

Neurotaxonomie

ANALYSE MULTIVARIÉE DU POLYMORPHISME DES VOLUMES STRUCTURAUX INTRATÉLENCÉPHALIQUES CHEZ *SPELEOMANTES STRINATII* (AELLEN, 1958) DE FRANCE

par

Michel THIREAU¹

et Jean-Christophe DORÉ²

L'analyse statistique multivariée des variations volumétriques intratélencéphaliques de 7 individus de *Speleomantes strinatii* (AELLEN, 1958) provenant du Nord (1 individu) ou du Sud (6 individus) de l'aire de répartition en France de cette espèce, montre que l'individu provenant du Nord ne se distingue pas de ceux du Sud. En conséquence, l'ancienne distinction entre d'éventuelles sous-espèces, au Nord *Speleomantes italicus gormani* (LANZA, 1952) et au Sud *Speleomantes italicus strinatii* (Aellen, 1958), n'a pas de fondement neurotaxonomique. En réalité, il s'agit d'une espèce dont le nom valide actuel est *S. strinatii*. Nous confirmons par une voie jamais pratiquée l'analyse de LANZA *et al.*, 1995, NASCETTI *et al.*, 1996 (reprise par DUBOIS 1998a,b, GASC *et al.* 1997) qui supprime la distinction nomenclaturale au sein des populations de *Speleomantes* du Sud-Est de la France. Grâce au présent travail, il est manifeste que le polymorphisme du volume des structures intratélencéphaliques, de même que les arguments d'ordre plus directement génétique, abandonnent un supposé polytypisme subsppécifique au profit d'un polymorphisme spécifique.

Multivariate analysis of volumetric variation of intratelligencephalic structures in *Speleomantes strinatii* (Aellen, 1958) from France

Multivariate analysis of intratelligencephalic volume variation between one specimen of *Speleomantes strinatii* (AELLEN, 1958) from the north and six specimens from the south of its range in France provided no evidence of a north-south distinction. The previous separation of two subspecies – *Speleomantes italicus gormani* (LANZA, 1952) and *Speleomantes italicus strinatii* – is therefore not supported at the neurotaxonomic level. In fact, the French population constitute a single species, and its actual valid name is *S. strinatii*. This confirms, by a method not employed before, the analysis of LANZA *et al.*, 1995,

Bulletin de la Société zoologique de France 125 (3)

NASCETTI *et al.*, 1996 (see also DUBOIS 1998a,b ; GASC *et al.*, 1997), which eliminated the nomenclatural distinction of southwestern populations in France. It is clear from the analysis of volumetric polymorphism, as from the more direct genetic arguments, that a supposed subspecific polytypy should be abandoned in favour of a specific polymorphism.

Introduction

L'existence d'une spéciation (signature spécifique) dans l'organisation volumétrique intratélencéphalique des Amphibiens Urodèles ne peut pas être dégagée tant au niveau de l'encéphale *in toto* (THIREAU, 1977) que des étages encéphaliques analysés simultanément (THIREAU et DORÉ, 1999). En revanche, l'analyse exhaustive de l'organisation volumétrique des structures intratélencéphaliques met clairement en évidence l'existence d'un lien entre neuroanatomie quantitative volumétrique et taxonomie. Le terme de neurotaxonomie a alors été forgé à cette occasion (THIREAU, DORÉ et VIEL, 1997).

Dans une étude visant à estimer la variabilité naturelle des volumes des régions intraencéphaliques (macrostructures = étages, structures = masses nucléaires et microstructures = zones ou parties d'une structure) d'un *Salamandridae* (« *Salamandra salamandra* Linné » : THIREAU, 1975b) et d'un *Plethodontidae* (« *Hydromantes italicus* Dunn » : THIREAU, 1975c), pour disposer d'une fourchette de variation généralisable à l'ensemble des Urodèles (THIREAU, 1977), nous avons étudié 7 individus de *Speleomantes* auquel le nom d'*Hydromantes italicus* avait alors été donné. Le réexamen de cette série a fait apparaître son caractère composite puisqu'un spécimen provient de Valdeblore-la-Bolline (= Nord de l'aire de répartition) alors que les 6 autres ont été capturés près de Menton (= Sud de l'aire de répartition). Ces deux localités peuvent traduire un éventuel clivage Nord/Sud dans l'aire de répartition des *Speleomantes* de France. Avec l'émergence du concept de neurotaxonomie, il devenait intéressant de savoir comment relier le polymorphisme encéphalique de l'espèce *Speleomantes strinatii* (Aellen, 1958) à l'ancienne distinction en *Speleomantes italicus gormani* (LANZA, 1952) et *Speleomantes italicus strinatii* (AELLEN, 1958), respectivement au Nord et au Sud de l'aire française de distribution. Le but de ce travail est de tester la « robustesse » de la neurotaxonomie dans un cas d'abandon d'une subspéciation supposée, au profit d'une spéciation démontrée récemment par la biologie moléculaire (LANZA *et al.*, 1995, NASCETTI *et al.*, 1996).

Matériel

À l'époque où la loi de protection de la nature était encore en gestation en France, les chercheurs du Muséum national d'Histoire naturelle pouvaient, sans avoir à en référer au ministère de l'Environnement, faire des prélèvements de spécimens *in natura*. C'est ainsi qu'à l'occasion d'une mission scientifique dans les Alpes-Maritimes (Villa Val-Rameh du MNHN à Menton, en avril 1973), l'un d'entre nous (M.T.) collectait à l'entrée d'un souterrain longeant le pourtour de l'église de Valdeblore-la-Bolline, 4 spécimens de

Volumes structuraux intratélencéphaliques

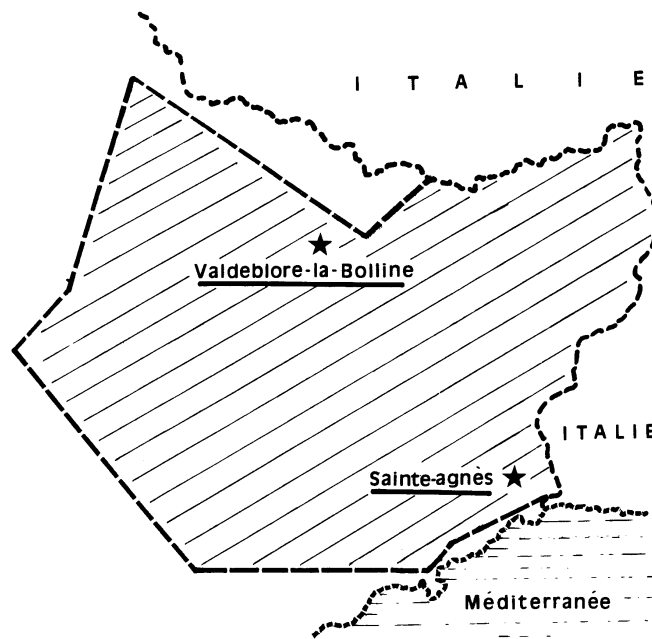


Figure 1

Répartition (zone en hachures obliques) de *Speleomantes strinatii* (Aellen, 1958) en France (d'après LANZA *et al.*, 1995 : 55, fig. 7).

Speleomantes strinatii. A l'occasion de la même mission, M.T. devait récolter à peu de distance de Sainte-Agnès, dans une excavation située sur le bas côté gauche de la route de Sainte-Agnès à Peille (Nord de Menton), 20 spécimens de *Speleomantes strinatii*. Ces deux stations distantes l'une de l'autre d'environ 36 km à vol d'oiseau, ont été revisitées (M.T.) une dizaine d'années plus tard sans observer de *Speleomantes*, les microbiotopes ayant été dégradés soit par l'abandon de détritiques (dans le souterrain de Valdeblorre-la-Bolline) soit par des projections de gravillons enduits de goudron suite à des travaux de voirie (dans l'excavation près de Sainte-Agnès). Étant donné la faible surface de répartition des *Speleomantes* en France et en raison de l'existence d'une aire disjointe entre l'Amérique (genre *Hydromantes*) et l'Europe (genre *Speleomantes*) ces *Plethodontidae* vicariants présentent un fort intérêt pour des recherches sur les grands mécanismes de l'évolution et doivent être protégés (MAURIN et KIETH, 1994). De plus, leur inféodation à des milieux chauds et présentant une forte hygrométrie – Riviera en France et côte californienne aux États-Unis d'Amérique, où ils se maintiennent – les rend particulièrement vulnérables. Grâce à cette série de 24 *Speleomantes strinatii* capturés en 1973, 7 individus ont été sélectionnés sur la base de critères d'amplitude de dispersion en allométrie intraspécifique. Ceci visait alors, préalablement à des comparaisons interspécifiques uni et bivariées (THIREAU, 1977), à définir des bornes chiffrées de la variabilité intraspécifique des régions télencéphaliques des Urodèles (cf. tabl. I). C'est donc par hasard que ces 7 spécimens se répartissent entre le Nord (Valdeblorre-la-Bolline) et le Sud (Sainte-Agnès) de l'aire de répartition en France de *Speleomantes strinatii*. La figure 1

Bulletin de la Société zoologique de France 125 (3)

permet de visualiser la position des deux localités de récolte qui appartiennent aux aires de répartition de sous-espèces, *Speleomantes italicus gormani* (au Nord) et *Speleomantes italicus strinatii* (au Sud), mises en synonymie récemment (cf. supra).

Méthode

Le protocole suivi fait appel à des techniques de cytoarchitecture quantitative traditionnelles mises au point et développées par Von BONIN, 1937, STEPHAN, 1959, BAUCHOT, 1963... et qui ont donné lieu, en particulier, à une synthèse sur les Amphibiens Urodèles (THIREAU, 1977). A l'occasion du présent travail, 7 encéphales de *Speleomantes strinatii*, après fixation au bouin aqueux et mesure de données pondérales (encéphalique et somatique) fraîches, ont été débités en coupes transversales sériées à 10 μm d'intervalle. À partir de ces coupes colorées au violet de crésyl, sont établis des photogrammes (environ 50 pour l'ensemble de l'encéphale) dont plus de la moitié affecte le télencéphale, ce dernier étant l'objet d'une étude cytoarchitecturale bien plus approfondie que celle des 4 autres étages. Le calcul des coefficients de rétraction des volumes encéphaliques pour chacun des 7 individus, permet de retrouver des valeurs volumétriques fraîches de toutes les régions analysées sur coupes histologiques. Le volume de chaque hémisphère cérébral a été mesuré, ce qui a permis de constater l'existence d'une légère asymétrie et a conduit au calcul des volumes (macrostructures, structures, microstructures) uniquement à partir de l'hémisphère cérébral gauche qui semble bien le plus gros des deux hémisphères cérébraux chez les Urodèles (THIREAU, 1975b,c).

Pour les détails méthodologiques du choix puis de l'analyse des 7 spécimens de *Speleomantes strinatii*, il convient de se reporter à THIREAU 1975c. Leurs encéphales peuvent être comparés directement entre eux grâce à l'estimation d'indices volumétriques de dispersion allométrique qui gomme les différences de taille. Des reconstructions par photogrammes permettent de soustraire les lumières ventriculaires (mais aussi les « restes » de la moelle épinière, de l'hypophyse, du complexe pariétal, des méninges, de la toile choroïdienne...) pour ne conserver que le tissu encéphalique.

Le tableau 1 donne les caractéristiques encéphalo-somatiques des spécimens étudiés (cf. THIREAU 1975c). Cette série n'a pas été constituée pour l'étude d'éventuelles variations géographiques Nord/Sud: en effet, nous ne disposons que d'un seul spécimen du Nord de l'aire de répartition en France, pour 6 en provenance du Sud. Toutefois, avec au Sud 2 juvéniles, 1 subadulte et 3 mâles, des tendances reliées à l'état de maturité pourraient s'exprimer. La colonne Ide du tableau 1 fournit, les valeurs indiciaires ($i = b/b_0 \times 100$) des ordonnées à l'origine de la liaison pondérale encéphalo-somatique pour chacun des 7 individus extraits de la série originale (N=24 spécimens). Ces indices varient entre 86 et 122 et ont servi à la constitution d'un lot proche ($n^{\circ}1$) ou éloigné ($n^{\circ}2$) de la droite d'ajustement pondéral encéphalo-somatique (axe majeur réduit AMR=0,55 et coefficient de corrélation $r=0,9735$, cf. THIREAU 1975a,b). Les indices du lot 1 sont proches de 100 (valeurs Ide : 96, 100 et 103), tandis que les indices du lot 2 s'en éloignent (valeurs Ide : 86, 115, 117 et 122). Eu égard à la neurotaxonomie, le lot 2 laisserait donc présumer une variabilité encéphalique, et spécialement intratélencéphalique, bien plus élevée que dans le lot 1.

Volumes structuraux intratélencéphaliques

Tableau 1

Les 7 *Speleomantes strinatii* (Aellen, 1958) étudiés proviennent soit du Nord (Valdebllore-la-Bolline : 1 ex.) soit du Sud (Sainte-Agnès : 6 ex.) de leur aire de répartition en France. À leur numéro de protocole (cf. THIREAU 1975a,b) est associé : leur poids encéphalique brut exprimé en milligrammes (Pe), leur poids somatique exprimé en grammes (Ps), leur proximité (lot 1) ou éloignement (lot 2) de l'ajustement allométrique traduit par des indices de dispersion encéphalique (Ide), leurs sexe et état de maturité.

Localisation	N°	Pe	Ps	Lot	Ide	Sexe	Mat.
NORD	2	23.0	25.1	1	103.0	F	Adulte
SUD	22	10.6	8.5	2	86.0	?	Juvénile
	11	11.3	7.8	1	96.0	?	Juvénile
	21	16.6	10.9	2	117.0	?	Subadulte
	8	20.8	22.0	1	100.0	M	Adulte
	4	22.2	19.0	2	115.0	M	Adulte
	6	25.2	21.6	2	122.0	M	Adulte

Résultats

Estimations et diagrammes polaires des indices de dispersion (Ide) des volumes intratélencéphaliques de 7 *Speleomantes strinatii* (tabl. 2 et fig. 2)

Le tableau 2 fournit 112 indices (Ide) propres aux 16 structures intratélencéphaliques (lignes 1 à 16) de *Speleomantes strinatii*. Ces indices sont calculés en référence au taux d'allométrie (AMR = 0,625 avec $r = 0,9997$) issu de l'ajustement de la dispersion des 3 couples, poids encéphalique corrigé - poids somatique, du lot 1. Ce tableau, d'une lecture difficile, ne permet guère de juger des relations entre la femelle provenant du Nord (n°2) et les spécimens provenant du Sud, qu'ils soient de sexe indéterminé (n°22, 11 et 21) ou mâles (n°8, 4 et 6) ; *in fine*, la place réelle du spécimen provenant du Nord de l'aire de répartition reste incertaine.

Un moyen de tenter de clarifier cette situation consiste à figurer la dispersion des indices (Ide) des 7 spécimens pour chacune des 16 structures intratélencéphaliques (figure 2). On obtient alors une série de 16 diagrammes polaires qui illustrent le polymorphisme entre individus à l'intérieur d'une structure donnée (par exemple, en haut à gauche de la figure 2 : BOA pour bulbe olfactif accessoire des 7 individus) mais aussi d'une structure à l'autre pour l'ensemble des individus (par exemple en comparant, en haut à gauche de la figure 2, BOA à GBOPR, c'est à dire le bulbe olfactif accessoire à la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral pour les 7 mêmes individus). Cette constance dans le positionnement des individus au sein de chaque diagramme polaire (2, 8, 11, 6, 4, 21 et 22, selon le sens des aiguilles d'une montre) permet de situer l'individu 2 parmi les autres. De manière à pouvoir comparer directement la forme des diagrammes polaires et le positionnement de l'individu numéro 2, les valeurs indiciaires ont été normalisées sur la moyenne de chaque structure. Un constat s'impose: aucun des 16 heptagones ne ressemble exactement à un autre ; sauf, peut-être, dans l'aire palliée, l'archipallium, le pallium dorsal et le pallium latéral (mais hormis l'épistriatum). Cela reviendrait à dire que 13 des 16 structures intratélencéphaliques sont soumises à un polymorphisme intense et que cet échantillon de 7 individus de *Speleomantes strinatii*

Tableau 2

Les 7 individus de *Speleomantes strinatii* (AELEEN, 1958) en provenance du Nord (n°2) et du Sud (n°22, 11, 21, 8, 4 et 6) de l'aire de répartition française ont fait l'objet de délimitations de leurs 16 masses nucléaires intratélencéphaliques. Elles ont été regroupées en macrostructures: olfactive (1à6), palliée (7 à 10) et subpallée (11 à 16). Les 112 (16 x 7) indices volumétriques isopondéraux sont comparables entre eux. Ces indices, qui vont de 45 à 512, donnent la mesure du polymorphisme intratélencéphalique de *Speleomantes strinatii*, ce qui permet de rapprocher les résultats de la neurotaxonomie de ceux fournis par la génétique des populations.

	STRUCTURES et MICROSTRUCTURES INTRATELENCEPHALIQUES de <i>Speleomantes strinatii</i>	NORD		SUD					
		2		22	11	21	8	4	6
1	Bulbe olfactif accessoire (BOA)	74		62	108	106	125	112	150
2	Grains du b.o.p. rostral (GBOPR)	96		179	99	200	104	45	126
3	Noyaux mitraux du b.o.p. rostral (MBOPR)	98		152	100	199	102	77	115
4	Grains du b.o.p. caudal (GBOPC)	92		102	100	137	109	96	132
5	Noyaux mitraux du b.o.p. caudal (MBOPC)	74		79	106	96	126	119	109
6	Nucleus olfactorius anterior (NOA)	101		116	100	197	98	94	142
7	Archipallium (AR)	98		87	100	117	101	122	106
8	Pallium dorsal (PD)	96		83	100	113	104	107	114
9	Pallium latéral (PL)	90		85	100	114	110	116	110
10	Epistriatum (EP)	95		512	100	227	106	215	129
11	Striatum (ST)	101		87	100	114	98	116	127
12	Noyau antéro-septal (NAS)	113		193	104	195	85	144	108
13	Septum (s.l.) (SE)	105		90	101	124	93	118	114
14	Noyau inter-striato-septal (NISS)	102		94	100	139	97	97	88
15	Noyau des commissures (NCOM)	119		70	117	96	72	201	146
16	Amygdale (AMY)	94		117	99	134	106	121	108

Volumes structuraux intratélencéphaliques

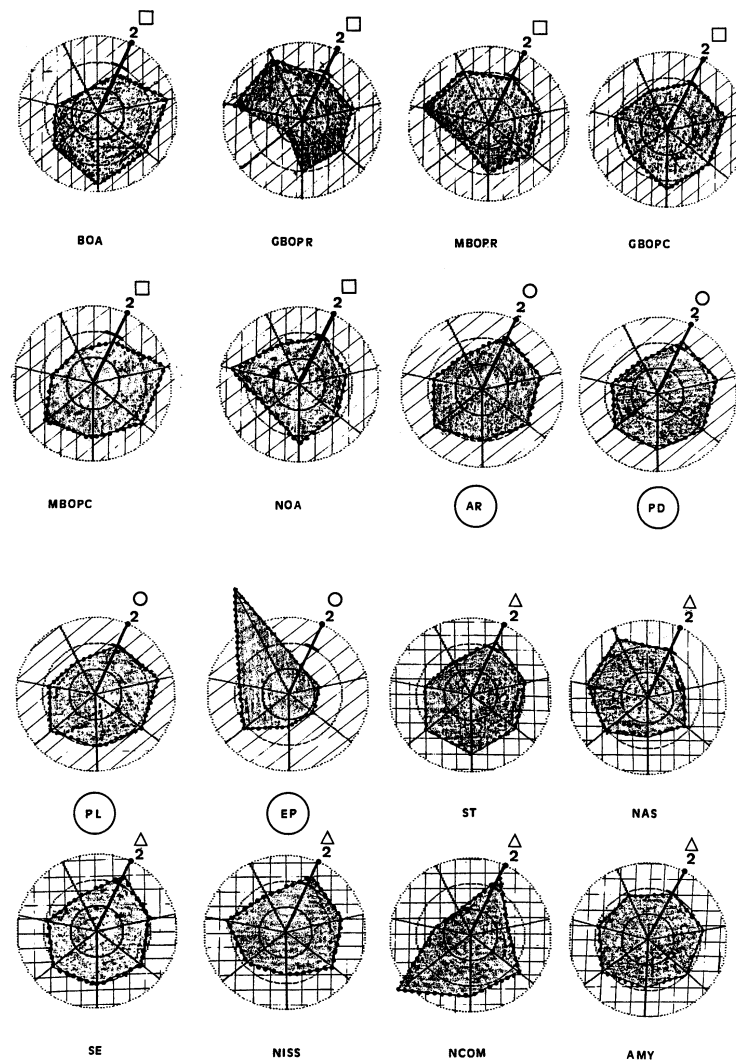


Figure 2

Seize diagrammes polaires normalisés de la variabilité des indices volumétriques de 7 *Speleomantes strinatii* (Aellen, 1958), l'un provenant du Nord (individu n°2) et les 6 autres du Sud de l'aire de répartition en France. Dans chacun des diagrammes polaires, ces 7 individus sont disposés selon un ordre dextre (2, 8, 11, 6, 4, 21 et 22).

Les 6 premiers diagrammes polaires (symbolisés par un carré) permettent de visualiser (zone centrale mouchetée) la dispersion des 6 structures et microstructures qui forment la macrostructure olfactive. Les 4 diagrammes polaires suivants (symbolisés par un cercle) illustrent la dispersion de la macrostructure palliée. Avec les 6 derniers diagrammes polaires (symbolisés par un triangle), c'est la dispersion de la macrostructure subpalliée des 7 spécimens qui est illustrée.

Ainsi, les valeurs indiciaires normalisées des 16 structures qui sont étudiées chez les 7 individus permettent l'établissement de ces 16 heptagones (cf. tabl. 2 pour le sens des abréviations). Dans chacun d'entre eux, il semble bien que l'individu n°2 (repéré en haut à droite) occupe une position moyenne. Les différentes hachures en fond des 3 catégories de diagrammes polaires, symbolisent des « environnements » olfactif, pallié et subpallié suggérant une impression visuelle du polymorphisme général des 7 *Speleomantes strinatii* de France.

En somme, le seul individu « septentrional » (n°2) ne semble guère s'opposer aux 6 autres individus, tous « méridionaux ».

Bulletin de la Société zoologique de France 125 (3)

peut être tenu pour représentatif du polymorphisme général. Un autre constat est de souligner une assez remarquable constance de positionnement de l'individu numéro 2, quelle que soit la structure intratélencéphalique : cela inviterait à penser que cet individu originaire du Nord de l'aire de répartition en France est nullement « marginalisé » mais occupe plutôt une position « centrale ».

Réseau de distances minimales (graphe de parcimonie de Prim) entre les 7 individus de *Speleomantes strinatii*, pour l'ensemble des 16 structures intratélencéphaliques (fig. 3)

Nous n'avons toujours pas apporté de « preuves » statistiques sur l'éventuelle intégration de l'individu du Nord au sein du polymorphisme des 6 spécimens provenant du Sud. Reconnaître un seul polymorphisme général conduirait, *ipso facto*, à affirmer l'absence de polytypisme parmi les *Speleomantes* de France. Les « déclinaisons » du réseau de PRIM (fig. 3b,c,d,e) qui lient les 7 individus de *Speleomantes strinatii* sur la base des volumes indiciaires de leurs 16 structures intratélencéphaliques (fig. 3a) permettent d'aborder la question d'une éventuelle subspéciation géographique des *Speleomantes* de France.

En effet, le réseau de parcimonie (DEVILLERS et DORÉ, 1989 ; DORÉ *et al.*, 1992 ; PRIM, 1957) conduit à comprimer et ordonner l'information princeps – l'ensemble des valeurs des indices volumétriques intratélencéphaliques – en 7 noeuds spécifiques (les 7 individus) que relie 6 arêtes. Ces arêtes constituent des liens d'autant plus forts que leurs valeurs tendent vers zéro. C'est ainsi que (cf. fig. 3a) le lien le plus intense est de 0,12 alors que le plus lâche est de 0,48, soit un différentiel de distances relatives de « facteur » 4.

Des « déclinaisons » du réseau de parcimonie induisent diverses informations sur :
 – la forme du profil indiciaire volumétrique intratélencéphalique de chaque individu (Fig. 3b) ;
 – la nature groupée (lot 1) ou dispersée (lot 2) des données originales (fig. 3c) ;
 – l'état de maturité et le sexe de chaque individu (fig. 3d) ;
 – la localité d'origine de chaque individu (Nord ou Sud) dans l'aire de répartition en France (fig. 3e).

L'analyse de la figure 3 va donc porter d'abord sur le « réseau princeps » (figure 3a) puis examiner chacun des « réseaux déclinés » (figures 3b,c,d,e).

La figure 3a montre qu'un cluster relie l'individu 11 aux individus 2, 6 et 8 selon des liaisons fortes (0,12-0,14). Les 3 autres individus (4 d'une part, 21 et 22 d'autre part) sont associés à ce cluster par des liaisons plus lâches (0,27-0,48). Nous distinguerons donc au sein du réseau canonique (Fig. 3a) un cluster central (11/2-6-8) et des éléments « périphériques » (4, 21-22).

Grâce à la figure 3b, qui illustre les 7 profils de distribution des 16 structures et microstructures intratélencéphaliques, on visualise 4 profils statistiquement proches et constitutifs du cluster central qui relie 11 à 8 et 11 à 2 (lot1) mais aussi 11 (lot 1) à 6 (lot 2) (cf. fig. 3c). La liaison de ce dernier appariement enregistre une constante qui, précisément, introduit l'individu numéro 6 dans le lot n°2: c'est ce que permet de visualiser clairement les figures 3a,b,c où le cluster central associe entre eux les individus du lot 1 (les

Volumes structuraux intratélencéphaliques

n°2, 8 et 11) à un individu issu du lot 2 (n°6). Ainsi, dans le cas du n°6, l'information globale extraite de la liaison pondérale encéphalo-somatique traduit plus un saut de variabilité qu'une réorganisation des volumes intratélencéphaliques. En somme, dans la nature et la robustesse de ses liaisons, le réseau de parcimonie (Prim) privilégie un cluster central où l'organisation volumétrique intratélencéphalique prime sur un « saut quantitatif »

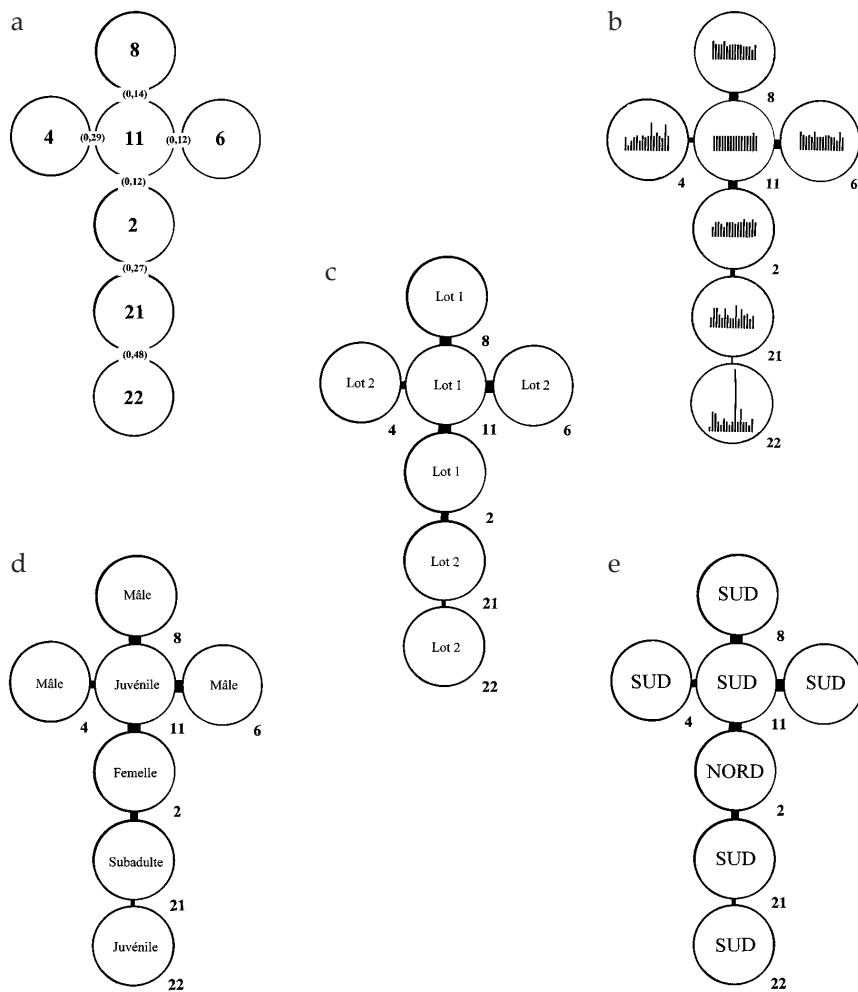


Figure 3

Réseau de PRIM organisant l'ordre et la force des liaisons (fig. 3a) entre 7 *Speleomantes strinatii* (individus n°2, 4, 6, 8, 11, 21 et 22) sur la base des indices volumétriques structuraux intratélencéphaliques (fig. 3b). Ce réseau « princeps » est décliné selon les lots (1 ou 2, fig. 3c), l'état de maturité et le sexe (fig. 3d), l'origine géographique (fig. 3e) de chacun de ces 7 spécimens. Au « cluster » (individus 2-6-8-11) central sont rattachées (individus 4/ 21-22) deux zones périphériques.

Bulletin de la Société zoologique de France 125 (3)

de tissu encéphalique. Ce dernier n'exprimant, en quelque sorte, qu'un « conservatisme agrandi » spécialement important en termes de réseaux de neurones. En effet, la fonctionnalité encéphalique ne tire probablement guère partie d'un accroissement de volume qui resterait indemne de toute réorganisation neuronique concomitante !

Les éléments périphériques (individus numéros 4, 21 et 22) traduisent une dérive polymorphique très accentuée. Le cas du numéro 22 aurait pu être interprétée comme un « accident » lié à l'épistriatum (cf. fig. 3b). En réalité, c'est bien l'ensemble de l'organisation volumétrique intratélencéphalique qui est totalement atypique et s'écarte le plus du modèle théorique dont le profil est parfaitement plat.

La figure 3d indique que les différences de maturité sexuelle – juvénile (n°11), femelle (n°2) ou mâle (n°6 et 8) – des 4 spécimens du cluster central n'empêche pas sa cohérence. En conséquence, l'état de maturité sexuelle (et donc la taille) n'est pas une cause de la « dérive » polymorphique qui est constatée chez les individus n°4 (mâle) et 21-22 (subadulte et juvénile).

La figure 3e suggère qu'il n'y a pas lieu de distinguer les individus en provenance du Sud de l'aire de répartition en France (n°4, 6, 8, 11, 21 et 22) de celui originaire du Nord (n°2). En effet, ce dernier est non seulement solidaire de 3 individus du Sud (n°6, 8 et 11) mais, de plus, se place à proximité du centre de gravité du réseau de parcimonie : 8-11/21-22.

À ce stade de nos investigations, nous proposons le rôle des hétérochronies évolutives des champs morphogénétiques du tissu encéphalique au cours de l'ontogénie des 7 *Speleomantes strinatii*, pour proposer une « explication » au polymorphisme que nous constatons. En effet, il ne semble relever ni d'une insuffisance méthodologique, ni de différences de taille et/ou de maturité sexuelle, ni d'un éventuel polytypisme.

Analyse factorielle des correspondances des 7 individus de *Speleomantes strinatii*, soit isolés, soit introduits parmi les Plethodontidae, pour l'ensemble des 16 structures intratélencéphaliques (fig. 4)

La figure 4 permet de reprendre la question du polymorphisme des structures intratélencéphaliques de ces 7 individus de *Speleomantes strinatii* (de provenance, de taille, d'âge et de sexe différents), non plus par un réseau de parcimonie globalisant la variabilité (arbre de Prim, cf. fig. 3) mais par une analyse factorielle multidimensionnelle. Elle présente l'avantage, ici, d'une part de pouvoir offrir une lecture statistique déclinée du polymorphisme étudié, d'autre part de le situer au sein de la variabilité intratélencéphalique de 14 espèces et sous-espèces de Plethodontidae (cf. THIREAU, DORÉ et VIEL, 1997) soumises à une même analyse.

Deux analyses factorielles ont été réalisées, l'une avec les 7 individus de *Speleomantes strinatii* (fig. 4-1: carte phi1-phi2) ; l'autre avec ces 7 individus parmi 13 espèces et sous espèces de Plethodontidae (fig. 4-2, 4-2A : cartes phi1-phi2 et fig. 4-3, 4-3A : cartes phi3-phi4).

La première projection factorielle (fig. 4-1), phi1-phi2 des 7 individus de *Speleomantes strinatii* en fonction de leurs 16 structures intratélencéphaliques, rassemble plus de 90% (Tau = 70,64% + 19,96%) de l'information, c'est-à-dire de l'inertie de la

Volumes structuraux intratélencéphaliques

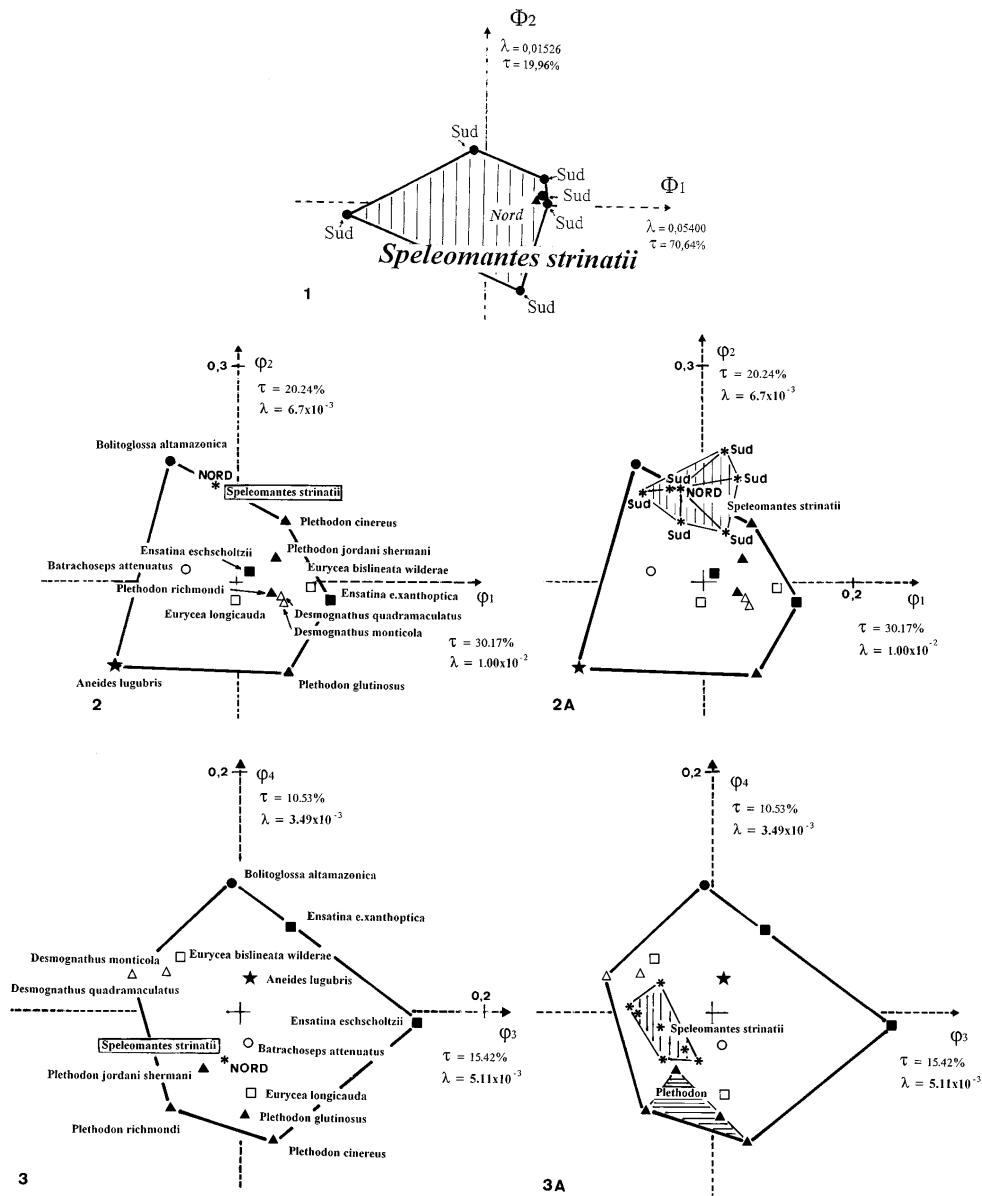


Figure 4

Analyses factorielles des correspondances des 7 individus de *Speleomantes strinatii* en provenance du Nord (n°2) et du Sud (n°4, 6, 8, 11, 21 et 22) de l'aire de répartition en France. La Fig.4-1 représente la projection (phi1-phi2) des 7 individus en fonction de leur 16 structures intratélencéphaliques. Les Fig.2A (phi1-phi2) et 3A (phi3-phi4) présentent les deux premières projections factorielles des Plethodontidae avec un *Speleomantes strinatii* provenant du Nord (n°2). Les fig. 2A et 3A utilisent la formule de transition pour traiter les 6 individus du Sud en variables supplémentaires de l'analyse factorielle des Plethodontidae, en fonction de leurs 16 structures intratélencéphaliques ($\tau = \text{tau}$).

Bulletin de la Société zoologique de France 125 (3)

matrice de données de ces 7 individus croisés à leurs 16 structures intratélencéphaliques. Les 4 axes factoriels postérieurs ne seront pas analysés car ils rassemblent à peine 10% de la part la moins significative de la variabilité générale. On constate (fig. 4-1) que l'individu en provenance du Nord de l'aire de répartition a une position interne au polygone de dispersion factorielle du polymorphisme des 7 *Speleomantes strinatii* : il n'y a donc pas lieu de distinguer neurotaxonomiquement l'individu provenant du Nord de ceux en provenance du Sud de l'aire de répartition.

Dans l'idéal, il conviendrait de disposer de plusieurs individus en provenance du Nord de l'aire de répartition, mais la station de récolte (Valdeblore-la-Bolline) se trouve maintenant (depuis 1979) dans l'enceinte du Parc national du Mercantour. La seule argumentation, certes indirecte et « palliative », que nous apportons ici, consiste à situer, au sein de l'inertie interspécifique (et subspécifique) de 14 espèces de Plethodontidae, le polymorphisme des 7 individus dont nous avons disposé.

À cette fin, les cartes factorielles (fig. 4-2A, 4-3A) permettent de déterminer la place du polymorphisme des 7 *Speleomantes strinatii* (1 au Nord et 6 au Sud) parmi 13 autres espèces (et sous-espèces) de Plethodontidae. Dans ces cartes, les 6 individus en provenance du Sud sont introduits en variables supplémentaires dans la formule de transition. La figure 4-2A illustre la projection factorielle (ϕ_1 - ϕ_2) pour plus de la moitié de l'information la plus structurée ($\text{Tau} = 30,17\% + 20,24\%$). On constate que les 6 variables supplémentaires s'organisent en un polygone de dispersion factorielle dont le centre de gravité est proche de l'individu provenant du Nord de l'aire de répartition. Une fois encore, il se confirme que le polymorphisme des 6 individus provenant du Sud « intègre » l'individu du Nord. La dispersion des 7 individus de *S. strinatii*, certes élevée compte tenu d'un échantillonnage choisi pour sa diversification, est distincte de tout autre Plethodontidae : la variabilité intraspécifique (polymorphisme) neurotaxonomique ne chevauche pas la variabilité interspécifique (ou intersubspécifique) des Urodèles. Toutefois, on note sur la carte factorielle analysée (fig. 4-2) que les espèces adaptées vers une tendance arboricole (*Bolitoglossa altamazonica*, *Speleomantes strinatii*, *Aneides lugubris*), ou bien fouisseuses se projettent en valeurs négatives sur l'axe ϕ_1 en s'opposant aux valeurs positives des autres Plethodontidae dont elles neutralisent, à ce stade, la lecture neurotaxonomique.

En conséquence, l'analyse de la carte factorielle accessoire (fig. 4-3 et 4-3A) qui rassemble encore 25% d'information, soit le tiers restant de l'information la plus structurée ($\text{Tau} \# 75\%$) s'impose. Elle confirme, encore, le rejet d'une distinction entre le Nord et le Sud. On note aussi que des espèces fortement adaptées (*A. lugubris*, *B. attenuatus*, *S. strinatii*) « gagnent » une position barycentrique. En revanche, *B. altamazonica* perdure dans l'éloignement barycentrique et signe ainsi le maintien de particularismes. Enfin, l'existence d'un polygone de dispersion factorielle propre au genre *Plethodon* associé à la présence d'un autre polygone exprimant le polymorphisme de *S. strinatii* illustre la permanence du concept de neurotaxonomie chez les Urodèles : aux niveaux infraspécifique, spécifique et générique, et en fait à tous les niveaux nomenclaturaux (cf. THIREAU, DORÉ et VIEL, 1997 ; THIREAU et DORÉ, 1998, 1999a,b).

Volumes structuraux intratélencéphaliques

Discussion et conclusion

Depuis le milieu de ce siècle la reconnaissance des sous-espèces *Speleomantes italicus gormani* (LANZA, 1952) et *Speleomantes italicus strinatii* (AELLEN, 1958) a conduit à supposer l'existence d'un clivage Nord/Sud parmi les *Speleomantes* de France, l'on doit actuellement reconnaître l'existence d'une seule espèce: *Speleomantes strinatii* (AELLEN, 1958). Ce sont les méthodes classiques de la morphologie et les techniques de l'électrophorèse qui ont permis à LANZA *et al.*, 1995 puis NASCETTI *et al.*, 1996 de trancher en faveur de la monospécificité. À leur suite, l'argumentation neurotaxonomique confirme la conclusion de ces auteurs.

La neurotaxonomie a d'abord été pressentie (THIREAU, VIEL et DORÉ, 1997) puis elle a été démontrée aux niveaux des famille, genre et espèce (THIREAU, DORÉ et VIEL, 1997) et enfin, son expression au niveau du polymorphisme intraspécifique de *Speleomantes strinatii* vient d'être analysée en apportant la preuve de sa capacité d'arbitrer les problèmes nomenclaturaux infraspécifiques. Nous avons déjà eu (THIREAU, DORÉ et VIEL, 1997, fig. 6 : 405) une indication allant dans ce sens avec la proximité entre un spécimen d'*Euproctus asper* et un spécimen d'« *E. a. castelmouliensis* » au sein du réseau de parcimonie des *Salamandridae*, mais nous n'étions alors pas en mesure de tirer des conclusions aussi fondées que présentement, sauf à « suivre » les arguments de GASSER, 1973, GASSER et CLERGUE-GAZEAU, 1981. En effet, nous ne disposions de l'analyse intratélencéphalique que de 2 Euproctes des Pyrénées, alors que 7 *Speleomantes* de France viennent à l'appui de la présente démonstration.

En 1975, nous avons traité de la variabilité dans l'analyse volumétrique de l'encéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (*Amphibia, Caudata*) avec pour intention de dégager une marge de variabilité des divers indices d'encéphalisation dont nous faisons l'analyse uni- et bivariable au sein de l'École de Bauchot (THIREAU, 1977). À l'époque (THIREAU, 1975a) il n'était pas dans nos objectifs de réfléchir sur la signification profonde du polymorphisme intratélencéphalique de 6 spécimens (3 mâles et 3 femelles) de taille diversifiée de *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber, 1912 que nous avons collectés à Bourg-d'Oueil (Haute-Garonne). À la lumière des résultats sur l'analyse multivariée des volumes indiciaires des structures intratélencéphaliques de *Speleomantes strinatii*, il est désormais important de savoir, entre autres, si les facteurs de taille et/ou de sexe ont une influence dans l'analyse multivariée du polymorphisme intratélencéphalique de *Salamandra salamandra fastuosa*. Une note sur cette question serait justifiée.

La figure 5 permet de situer nos recherches actuelles (THIREAU et DORÉ, 1998, 1999a,b,c ; THIREAU, DORÉ et VIEL, 1997, THIREAU, VIEL et DORÉ, 1997...) dans le champ de la neuroanatomie quantitative (s.l.). La paléoencéphalisation cherche, à partir de restes fossiles, à utiliser des valeurs indiciaires issues de relations d'allométrie entre le volume de l'endocrâne et une référence corporelle métrique. Elle exploite les ressources fossiles en prenant pour principe que l'endocrâne serait le plus souvent entièrement occupé par l'encéphale. Avec la paléoencéphalisation nous sommes confrontés à de multiples facteurs d'incertitudes, ce qui n'interdit pas, à cette discipline, d'enregistrer de brillants résultats. La néoencéphalisation, quant à elle, définit des valeurs indiciaires issues de relations d'allométrie et propres à tout ou partie de l'encéphale. La limite de

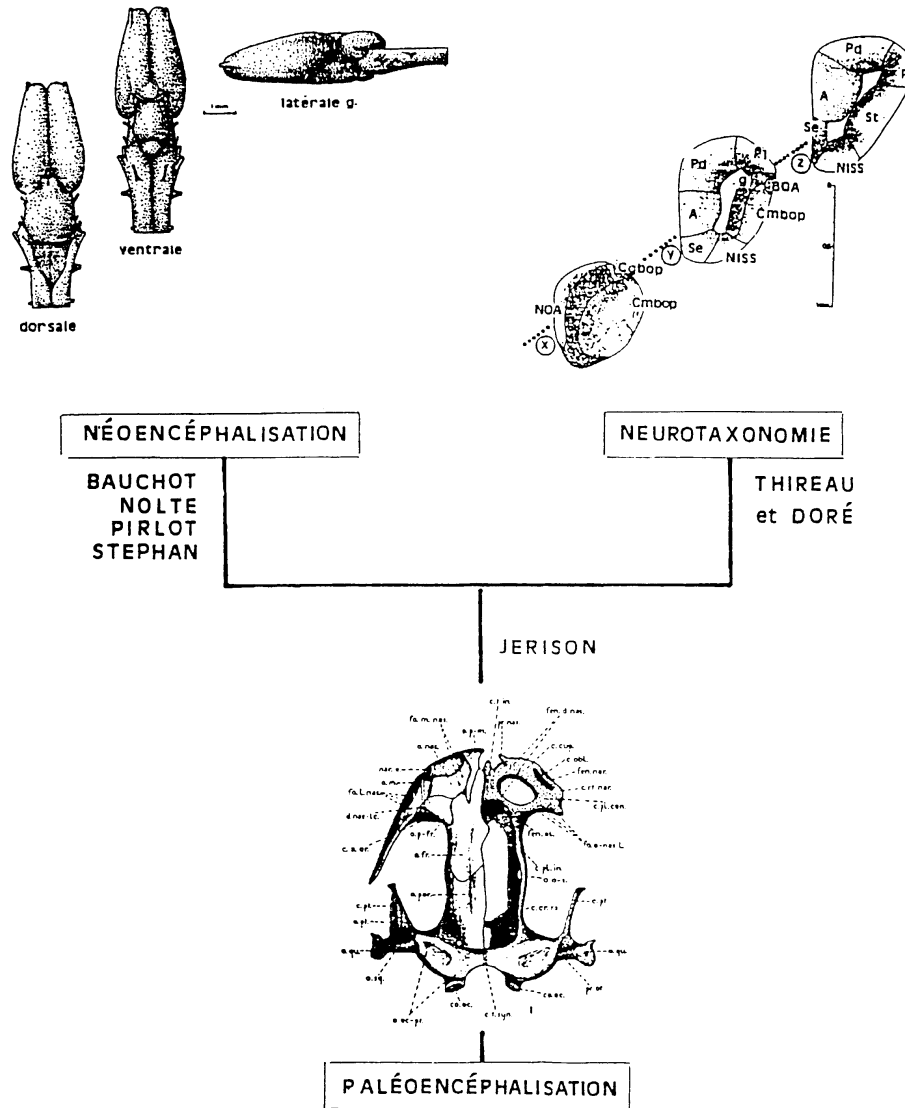


Figure 5

La neuroanatomie quantitative repose soit sur des approximations volumétriques de l'encéphale à partir de l'espace endocrânien (écoles de paléoencéphalisation) soit sur une estimation cytoarchitecturale du volume de tout ou parties de l'encéphale suivie d'analyses uni et bivariées (écoles de néoencéphalisation) ou multivariées qui autorisent la neurotaxonomie (*sensu* THIREAU et DORÉ).

Volumes structuraux intratélencéphaliques

ses investigations vient, essentiellement, du fait qu'elle n'a jamais recours aux méthodes d'analyse factorielle ou de clustering dérivées basées sur le khi-carré, seules en mesure de faire émerger la neurotaxonomie.

Au stade actuel de nos travaux de neurotaxonomie, il est permis de dire que cette discipline repose sur les quelques fondements suivants :

- 1.- les volumes de l'ensemble des champs cytomorphogénétiques du télencéphale de vertébrés « simplifiés » (ROTH *et al.*, 1993), les Amphibiens Urodèles, sont mesurés et « traduits » en indices isopondéraux encéphalo-somatiques ;
- 2.- ces indices de macrostructures (aire olfactive, aire subpalliée), structures (bulbe olfactif accessoire, bulbe olfactif principal, nucleus olfactorius anterior, archipallium, pallium dorsal, pallium latéral, epistriatum, striatum, noyau antéro-septal, septum, noyau inter-striato-septal, noyau des commissures, amygdale) et microstructures (couche des grains du bulbe olfactif principal rostral, couche des grains du bulbe olfactif principal caudal, couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral, couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal) sont soumis aux traitements multiparamétriques de l'analyse factorielle des correspondances (AFC) et des réseaux de parcimonie (Prim) ;
- 3.- l'analyse des diverses cartes factorielles et des réseaux de parcimonie conduit à apporter la démonstration d'un lien, « non supervisé » entre l'organisation volumétrique du télencéphale et les niveaux – ordre, famille, genre, espèce – de la taxonomie.

Il reste maintenant à démontrer l'existence de la neurotaxonomie dans d'autres classes de vertébrés tout en proposant des reconstructions non supervisées, puis cladistes, pour placer la neurotaxonomie dans l'argumentation phylogénétique.

Quoiqu'il en soit, si l'existence de la neurotaxonomie est désormais prouvée chez les Amphibiens Urodèles, elle ne saurait être comprise, dans ses mécanismes profonds, sans l'étude des liens qu'elle entretient avec, aussi bien, le polymorphisme que la néoténie (THIREAU et DORÉ, 1999 [à paraître]). Une telle perspective a pour commun dénominateur l'impact des hétérochronies ontogénétique et phylogénétique. C'est précisément l'un des moteurs de l'évolution où convergent, actuellement, des recherches que l'on aurait pu croire étrangères les unes aux autres.

1. Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens)
du Muséum national d'Histoire naturelle, 25, rue Cuvier, 75005 Paris.

2. Laboratoire de structures, synthèse et bioactivités des substances naturelles
(ESA 8041 CNRS) du Muséum national d'Histoire naturelle,
63 rue Buffon, 75005 Paris.

RÉFÉRENCES

- BAUCHOT, R. (1963).- L'architectonique comparée, qualitative et quantitative, du diencéphale des Insectivores. *Mammalia*, Paris, 27, suppl. 1, 1-400.
- BONIN, Von (1937).- Brain-weight and body-weight in mammals. *J. gen. Psychol.*, **16**, 379-389.
- DEVILLERS, J. & DORÉ, J.-C. (1989).- Heuristic potency of the minimum spanning tree (MST) method in toxicology. *Ecotox. Environ. Safety*, **17**, 227.
- DORÉ, J.-C., GILBERT, J., BIGNON, E., CRASTES de PAULET, A., OJASOO, T., PONS, M., RAYNAUD, J.-P. & MIQUEL, J.-F. (1992).- Multivariate Analysis by the Minimum Spanning Tree Method of the Structural Determinants of Diphenylethylenes and Triphenylacrylonitriles Implicated in Estrogen Receptor Binding, Protein Kinase C Activity, and MCF7 Cell proliferation. *Journal of Medicinal Chemistry*, **35**, 573-583.
- DUBOIS, A. (1998a).- Lists of European species of amphibians and reptiles: will we soon be reaching « stability » ? *Amphibia-Reptilia*, **19**, 1-28.
- DUBOIS, A. (1998b).- Mapping European amphibians and reptiles: collective inquiry and scientific methodology. *Alytes*, **15**, 4, 176-204.
- GASC, J.-P., CABELA, A., CRNOBRNJA-ISAILOVIC, J., DOLMEN, D., GROSSENBACHER, K., HAFFNER, P., LESCURE, J., MARTENS H., MARTINEZ-RICA, J.-P., MAURIN, H., OLIVEIRA, M.-E., SOFIANIDOU, T.-S., VEITH, M. & ZUIDERWIJK, A. (1997).- *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Societas Europaea Herpetologica et Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- GASSER, F. (1973).- Cartographie des protéines sériques de l'Urodèle pyrénéen *Euproctus asper* (Dugès): stabilité dans l'aire de répartition de l'espèce. *Comp. Biochem. Physiol.*, **45B**, 419-443.
- GASSER, F. & CLERGUE-GAZEAU, M. (1981).- Les protéines sériques de l'Urodèle *Euproctus asper* (Dugès). Eléments de différenciation génétique dans les Prépyrénées espagnoles. *Vie et Milieu*, **31** (3-4), 297-302.
- JERISON, H.J. (1973).- *Evolution of the brain and intelligence*. Academic Press, New York.
- LANZA, B., CAPUTO, V., NASCETTI, G. & BULLINI, L. (1995).- Morphologic and genetic studies of the European plethodontid salamanders: taxonomic inferences (genus *Hydromantes*). *Museo Regionale di Scienze Naturali Monografie (Turin)*, **16**, 1-366.
- MAURIN, H. & KEITH, Ph. (1994).- *Le livre rouge. Inventaire de la faune menacée en France*. Nathan, Paris.
- NASCETTI, G., CIMMARUTA, R., LANZA, B. & BULLINI, L. (1996).- Molecular Taxonomy of European Plethodontid Salamanders (Genus *Hydromantes*). *Journal of Herpetology*, **30**, 2, 161-183.
- NOLTE, A. (1953).- Die Abhängigkeit der Proportionierung und Cytoarchitektonik des Gehirns von der Körpergröße bei urodelen. *Zool. Jb., Physiol. Jena*, **64**, 538-598.
- PIRLOT, P. & POTTIER, J. (1977).- Encephalization and quantitative brain composition in bats in relation to their life-habits. *Rev. Can. biol.*, **36**, 4, 321-336.
- PRIM, R.C. (1957).- Shortest connection network and some generalisations. *Bell Syst. Technol. J.*, **38**, 1389-1401.
- ROTH, G., NISHIKAWA, K.C., NAUJOKS-MANTEUFFEL, C., SCHMIDT, A. & WAKE, D.B. (1993).- Paedomorphosis and simplification in the nervous system of salamanders. *Brain Behav. Evol.*, **42**, 137-170.
- STEPHAN, H. (1959).- Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. III. Hirn-Körpergewichtsbeziehungen. *Morphol. Jahrb.*, **99**, 853-880.
- THIREAU, M. (1975a).- L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. I. Relations intraspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3e sér., n°297, Zoologie 207, 467-482.

Volumes structuraux intratélencéphaliques

- THIREAU, M. (1975b).- Variabilité dans l'analyse volumétrique de l'encéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **100**, 3, 375-384.
- THIREAU, M. (1975c).- Données sur la variabilité volumétrique dans l'analyse de l'encéphale d'*Hydromantes italicus* Dunn (Amphibia, Caudata). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 3ème sér., n° 322, zool. 229: 1065-1080.
- THIREAU, M. (1977).- *Analyse volumétrique comparée de l'encéphale, et en particulier du télencéphale, des Amphibiens Urodèles*. Thèse de Doctorat d'État (X+230).
- THIREAU, M. & DORÉ, J.-C. (1998).- An introduction to neurotaxonomy: multidimensional analysis of the volumetric organisation of the telencephalon in Amphibia Urodela. *Current Studies in Herpetology*, Societa Europaea Herpetologica, 425-433.
- THIREAU, M. & DORÉ, J.-C. (1999a).- Le concept de neurotaxonomie chez les Amphibiens Urodèles et l'analyse multivariée des indices volumétriques des cinq étages encéphaliques. *Bull. Soc. zool. de France*, **124**, 1, 67-88.
- THIREAU, M. & DORÉ, J.-C. (1999b).- *Neurotaxonomie. Pas si bêtes ! Mille cerveaux mille mondes*. Muséum national d'Histoire naturelle et Nathan, 22.
- THIREAU, M. & DORÉ, J.-C. (1999c) (à paraître).- Neoteny and neurotaxonomy: multidimensional analysis of the brain volumetric indices of Urodela Amphibians. *International Journal of Developmental Biology*.
- THIREAU, M., DORÉ, J.C. & VIEL, C. (1997).- Neurotaxonomie (*N. novum*) et représentation du genre *Triturus* au sein des Amphibiens Urodèles, à partir de l'analyse multivariée du volume des structures intratélencéphaliques. *Bull. Soc. zool. de France*, **122**, 4, 393-411.
- THIREAU, M., VIEL, C. & DORÉ, J.-C. (1997).- Distribution de sept espèces du genre *Triturus* sur la base des indices volumétriques de l'ensemble des structures télencéphaliques, au moyen d'analyses multiparamétriques. *Bull. Soc. zool. de France*, **122**, 2, 195-6.

(reçu le 10/05/1999 ; accepté le 23/10/2000)

