyenne du développement larvaire (en jours)	400	336	242	198
<i>Ecart-type</i>	29,6	11,5	29,6	9,4
(Valeurs extrêmes)	(376 à 453)	(320 à 354)	(184 à 260)	(182 à 206)
Longueur totale moyenne à la métamorphose (en cm)	5,70	5,77	4,89	4,65
<i>Ecart-type</i>	0,37	0,27	0,20	0,16
(Valeurs extrêmes)	(5,08 à 6,40)	(5,37 à 6,21)	(4,69 à 5,25)	(4,38 à 4,77)

atteinte de 6 à 15 mois après l'éclosion, selon les individus (182 à 453 jours). Les durées minimales de développement ont toutefois été obtenues chez des larves maintenues en eau courante, l'une d'entre elle s'étant métamorphosée moins de 5 mois après l'éclosion (140 jours).

La métamorphose de l'Euprocte sarde s'effectuant fort lentement, la date de la première mue a été retenue pour fixer la fin de la vie larvaire. On ne peut utiliser, comme l'a fait Clergue-Gazeau (1969) chez *E. asper*, le « jour de la disparition des derniers vestiges branchiaux » dans la mesure où la première mue survient parfois alors que l'animal possède encore des branchies fort bien développées. De surcroît, lorsqu'ils sont maintenus en eau après la métamorphose, les jeunes conservent parfois des restes branchiaux. Sur les 13 larves du groupe 1 (éclosions le 02.06.1974; première mue du 13.06 au 28.08.1975), 5 possédaient encore, le

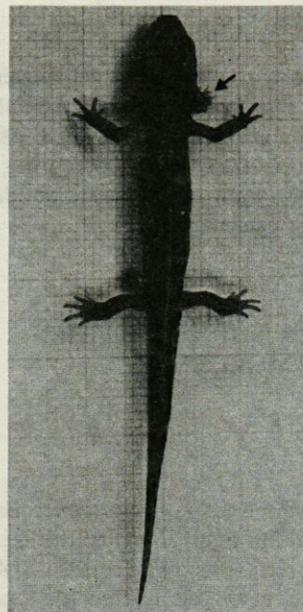


Fig. 3. – Juvénile de *E. platycephalus* 97 jours après sa première mue : persistance des branchies (flèche).

Juvenile of E. platycephalus 97 days after its first moult : persistence of gills (arrow).

03.12.1975, des vestiges branchiaux. Ceux-ci étaient toujours visibles, quoique très réduits, le 19.04.1976, c'est-à-dire de 234 à 298 jours après la première mue (Fig. 3).

En s'en tenant aux espèces congénériques, ces observations sont à rapprocher du cas de « dissociation du complexe morphogénétique de la métamorphose » constaté par Goux (1953) chez une larve d'*E. montanus* et des travaux de Clergue-Gazeau (1972) sur *E. asper*. Cet auteur observe (dans la grotte de Labouiche) ou obtient (en nourrissant très faiblement des larves maintenues à l'obscurité) des individus juvéniles ou immatures à branchies persistantes. Il conclut à une « manifestation de néoténie occasionnelle portant sur un seul caractère », « provisoire » et due « à un manque de nourriture ». Cet état, aussi bien dans l'espèce pyrénéenne que sarde, semble ne frapper qu'exceptionnellement les mâles.

A la métamorphose, les larves présentent généralement des longueurs totales comprises entre 4,5 et 6 cm, aussi bien dans la nature qu'en élevage. Les valeurs limites observées sont de 3,1 cm (individu capturé en juillet; métamorphose en septembre à une taille exceptionnellement réduite) et 6,4 cm (groupe 1).

Il est souvent admis que la taille d'un Amphibien à la métamorphose est d'autant plus réduite que celle-ci survient plus précocement. Sans présager des résultats d'études plus rigoureuses, il semble en être ainsi chez *E. platycephalus* (Tabl. III).

2. Dans la nature

Au cours de différents séjours en Sardaigne en mars-avril et juillet-août, un certain nombre de larves ont été capturées et mesurées (longueur totale) après anesthésie au MS 222.

On trouvera pour chaque station, des indications concernant les températures de l'eau (à l'endroit où sont capturés les animaux) et quelques caractéristiques chimiques (Tabl. IV). Leur localisation est portée sur la figure 4.

Station A

Située à l'extrémité nord-est du grand massif calcaire du Mont Albo, à une altitude de 530 m, cette station est représentée par un tout petit ruisseau à pente relativement importante coulant essentiellement sur des gneiss, au milieu de Chênes verts, en une succession de petites cascades. En août, petits bassins (longueur maximale de 100 cm, profondeur maximale de 15 cm) reliés par des filets d'eau de moins de 15 cm de largeur et 2 cm de profondeur. A sec en été par endroits. Les caractères énoncés permettent d'obtenir une bonne connaissance des populations présentes, aucune zone du cours d'eau n'échappant à l'observation précise. Vitesse maximale enregistrée (à l'aide d'un courantomètre à hélice) : 20 cm/s sur une section de 62 cm² en août; 103 cm/s sur 474 cm² en avril.

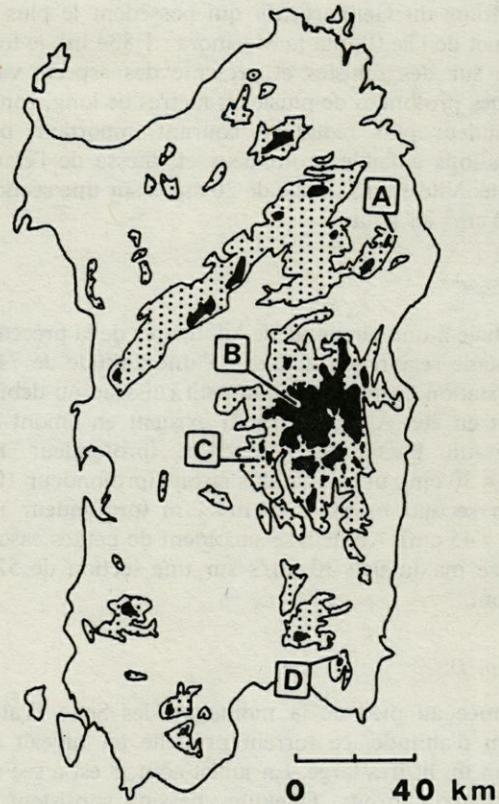


Fig. 4. - Localisation des stations décrites (pointillé et noir : zones d'altitude respectivement supérieure à 500 et 1 000 m). Localization of the described stations (dotted line and black : zones of altitude from 500 to 1 000 m respectively).

TABLEAU IV

Caractéristiques des stations (1 : fin mars-avril, 2 : juillet-août).

Characteristics of stations (1 = end of march-april; 2 : july-august).

		Monte Albo	Gennargentu		Sette Fratelli
		Station A	Station B	Station C	Station D
Température en °C	1	7-8	4-9	11	10-13
	2	15-18	13-18	15-18	17-24
Dureté totale en °F	1	8,5			5
	2	12	2	6	9
Ca ²⁺ Mg ⁺⁺	1	3,95			2,47
	2	2,30	4,94	2,30	3,29
Alcalinité (bicarbonates) en ppm de CaCO ₃	2	90	30	55	90
Silice en ppm	2	150	92	185	160
Oxygène dissout en ppm et (%)	1	13 (113 %)			10 (94 %)
		17 H, 8°C			10 H, 11°C
	2	11 (119 %)	10,5 (108 %)	10 (109 %)	8,5 (102 %)
		13 H, 17,5°C	17 H, 15°C	18 H, 18°C	19 H, 23,5°C
				7 (78 %)	
				9 H, 19°C	

Station B

Sous cette appellation sont regroupées 3 stations appartenant au même torrent et situées à des altitudes comprises entre 1 060 et 1 150 m environ. Localisé dans

les Monts du Gennargentu qui possèdent le plus haut sommet de l'île (Punta la Marmora : 1 834 m), le torrent coule sur des schistes et présente des aspects variés : vasques profondes de plusieurs mètres de long, zones de profondeur plus réduite à courant important, petites dérivations à faible profondeur et vitesse de l'eau très réduite. Vitesse maximale de 20 cm/s sur une section de 1 100 cm² en août.

Station C

Située à une vingtaine de kilomètres de la précédente, en même région schisteuse et à une altitude de 740 m, cette station correspond à un petit ruisseau au débit très réduit en été. Au mois d'août existent en amont de la route un bassin de 6 m × 4 m (profondeur maximale = 30 cm), une zone plus étroite (profondeur 10 cm) et un second bassin de 3 m × 2 m (profondeur maximale = 45 cm). Au-delà se succèdent de petites cascades. Vitesse maximale : 30 cm/s sur une section de 52 cm² en août.

Station D

Située au pied de la montagne des Sette Fratelli à 370 m d'altitude, ce torrent présente au niveau de la station un lit très large. En juillet-août, il est à sec en de nombreux endroits. Quelques bassins subsistent dans lesquels, pour certains, l'eau est pratiquement stagnante ; dimensions du plus grand : 17 m × 4 m ; profondeur : 1 m. Vitesse maximale : 45 cm/s sur une section de 20 cm² en août ; 45 cm/s sur 673 cm² en avril.

Indications fournies par la longueur des larves (Fig. 5)

Du fait du débit important des torrents au printemps, il est difficile d'observer et de capturer des larves. Dans certaines stations même, aucune larve n'a pu être observée au cours du bref séjour de mars 1975. Le cours principal de la station B roulait des eaux abondantes et rapides où toute recherche était impossible. Les larves étaient absentes de la seule dérivation plus calme rencontrée. Sans doute se tiennent-elles sous les pierres au fond du torrent, là où la vitesse de l'eau reste faible. Le petit nombre de larves mesurées apporte néanmoins des renseignements utiles.

En effet, à la station A par exemple, les 15 larves capturées le 02.04.1975 ont une longueur totale comprise entre 2,60 et 5,03 cm. Il ne peut s'agir que d'individus issus d'œufs pondus en 1974, y compris pour les plus petits d'entre eux. De 3 de ces larves, parmi les plus grandes, rapportées au laboratoire, l'une effectua sa métamorphose 15 jours seulement après sa capture, les 2 autres avant la fin du mois de mai.

De semblables remarques s'imposent pour les histogrammes des stations C et D.

L'observation de la taille des larves capturées au mois d'août semble indiquer nettement la cohabitation de 2 sous-populations larvaires, l'une de l'année et l'autre issue de pontes de l'année précédente.

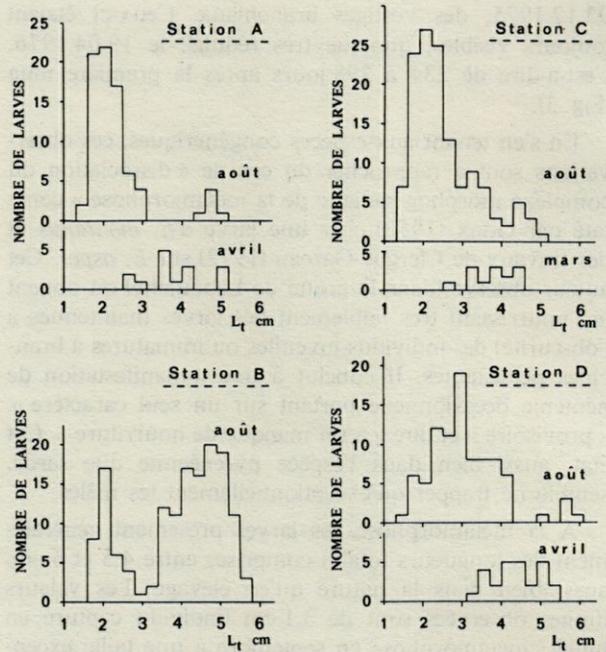


Fig. 5. — Histogrammes des longueurs totales des larves de *E. platycephalus*.

Histogram of the total length of the larvae of E. platycephalus.

C'est ainsi qu'à la station A, 66 larves mesurent de 1,59 à 3,02 cm tandis que le second groupe est représenté par 6 larves colorées en cours de métamorphose, longues de 4,36 à 4,93 cm. Il est satisfaisant de trouver en août un nombre plus important de larves de l'année par rapport à celles de l'année précédente, la mortalité ayant frappé d'avantage ces dernières dont seuls, par ailleurs, les individus non encore métamorphosés sont toujours présents dans le milieu aquatique. Les différences entre les histogrammes peuvent s'expliquer partiellement par les caractéristiques propres à chaque torrent, influant sur les possibilités de capture d'une part, la période de reproduction, le développement embryonnaire et larvaire d'autre part.

Pour la station B, l'importance du torrent et son maintien à un débit relativement fort pendant l'été expliquent la grande proportion de larves de grandes tailles observées en août, les plus jeunes étant plus difficilement capturées (seule leur présence dans des dérivations peu profondes permet d'en récolter rapidement). Par ailleurs, le décalage de la période de reproduction joint à l'allongement de la vie embryonnaire et larvaire, vraisemblables en fonction des températures plus faibles de cette station permettent d'expliquer l'existence d'un nombre important de larves âgées en juillet-août.

Dans le cas de la station D, les histogrammes et la connaissance des caractères écologiques de cette station, qui en font celle dont les températures sont les plus élevées, indiquent un développement larvaire relativement rapide.

3. Discussion

Les résultats obtenus en élevage et les observations recueillies dans la nature semblent indiquer que la métamorphose ne s'effectue en règle générale que l'année suivant la ponte. Les larves passent donc l'hiver dans les torrents et, lorsque les conditions du milieu redeviennent favorables, reprennent leur développement et effectuent leur métamorphose.

Cette période larvaire relativement longue est indiscutable pour une fraction de la population puisque les larves récoltées en mars-avril ne peuvent être issues d'œufs pondus la même année. Quant à faire de ce développement incluant un hiver la règle générale, les résultats d'élevage semblent l'autoriser, si l'on considère le tableau III, en se souvenant que les conditions thermiques réalisées au laboratoire sont nettement supérieures à celles rencontrées dans la nature, au moins les premiers temps du développement, ce qui accélère notablement la croissance des larves.

Scortecci (1953) signale un développement larvaire de 8 ou 9 mois « dans les eaux froides des torrents ». On doit néanmoins remarquer que la métamorphose ne doit guère pouvoir survenir pendant la période de basses températures où le développement des individus est bloqué.

Il n'est pas déraisonnable de s'interroger sur les possibilités, pour certaines larves dans les biotopes les plus chauds - exemples : station D; station 12 (Alcher, 1975) : 16° en mars, 23° en juillet -, de se métamorphoser avant l'hiver, c'est-à-dire l'année même de leur ponte (en élevage, la durée de vie larvaire la plus courte fut de 140 jours auxquels il faut ajouter 14 jours de développement embryonnaire; ce sont donc seulement 5 mois - 154 jours - qui séparent la ponte de la métamorphose).

D'une façon générale, seule une étude sur le terrain aux différentes périodes de l'année, associée à des élevages réalisés dans des conditions thermiques proches de celles existant dans la nature, permettrait de résoudre les problèmes soulevés. Quoiqu'il en soit, les conditions de milieu très variées entre les différents torrents d'une part, et entre des zones y compris très rapprochées d'un même torrent d'autre part, impliquent des développements larvaires de durées variables.

A titre de comparaison, Goux (1955) estime que chez l'espèce corse « dans leur grande majorité, les larves se métamorphosent entre le milieu d'août et octobre », celles issues de pontes tardives passant l'hiver dans les torrents. Chez *E. asper*, le développement demande 14-15 mois à 1 000 m et 24-26 mois à 2 300 m (Clergue-Gazeau, 1972). Quant aux résultats d'élevages, la comparaison entre ceux de cet auteur obtenus en bacs thermostatés (14-15 mois à 12°, 12 à 15°, 11 à 18° - développement embryonnaire compris -) et les nôtres s'avère délicate dans la mesure où le facteur alimentation n'est pas connu avec précision (on a vu à quel point il pouvait entraîner des résultats différents).

III. DÉVELOPPEMENT DES JUVÉNILES ET MATURITÉ SEXUELLE

1. Courbes de croissance en élevage

Les 14 animaux constituant le groupe 1 ont été suivis de leur éclosion jusqu'à l'âge de 4 ans. Le développement larvaire, le plus long enregistré parmi les 4 groupes étudiés, nécessita en moyenne 400 jours (II.1.). Les animaux qui ne subirent que de discrètes diminutions de températures durant leurs deux premiers hivers, furent ensuite introduits dans un bac à eau courante de conduite reflétant les variations thermiques saisonnières avec minimums hivernaux de 6-8 °C.

Le tableau V traduit leur croissance staturale à partir de mensurations réalisées tous les 6 mois. Notons :

- la diminution régulière des vitesses de croissance, celles-ci étant égales, pour les mâles par exemple et de la première à la quatrième année, à 4,2, 3,2, 1,9 et 1,1 cm/an.
- la période de juin à novembre se traduisant par une augmentation de taille plus importante que celle survenant pendant les mois de décembre à mai. Ce phénomène, observable chaque année et très net depuis la troisième, doit être mis en relation avec les périodes d'hibernation puis de reproduction, cette dernière se terminant vers la fin du mois de juin.
- à partir de l'âge de 2 ans, une différence de taille selon le sexe, progressivement croissante en faveur des mâles.

TABLEAU V

Croissance staturale de l'éclosion à l'âge de 4 ans chez *E. platycephalus* (M : période des métamorphoses).

Growth in stature from hatching to age of 4 of *E. platycephalus* (M = period of metamorphosis).

Age en j	Longueur moyenne en cm		Ecart-type		Valeurs limites		Effectifs	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	1,36	1,30	0,05	0,05	1,28-1,42	1,25-1,38	5	9
182	3,80	3,68	0,07	0,14	3,70-3,92	3,41-3,80	5	9
361	5,50	5,49	0,06	0,24	5,40-5,60	5,05-5,90	5	9
549	7,23	7,34	0,19	0,43	6,91-7,50	6,83-8,41	5	9
731	8,70	8,57	0,33	0,52	8,18-9,19	8,12-9,88	5	8
916	10,14	9,87	0,20	0,46	9,80-10,37	9,48-11,02	5	8
1098	10,60	10,10	0,28	0,47	10,34-11,04	9,62-11,27	4	8
1280	11,61	11,08	0,24	0,43	11,39-11,99	10,45-11,90	4	8
1461	11,72	11,03	0,34	0,44	11,37-12,27	10,46-11,97	4	8

2. Maturité sexuelle

En élevage, et dans le plus précoce des cas observés, des amplexus se sont produits entre individus âgés de moins de 20 mois et des œufs furent déposés par des femelles n'ayant pas encore 2 ans (ponte au printemps 1973, métamorphose des larves issues de ces œufs au printemps 1974, ponte des adultes issus de ces larves au printemps 1975). Plus généralement, et toujours en élevage, ce n'est que 2 ans après la métamorphose que les individus se sont reproduits.

La plus petite des femelles capturées le 14.04.1978 à la station D et disséquée le 24.05.1978 (longueur totale : 6,69 cm; poids frais : 1,25 g) possédait déjà des ovaires développés représentant 11% du poids frais du corps.

L'ensemble de ces informations semble indiquer que dans la nature la maturité sexuelle est atteinte généralement la quatrième année. Des individus issus de pontes précoces dans les biotopes chauds doivent pouvoir se reproduire dans la troisième année de leur vie tandis que le cas des populations les plus alticoles reste à préciser.

E. asper, lui, est adulte à l'âge de 4 ans à 1 000 mètres et à 6 ans à 2 300 mètres (Clergue-Cazeau, 1972).

CONCLUSION

Le présent travail apporte un premier ensemble d'informations sur le développement de *E. platycephalus*, jusqu'alors peu connu. Comparée à l'espèce pyrénéenne, étudiée notamment par Despax (1923), Clergue-Cazeau et Beetschen (1966) et Clergue-Gazeau (1972), l'espèce sarde se caractérise par :

- un germe de plus petit diamètre dont l'hémisphère animal est davantage pigmenté;
- une température-seuil plus élevée pour une constante thermique plus faible, à l'état embryonnaire;
- un développement larvaire de durée comparable à celui des populations pyrénéennes de moyenne altitude - 1 000 m - (métamorphose l'année suivant la ponte) mais une maturité sexuelle atteinte, semble-t-il, plus précocement. Seules des études rigoureuses menées parallèlement sur les deux espèces permettront de déterminer la part respective des facteurs génétiques et environnementaux dans les comparaisons effectuées.

Enfin, la persistance des branchies, constatée en élevage chez quelques juvéniles, prend place parmi les cas de néoténie fréquemment rencontrés chez les Urodèles à des degrés divers. Ce problème mériterait d'être repris de façon approfondie afin d'en préciser le déterminisme.

BIBLIOGRAPHIE

- ALCHER, M., 1975 paru 1976. L'Urodèle *Euproctus platycephalus* (Gravenhorst, 1829) : répartition géographique et exigences thermiques. *Vie Milieu*, **25** (1C) : 169-179.
- ANGELIER, E. et M.L. ANGELIER, 1968. Observations sur le développement embryonnaire et larvaire de *Rana temporaria* L. (Batracien Anoure). *Ann. Limnol.*, **4** (1) : 113-131.
- BRUNO, S., 1973 paru 1974. Anfibi d'Italia : Caudata (Studi sulla fauna erpetologica italiana XVII). *Natura*, **64** (3, 4) : 209-450.
- CLERGUE-GAZEAU, M. et J.C. BEETSCHEN, 1966. Contribution à l'étude de la reproduction de l'Urodèle *Euproctus asper* (Dugès) dans les Pyrénées centrales et ariégeoises. *Ann. Limnol.*, **2** (1) : 217-226.
- CLERGUE-GAZEAU, M., 1969. Métamorphose chez les Euproctes épigés placés à l'obscurité de la grotte de Moulis. *Ann. Spéléol.*, **24** (2) : 349-359.
- CLERGUE-GAZEAU, M., 1972. L'Euprocte pyrénéen. Conséquences de la vie cavernicole sur son développement et sa reproduction. *Thèse Doct. Sci. Nat., Toulouse* : 136 p.
- DESPAX, R., 1923. Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **51** : 185-440.
- GALLIEN, L. et O. BIDAUD, 1959. Table chronologique du développement chez *Triturus helveticus* Razoumosky. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **84** (1) : 22-32.
- GASSER, F., 1964. Observation sur les stades initiaux du développement de l'Urodèle pyrénéen *Euproctus asper*. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **89** (4) : 423-428.
- GOUX, L., 1953. Contribution à l'étude biogéographique, écologique et biologique de l'Euprocte de Corse, *Euproctus montanus* (Savi) (Salamandridae). *Vie Milieu*, **4** (1) : 1-36.
- GOUX, L., 1955. Nouvelles observations sur la biogéographie, l'écologie et la biologie de l'Euprocte corse, *Euproctus montanus* (Savi) (Salamandridae). *Vie Milieu*, **6** (3) : 299-317.
- SCORTECCI, G., 1953. Animalia. Edit. Labor, Milano, V. : 1021 p.
- ZEIDLER, C., 1928. Meine Zucht von *Euproctus rusconi*. *Blätter Aquar. u. Terrarienk.*, **39** : 258-259.

Accepté le 27 mars 1979