

LA MORPHOLOGIE COMPAREE DES GLANDES ENDOCRINES ET LA PHYLOGENIE DES REPTILES

par

H. SAINT GIRONS

Laboratoire d'Ecologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

Pendant longtemps — et pour des raisons pratiques évidentes — la systématique des Reptiles a été basée essentiellement sur la morphologie externe et sur les caractères ostéologiques; seuls ces derniers sont d'ailleurs accessibles aux paléontologistes. L'anatomie interne n'a guère été utilisée qu'au niveau des ordres ou, tout au plus, des sous-ordres, à l'exception de la langue et des muscles qui ont joué un rôle important dans la classification des Squamates. Enfin, l'histologie a été à peu près négligée. Il est certain que les parties molles, dont la forme varie parfois autant d'un individu ou d'une espèce à l'autre qu'entre les différentes familles, se prêtent moins aisément à la comparaison. D'autre part, l'examen histologique demande beaucoup plus de temps et, surtout, exige une dissection suivant immédiatement la mort.

Cependant, au cours de ces dernières années, de nombreux travaux ont été consacrés à la morphologie comparée des glandes endocrines, si bien qu'il nous a semblé opportun d'en faire le point et de chercher ce que cette méthode peut apporter à la phylogénie et à la systématique des Reptiles. Faute de documents, nous n'y inclurons pas les tissus endocrines des gonades, ni la glande parathyroïde.

Le tableau I donne la liste, par famille, du nombre des espèces chez lesquelles l'une ou l'autre des 4 glandes endocrines étudiées ici a été décrite. Peut-être en raison de leur hétérogénéité apparente, les Sauriens sont les mieux connus, alors que les Chéloniens et surtout les Crocodiliens sont pauvrement représentés. A l'exception de quelques Tortues et d'une bonne partie du matériel concernant la thyroïde, nous avons une expérience personnelle de la plupart des représentants de chacune des familles figurant dans le tableau.

Chez les Reptiles, chaque glande endocrine a été l'objet d'une mise au point récente. Nous renvoyons donc à celles-ci pour une bibliographie détaillée qui sortirait du cadre de cet article et nous nous contente-

rons de citer les travaux originaux les plus importants. *Sphenodon punctatus* a été traité dans le cadre d'une monographie histologique (GABE et SAINT GIRONS, 1964) que nous n'évoquerons pas à chaque chapitre.

L'HYPOPHYSE.

L'hypophyse des Reptiles a surtout été étudiée au cours de ces 20 dernières années (voir SAINT GIRONS, Traité de Zoologie, pour la bibliographie). Les Chéloniens et les Crocodiliens sont assez mal représentés, mais les Squamates sont mieux connus et ont fait l'objet d'une revue récente (SAINT GIRONS, 1967).

La partie initiale du complexe hypothalamo-neuro-hypophysaire présente une remarquable homogénéité chez les Reptiles. Il en est de même, d'un point de vue anatomique, de l'éminence médiane (sauf chez les Leptotyphlopidae où cette formation est nettement hypertrophiée), mais non de l'hypophyse proprement dite. Sa situation est constante mais sa forme, celle de la selle turcique et la position des différents lobes, ainsi que leurs proportions respectives, varient de façon notable.

La selle turcique, dépression du basisphénoïde, est particulièrement profonde chez les Varanidae et nettement accusée, avec une lame osseuse formant toit à sa partie postérieure, chez la plupart des Reptiles; elle est peu profonde chez les Feylinidae et les Annielidae, à peine marquée chez les Amphibénieniens, les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae.

L'hypophyse elle-même est le plus souvent symétrique par rapport à un plan sagittal, le lobe nerveux, entouré dans sa moitié ou ses deux tiers postérieurs par le lobe intermédiaire, surmontant le lobe distal. Chez les Serpents non fouisseurs, la *pars nervosa* se trouve en position dorso-latérale par rapport à la *pars distalis*. Chez les Squamates vermiformes et fouisseurs, l'hypophyse est nettement aplatie dans le sens dorso-ventral, si bien que le lobe nerveux se

trouve situé sur le même plan horizontal que le lobe distal, soit à côté (*Anniellidae*, *Leptotyphlopidae*, *Atractaspis*), soit en arrière, la tige pituitaire déprimant plus ou moins la *pars distalis* en un sillon médian (*Feylinidae*, *Amphisbénien*s, *Typhlopidae*).

Le lobe nerveux est constitué par un sac à parois minces chez les Chéloniens. Chez les Rhynchocéphales et la plupart des Sauriens, le récessus infundibulaire pénètre profondément dans la *pars nervosa* et y forme des cryptes ramifiées, mais les parois sont assez épaisses, tandis que chez les Sauriens vermiformes et fousseurs, ainsi que chez les Crocodiliens, la lumière est très aplatie, voire même virtuelle. Le lobe nerveux est massif et plein chez tous les Ophiidiens, très développé chez les *Typhlopidae* et, au contraire, nettement atrophié chez les *Leptotyphlopidae*.

Le lobe intermédiaire est généralement formé par deux couches cellulaires, séparées par une fente hypophysaire étroite, la couche interne étant beaucoup plus développée que l'autre. Lorsqu'il est hypertrophié, ainsi que chez les grandes espèces, le lobe intermédiaire est constitué par des cordons cellulaires plus ou moins réguliers. Par rapport au reste de l'hypophyse, la *pars intermedia* est de très grande taille chez les *Iguanidae* du genre *Anolis* (47 à 75 %), les *Agamidae* (32 à 61 %) et les *Chamaeleonidae* (36 à 42 %). Son volume est encore important chez les Rhynchocéphales (26 %), les *Gekkota* (19 à 47 %), *Varanus griseus* (29 %) et les Crocodiliens (17 à 33 %). Le lobe intermédiaire est, au contraire, de petite taille chez les *Testudinidae* et les *Emydidae* (4 à 11 %), atrophié chez les *Anniellidae* (4%), très atrophié chez les *Booidea* et *Colubroidea* fousseurs, les *Feylinidae* et les *Amphisbénien*s (0,5 à 3 %). Il a complètement disparu chez les *Typhlopidae* et chez les *Leptotyphlopidae*. Chez les *Colubroidea* non fousseurs, le volume relatif de la *pars intermedia* est extrêmement variable (1 à 39 %).

Le lobe distal affecte généralement la forme d'une languette allongée d'avant en arrière, plus large à sa partie caudale qui s'incurve plus ou moins vers le haut, en arrière de l'ensemble lobe nerveux — lobe intermédiaire. Chez les *Gekkota*, la région rostrale est particulièrement développée et la région caudale extrêmement aplatie. Chez les *Varanidae* et les Crocodiliens, au contraire, le lobe distal est massif, ovoïde ou sphérique. Chez les *Viperidae*, les *Crotalidae* et l'*Elapidae* australien *Acanthophis antarticus*, la région caudale de la *pars distalis* est beaucoup plus large que chez les autres *Colubroidea*.

La vascularisation de l'hypophyse n'est connue que

chez quelques espèces et, dans ses grandes lignes, est la même chez tous les Reptiles. Toutefois, des anastomoses inter-carotidiennes, caractéristiques des Oiseaux, n'existent que chez les Chéloniens et les Crocodiliens. Les Lépidosauriens en sont dépourvus, comme les Mammifères. De même, s'il existe des sinus caverneux en arrière du lobe distal chez les Tortues et les Crocodiles, ceux-ci sont remplacés par une simple veine transversale élargie chez les Lépidosauriens. Le système porte, joignant l'éminence médiane à l'extrémité rostrale de la *pars distalis*, est particulièrement développé chez les Serpents où on l'individualise souvent sous le nom de *pars terminalis*.

Les caractères histologiques du système hypothalamo-neurohypophysaire sont extrêmement constants chez les Reptiles. Il convient simplement de signaler l'abondance des fibres neurosécrétrices et la rareté des cellules épendymaires et des pituicytes dans le lobe nerveux massif des Ophiidiens, ainsi que le mode de contact particulier, dans l'éminence médiane des Rhynchocéphales, entre les capillaires sanguins et les fibres neurosécrétrices; en effet, celles-ci traversent par place la limitante gliale externe et, groupées en petits amas allongés, vont au devant des capillaires.

Au contraire, les différentes catégories cellulaires de l'adénohypophyse varient de façon très sensible et assez constante pour que, dans la plupart des cas, l'examen d'une bonne coupe permette de reconnaître non seulement l'ordre et le sous-ordre, mais le plus souvent la famille. Une description, même sommaire, dépasserait de beaucoup le cadre de cet article et nous nous contenterons de noter les différences significatives que l'on rencontre entre les différentes familles.

La couche interne du lobe intermédiaire est constituée de grandes cellules palissadiques chez les *Gekkonidae*, les *Scincidae*, les *Anguidae* et les *Helodermatidae*, alors que ces éléments sont de forme variable chez les *Lacertoidea* et les *Iguanidae* autres qu'*Anolis*. Lorsque le lobe intermédiaire est très développé, les cellules qui forment les cordons sont de grande taille, ovoïdes ou prismatiques, sauf chez les Crocodiles où elles apparaissent singulièrement petites et pauvres en grains de sécrétion. Ceux-ci sont généralement fins, amphophiles ou légèrement cyanophiles et réagissent légèrement à l'APS et à la fuchsine paraldéhyde. Toutefois, chez les *Anolis*, les granulations des cellules intermédiaires sont grosses, franchement érythrophiles, ne réagissent pas à l'APS mais retiennent fortement la fuchsine paraldéhyde. L'érythrophilie des cellules du lobe intermédiaire se

retrouve également dans le groupe Colubridae-Elapidae-Hydrophidae. Chez tous les Serpents, enfin, les granulations sont grosses et retiennent fortement la fuchsine paraldéhyde.

Les cellules gonadotropes LH sont presque toujours localisées à la région rostrale de la *pars distalis*, bien que chez les Chéloniens et chez les Typhlopidae on puisse en rencontrer un peu partout. D'ordinaire nombreuses et grandes, particulièrement chez les Anguidae et les Helodermatidae, ainsi que chez les Colubridae, les Elapidae et Hydrophidae, elles sont au contraire de taille modeste et particulièrement rares chez les Iguania et chez les Lacertoidea. Leurs grains de sécrétion sont très abondants (sauf chez les Iguania) et de taille extrêmement variable; généralement amphophiles, ils sont fortement érythrophiles chez les Colubridae et leurs alliés, ainsi que chez les Crocodiles. Le produit de sécrétion des cellules gonadotropes LH réagit nettement à l'APS chez presque tous les Reptiles; toutefois, cette réaction est faible chez les Iguania et chez les Colubridae-Elapidae-Hydrophidae. L'affinité pour la fuchsine paraldéhyde est faible ou nulle, sauf chez les Amphisbaenidae et chez les Serpents (à l'exception des Typhlopidae) où elle est très nette.

Les cellules gonadotropes FSH sont moins strictement localisées que les précédentes, mais on les trouve surtout dans les régions médio-ventrales et latérales de la *pars distalis*, parfois dans les deux tiers rostraux (Scincidae, Anguidae et Helodermatidae), plus rarement éparpillées dans toute la glande (Chéloniens, Amphisbaniens et quelques Lacertoidea). Leur produit de sécrétion se présente habituellement sous la forme de fines granulations cyanophiles, réagissant assez peu à l'APS et à la fuchsine paraldéhyde, mais on rencontre aussi, chez les Scincidae, les Anguidae, les Helodermatidae, les Boidae, les Viperidae et les Crotalidae, de très gros grains de sécrétion ou des mottes de taille variable, érythrophiles et retenant très fortement la fuchsine paraldéhyde. Chez *Sphenodon punctatus* les cellules gonadotropes FSH sont particulièrement rares et peu chromophiles.

Les cellules thyroïdes sont habituellement peu nombreuses, petites et plus ou moins coniques, éparpillées dans toute la *pars distalis* ou seulement dans sa moitié caudale. Chez les Scincidae, les Anguidae et les Helodermatidae, ces éléments sont cubiques et régulièrement rangés à la périphérie des cordons de la région caudale. Chez les Chéloniens, les cellules thyroïdes sont nombreuses, plus volumineuses et arrondies que les cellules gonadotropes FSH. Les

grains de sécrétion des cellules thyroïdes sont abondants et de grande taille, le plus souvent cyanophiles. Chez les Colubridae, les Elapidae et les Hydrophidae, les cellules thyroïdes, bien que coniques et éparpillées, sont nombreuses, très grandes et érythrophiles.

Les cellules *alpha*, dont la signification fonctionnelle n'est pas encore établie, occupent toujours de façon massive le tiers ou la moitié rostrale de la *pars distalis*. Toutefois, chez les Chéloniens, on en trouve un certain nombre jusqu'à l'extrémité rostrale. Très nombreuses (sauf chez les Gekkota et quelques Squamates vermiformes et fouisseurs), les cellules *alpha* sont petites et pourvues de peu de granulations chez les Gekkota, les Iguanidae, les Agamidae, les Scincomorpha, les Colubridae et leurs alliés, ainsi que chez les Crocodiliens. Elles sont au contraire particulièrement grandes et riches en grains de sécrétion chez les Anguimorpha, les Viperidae et les Crotalidae.

Les cellules X, localisées dans les régions médianes ou rostro-médianes de la *pars distalis*, sont généralement plus grandes que les cellules *alpha* et pourvues de grosses granulations abondantes, sauf chez les Rhynchocéphales, les Anguidae, les Helodermatidae, les Boidae, les Viperidae et les Crotalidae, où ces éléments sont plus rares, d'assez petite taille et pauvres en grains de sécrétion.

Les cellules dites "chromophobes", qui correspondent en réalité à des éléments profondément involués et indifférenciés en apparence, occupent le centre des cordons et sont généralement plus nombreuses dans la région caudale de la *pars distalis*. Leur abondance varie évidemment au cours des cycles fonctionnels, mais c'est également un caractère spécifique très constant. La proportion des cellules "chromophobes" est extrêmement faible chez les Anguidae, les Anniellidae, les Helodermatidae et, à un moindre degré, chez les Scincidae. Elle est, au contraire, très élevée chez les Iguania et les Lacertoidea.

Le volume relatif occupé, dans la *pars distalis*, par les différentes catégories cellulaires chromophiles varie beaucoup d'une famille à l'autre. Chez les Colubridae et leurs alliés, chez les Anguidae et les Helodermatidae, les cellules gonadotropes LH occupent de façon massive les deux tiers rostraux du lobe distal. Ce sont au contraire les cellules *alpha* qui dominent largement chez les Agamidae et les Varanidae.

La taille moyenne de l'ensemble des cellules adénohypophysaires est également un caractère spécifique très constant. Particulièrement élevée chez les Rhynchocéphales, les Anguidae et les Helodermatidae, elle est très faible chez les Iguanidae et les Lacertoidea.

L'hypophyse des Leptotyphlopidae, avec de très petites cellules en grande partie occupées par un gros noyau sphérique, est très caractéristique.

La taille et l'abondance des lacs sanguins de la *pars distalis* aident également à reconnaître les différentes familles. Ces sinus sont particulièrement grands et nombreux chez les Anguidae, les Helodermatidae et les Chéloniens. Ils sont, au contraire, très rares chez les Varanidae et les Crocodiliens.

De toutes les glandes endocrines l'hypophyse est, sans conteste, celle dont la morphologie est la plus variable. Toutefois, certaines modifications sont en rapport avec le mode de vie alors que d'autres correspondent à de véritables différences d'ordre phylogénique.

Il existe une corrélation positive entre la réduction du lobe intermédiaire (ainsi que l'aplatissement de la selle turcique) et la vie fouisseuse, ceci aussi bien chez les Lézards que chez les Serpents. C'est un phénomène de convergence classique qui peut tout au plus donner une indication sur le degré de spécialisation du genre ou de la famille. D'après le degré d'atrophie anatomique et cytologique du lobe intermédiaire, on peut distinguer: 1) un stade de simple réduction chez les Anniellidae, 2) un stade d'atrophie incomplète chez les Feylinidae et les Amphisbénien, ainsi que chez les Boidae et Viperidae adaptés à la vie fouisseuse (*Erycinae* et genre *Atractaspis*), 3) la disparition complète du lobe intermédiaire chez les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae.

L'aptitude à changer de couleur est toujours liée à une hypertrophie du lobe intermédiaire et ne se manifeste guère que chez les Chamaeleonidae, les Iguanidae du genre *Anolis*, certains Agamidae et Gekkonidae. Mais le lobe intermédiaire est également bien développé chez des espèces qui ne présentent pas de contrôle notable des chromatophores: *Sphenodon punctatus*, divers Gekkota, les Varanidae, de nombreux Colubroidea et les Crocodiliens. Dans ce dernier cas, il s'agit simplement d'un caractère morphologique, sans rapport direct avec une fonction physiologique. Il en est de même des variations considérables que présentent, dans les différentes familles où elles assument pourtant un rôle identique, certaines catégories cellulaires du lobe distal. Dans ces conditions, la valeur phylogénique de ces différences semble importante, puisqu'elles sont indépendantes de toute spécialisation.

A l'échelle des Reptiles, la morphologie de l'hypophyse confirme l'homogénéité des Chéloniens et des Crocodiliens. Chez les Lepidosauriens, au contraire,

on constate de grandes variations de cet organe, notamment en ce qui concerne la cytologie adénohypophysaire et la plupart des familles peuvent être reconnues sur coupe. Indépendamment des modifications dues à la vie fouisseuse, il convient de signaler la ressemblance qui existe entre les Rhynchocéphales et les Sauriens, alors que l'ensemble Booidea-Colubroidea diffère nettement des autres Lépidosauriens. A un niveau systématique inférieur, l'étude de l'hypophyse rapproche les Xantusidae et les Pygopodidae des Gekkonidae et sépare nettement les Scincoidea des Lacertoidea, les premiers ayant plus de points communs avec les Anguidae et les seconds avec les Iguania. L'identité de structure de la glande chez les Anguidae et les Helodermatidae mérite d'être soulignée, ainsi que la position particulière des Varanidae. La cytologie adénohypophysaire confirme les rapports phylogéniques qui existent entre les Feylinidae et les Scincidae d'une part, les Anniellidae et les Anguidae d'autre part. Ce caractère indique également une position très à part des Leptotyphlopidae, ainsi que de réelles différences entre les Amphisbénien et les Trogonophidae. Enfin, deux groupes différents apparaissent avec la plus grande netteté parmi les Colubroidea, l'un réunissant les Colubridae, les Elapidae et les Hydrophidae, l'autre les Viperidae et les Crotalidae.

LA THYROÏDE

La morphologie de la thyroïde de la plupart des Reptiles n'est connue que par un petit nombre de travaux dispersés dont on trouvera la liste dans une mise au point récente (GABE et SAINT GIRONS, *Traité de Zoologie*). Seul, LYNN et ses collaborateurs (1957a, 1957b, 1966a, 1966b) ont entrepris une étude systématique de l'anatomie comparée de cette glande chez les Sauriens et les Amphisbénien (pour ces derniers, voir aussi GANS et LYNN, 1965).

La thyroïde est toujours située contre la face ventrale de la trachée, le plus souvent en avant et à proximité immédiate du péricarde. Suivant la position du cœur, elle peut se trouver presque à l'angle des mâchoires (Sauriens, y compris beaucoup d'espèces vermiformes), à la base d'un cou plus ou moins long (Chéloniens et Crocodiliens), ou très éloignée de la tête (Ophidiens). Chez les Amphisbénien où le cœur est situé, comme chez les Serpents, au niveau du quart antérieur du corps, la thyroïde garde la même position que chez les Lézards, à proximité de l'angle des mâchoires; elle est donc très éloignée du péricarde, caractère particulier à ce groupe. Toutefois, chez 8

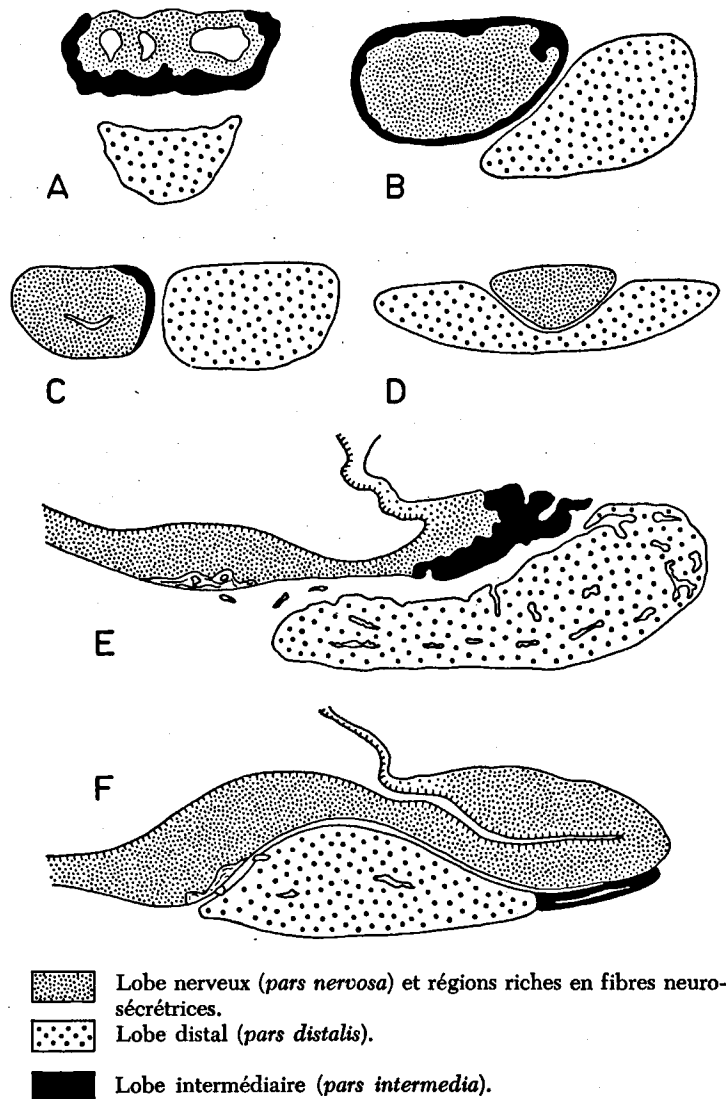


Fig. 1. Coupes transversales et sagittales de l'hypophyse chez quelques Squamates.

A à D: coupes transversales de l'hypophyse, passant approximativement par la région médiane du lobe distal.

A: lézard de type classique (*Sceloporus graciosus*, Iguanidae); l'hypophyse est symétrique par rapport à un plan sagittal. B: serpent de type classique (*Elaphe longissima*, Colubridae); le lobe nerveux, massif et plein, est situé en position dorso-latérale par rapport au lobe distal. C: lézard fouisseur (*Anniella pulchra*, Anniellidae); le lobe nerveux est situé en position latérale par rapport au lobe distal et le lobe intermédiaire est atrophié. D: Typhlopidae (*Typhlops punctatus*); l'hypophyse est symétrique par rapport à un plan sagittal, mais le lobe nerveux est encastré dans le lobe distal et (comme en F) s'étend en arrière de celui-ci. Il n'y a pas de lobe intermédiaire.

E et F: coupes sagittales de l'hypophyse.

E: lézard de type classique (même espèce qu'en A). F: Amphisbénien (*Blanus cinereus*, Amphisbaenidae); l'hypophyse ressemble à celle de *Typhlops punctatus*, mais le récessus infundibulaire pénètre profondément dans le lobe nerveux (comme chez tous les Reptiles à l'exception des Serpents) et le lobe intermédiaire, bien qu'atrophié, est encore visible.

espèces de Teiidae, appartenant aux genres *Bachia*, *Ophiognomon* et *Scolecocaurus* (celles, justement, qui possèdent une thyroïde paire), la glande est déjà légèrement éloignée du cœur. La vascularisation de la thyroïde n'est connue que chez trop peu d'espèces pour qu'il soit possible d'en tenir compte ici.

La thyroïde, impaire, est sphérique ou ovoïde chez les Chéloniens et les Ophidiens, globuleuse mais nettement marquée par un sillon longitudinal médian chez les Crocodiliens. Chez les Sauriens, la forme de la thyroïde est très variable d'une espèce à l'autre; elle peut être impaire et plus ou moins allongée transversalement, ou constituée de deux lobes latéraux réunis ou non par un isthme d'importance variable. L'étude systématique de la morphologie comparée de la thyroïde chez les Lézards, entreprise par Lynn et coll., n'est pas terminée; toutefois, quelques indications se dégagent des premiers travaux (voir tableau II). Chez tous les Lacertidae, et peut-être aussi les Scincidae, la glande est impaire, plus ou moins allongée transversalement mais généralement assez large, alors que dans les autres grandes familles et surtout chez les Iguanidae à peu près tous les types sont abondamment représentés. Cependant la structure en 2 lobes latéraux entièrement séparés domine chez les Agamidae, tandis qu'ils sont le plus souvent réunis par un isthme chez les Teiidae. Il convient également de signaler la présence d'une thyroïde impaire et plus ou moins sphérique chez un Gekkonidae (*Uroplatus*) et deux Pygopodidae (*Pygopus lepidopus* et *Lialis burtonis*), ainsi que chez *Feylina currori* et *Anniella pulchra*. Chez les Amphisbénien, la thyroïde montre une tendance constante à être plus ou moins allongée longitudinalement; l'organe est impair (mais non toujours médian) chez les Trogonophidae dits "évolués", pair et symétrique chez presque tous les Amphisbaenidae. Toutefois, les deux lobes allongés sont réunis à leur partie postérieure par un isthme étroit chez *Trogonophis wiegmanni* et *Rhineura floridana*, genres considérés généralement comme les deux extrêmes de l'évolution des Amphisbénien. Chez les Rhynchocéphales, enfin, la structure de la thyroïde, en deux lobes latéraux réunis par un isthme étroit, est du même type que chez beaucoup de Sauriens.

Au contraire des données anatomiques, les caractères histologiques de la thyroïde présentent une grande uniformité chez les Reptiles. Dans tous les cas, la glande est constituée de follicules sphériques ou polyédriques dont la taille, ainsi que la quantité de colloïde qu'ils renferment, varient plus en fonction du

cycle annuel que de la position systématique. Il semble, toutefois, que les vésicules thyroïdiennes des Tortues soient particulièrement grandes.

Les données actuelles sur la morphologie de la thyroïde chez les Reptiles sont encore incomplètes mais, d'ores et déjà, la position très particulière de la glande chez les Amphisbénien permet de différencier nettement ce groupe de tous les autres Lépidosauriens. L'emplacement respectif de la thyroïde et du cœur, chez les Squamates "serpentiformes", fousseurs ou non, se révèle ainsi très variable et mériterait d'être étudié attentivement. Chez les Amphisbénien encore, la forme de la thyroïde justifie, à deux exceptions près, l'individualisation de la famille des Trogonophidae. L'homogénéité des Lacertidae est frappante, alors qu'on peut distinguer, chez les Iguanidae, les Agamidae, les Teiidae et peut-être d'autres familles comme les Gekkonidae, les traces d'une évolution dont le sens nous échappe encore. Il convient également de remarquer que la morphologie de la thyroïde, tout comme sa situation, est identique chez tous les Serpents, Typhlopidae et Leptotyphlopidae inclus, et ces deux caractères différencient ce groupe tant des Sauriens que des Amphisbénien. Enfin, comme pour l'hypophyse, les Rhynchocéphales se rapprochent beaucoup des Sauriens.

LA SURRÉNALE

Le plus clair de nos connaissances sur la morphologie de la glande surrénale est dû aux travaux de HEBARD et CHARIPPER (1955) et de GABE et collaborateurs, l'ensemble ayant été repris dans une revue récente (GABE, MARTOJA et SAINT GIRONS, 1964) où l'on trouvera une abondante bibliographie. C'est la seule glande pour laquelle les données concernant les Tortues soient assez abondantes.

La glande surrénale ne mérite son nom que chez les Chélonien où elle est appliquée contre la face interne du rein; c'est un organe plus ou moins aplati, peu allongé et de forme irrégulière. Chez les Lépidosaurien, la surrénale est ovoïde (Saurien et Amphisbénien), fusiforme (Rhynchocéphales) ou cylindrique et très allongée (Ophidiens), intrapéritonéale et située à proximité immédiate de la gonade, sans contact direct avec le rein. Chez les Crocodiliens, la glande, cylindrique mais massive, est rétropéritonéale comme chez les Tortues et placée un peu au-dessus des reins, de part et d'autre de l'aorte. La vascularisation de la surrénale semble assez variable; elle est assurée principalement par les artères rénales chez

les Chéloniens, par des branches issues de l'artère génitale chez les Lépidosauriens et par des branches issues de l'aorte chez les Crocodiliens.

La surrénale des Reptiles est constituée par la juxtaposition et le plus souvent l'interpénétration d'un tissu interrénal, homologue de la cortico-surrénale des Mammifères, et d'un tissu adrénal, correspondant à la médullo-surrénale des Mammifères. La disposition relative de ces deux tissus diffère de façon constante et significative dans les différents ordres. En effet, le tissu adrénal est réparti en petits îlots dispersés chez les Chéloniens, alors qu'il se trouve en majeure partie rassemblé dans la zone dorsale de la glande chez les Lépidosauriens. Enfin, chez les Crocodiliens, la surrénale est composée d'une alternance de cordons interrénaux et de cordons adrénaux, comme chez les Oiseaux.

Les cordons interrénaux sont généralement formés de cellules prismatiques assez larges, hautes de 20 à 30 μ , à noyaux le plus souvent basaux. Les caractères cytologiques varient de façon notable, chez un même individu, en fonction du stade du cycle fonctionnel de la cellule, mais ils sont fondamentalement très semblables chez tous les Reptiles. Cependant, un examen attentif permet de déceler quelques particularités propres à certains groupes de Sauriens. Chez tous les Anguimorpha étudiés à ce jour, il existe, à côté d'éléments de forme habituelle, de nombreuses cellules particulières, lancéolées et très étroites, à noyaux centraux. Chez les Gekkota, le tissu interrénal est entièrement constitué par des cellules coniques, plus larges que les précédentes et disposées de façon radiaire. Les Iguania et la plupart des Lacertoidea sont caractérisés par des cellules interrénales particulièrement larges, polyédriques ou cubiques, extrêmement riches en grosses inclusions lipidiques; ces caractères sont moins nets chez les Lacertidae. Chez les Scincidae, à côté d'une majorité d'éléments de forme habituelle, des cellules également prismatiques et à noyaux basaux, mais extrêmement étroites et allongées, forment quelques cordons homogènes.

Le tissu adrénal est constitué, comme chez tous les Vertébrés, par deux catégories cellulaires distinctes, les cellules à adrénaline et les cellules à noradrénaline. Chez les Chéloniens, ces deux éléments sont indifféremment répartis au sein des îlots de tissu adrénal qui peuvent être mixtes ou composés de l'une ou l'autre catégorie. Chez les Rhynchocéphales, les cellules à noradrénaline sont largement majoritaires dans la couche dorsale de tissu adrénal, mais on peut en rencontrer ailleurs, mêlées ou non à des cellules à adrénaline. Au contraire, chez les Squamates, la

couche dorsale de tissu adrénal et les languettes qui en sont issues (digitations courtes chez les Gekkota, les Iguania, les Anguimorpha et les Ophidiens, plus développées chez les Scincomorpha et particulièrement longues chez les Amphisbénien), sont exclusivement constituées de cellules à noradrénaline, alors que les petits îlots dispersés au sein du parenchyme interrénal ne contiennent que des cellules à adrénaline. Chez les Crocodiliens, les deux types sont irrégulièrement répartis au sein des cordons de cellules adrénales; toutefois, les cellules à noradrénaline sont plus abondantes dans les régions périphériques de la glande. Chez les Chéloniens et les Lépidosauriens — comme chez tous les Vertébrés — les cellules à adrénaline sont constamment plus grandes que les cellules à noradrénaline, alors que, chez les Crocodiliens, c'est l'inverse qui se produit.

Les caractères histochimiques et histoenzymologiques des cellules interrénales et adrénales semblent identiques chez tous les Reptiles.

En résumé, l'examen de la glande surrénale confirme les grandes lignes de la classification actuelle des Reptiles, l'originalité des Chéloniens, la diversification sensible au sein du groupe pourtant cohérent des Lépidosauriens et les rapports qui existent entre les Crocodiliens et les Oiseaux. A un niveau systématique inférieur, il est intéressant de noter que, chez les Lépidosauriens, la tendance très nette au rassemblement du tissu adrénal à la face dorsale de l'organe et à la séparation des cellules à adrénaline et des cellules à noradrénaline, est manifestement moins avancée chez les Rhynchocéphales que chez les Squamates. Chez les Sauriens, les caractères des cellules interrénales individualisent nettement les Anguimorpha et, à un moindre degré, les Gekkota; les Iguania et la plupart des Lacertoidea présentent plusieurs points communs, alors que les Scincoidea diffèrent légèrement de cet ensemble. Seule la forme de l'organe, très allongée, différencie les Ophidiens (Typhlopidae et Leptotyphlopidae inclus) des Sauriens et des Amphisbénien, les Rhynchocéphales étant en position intermédiaire.

LE PANCREAS ENDOCRINE

En dehors de quelques descriptions occasionnelles, le pancréas endocrine des Reptiles n'a fait l'objet que de deux études de morphologie comparée, celle de THOMAS (1942) chez les Serpents et celle de GABE (1958) chez les Lépidosauriens. L'ensemble des données bibliographiques a été repris dans une revue toute récente (GABE, Traité de Zoologie).

La situation du pancréas ne présente pas de variations significatives parmi les Reptiles et l'organe est toujours en contact étroit avec la rate par son pôle supérieur. Le pancréas est très allongé, "rubané", chez tous les Reptiles, à l'exception des Ophidiens où il affecte la forme d'un gland; il est toutefois plus massif chez les Booidea et les Colubroidea que chez les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae.

D'un point de vue histologique, seuls les îlots de Langerhans nous intéressent ici. Les variations qu'ils présentent portent sur leur taille et leur forme, leur localisation et leur composition cellulaire. Deux tendances, plus ou moins accentuées selon les familles, peuvent être discernées chez les Reptiles. L'une, manifeste, consiste en une concentration des îlots au pôle splénique de l'organe. L'autre, plus complexe mais grossièrement parallèle à la précédente, est représentée par l'accroissement de taille des îlots, accroissement qui peut être dû — ou non — à une tendance à la confluence d'îlots originellement séparés. De ce fait, la forme des îlots peut être globuleuse ou très irrégulière.

Chez les Chéloniens, les îlots de Langerhans, tous de petite taille et globuleux, sont beaucoup plus nombreux au pôle splénique de l'organe. Il en est de même chez les Crocodiliens où les îlots, également bien individualisés, sont de taille plus variable, petite ou moyenne.

Chez les Rhynchocéphales et les Anguimorpha, les îlots de Langerhans sont tous de très petite taille et presque également répartis au sein du parenchyme exocrine. Toutefois il existe, chez tous les Varanidae étudiés à cet égard, un énorme îlot juxta-splénique, globuleux et bien individualisé. Chez les Gekkota et les Iguania, ainsi que chez les Amphisbénieniens, les îlots, de taille petite ou moyenne, montrent une tendance nette à la concentration au pôle splénique de l'organe et à la confluence; les plus petits sont donc tous globuleux, les plus grands de forme très irrégulière. Chez les Scincomorpha, la tendance à la concentration est plus nette encore; la taille des îlots est également variable, petite ou moyenne, mais ces différences ne résultent pas de phénomènes de confluence et la forme reste très généralement globuleuse.

Chez les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae, il existe une nette prédominance d'îlots de taille moyenne et de forme globuleuse, non confluent, qui présentent une tendance assez accentuée (analogue à celle des Tortues, des Crocodiles et des Scincomorpha) à la concentration au pôle splénique. L'aspect du pancréas des Boidae est très différent; les îlots

sont de taille extrêmement variable (de très petits à grands, ces derniers étant minoritaires), de forme globuleuse ou irrégulière, mais les tendances à la concentration et à la confluence sont faibles. Chez les Colubridae, les Elapidae et les Hydrophidae, les variations de taille sont tout aussi accentuées que chez les Boidae, mais cette fois les grands îlots sont majoritaires. De plus, il existe une concentration nette au pôle splénique et un début de tendance à la confluence. Ces caractères s'accroissent chez les Crotalidae et surtout chez les Viperidae; chez ces derniers, le pancréas endocrine est constitué en presque totalité de grands et très grands îlots de Langerhans concentrés exclusivement au pôle splénique et très confluent.

Le problème des différentes catégories cellulaires du pancréas endocrine est loin d'être résolu. Tous les auteurs sont d'accord pour distinguer des cellules A et des cellules B, ces dernières étant responsables de l'élaboration de l'insuline. Les cellules D de Thomas représentent probablement un stade du cycle sécréteur des cellules B. Mais il existe aussi des cellules dépourvues de grains de sécrétion visibles au microscope optique et même — mais s'agit-il de la totalité des précédentes? — au microscope électronique. D'autre part, on a distingué récemment, chez les Mammifères, des cellules A1 (argyrophiles) qui ne sécrètent pas le glucagon et des cellules A2 (non argyrophiles et révélées par différence) qui sécrètent le glucagon. Chez les Reptiles, les cellules A2 sont rares; or la grande résistance à l'insuline de ces animaux est connue depuis longtemps. Ils devraient donc produire d'importantes quantités de glucagon, ce qui ne s'accorde pas avec le petit nombre des éléments qui, chez les Mammifères, élaborent cette hormone.

Nous n'envisagerons ici que les cellules A et B classiques. Leurs caractères histochimiques sont identiques chez tous les Reptiles et leur forme varie assez peu. Les cellules A sont prismatiques ou globuleuses, les cellules B prismatiques ou coniques, presque fusiformes chez les Leptotyphlopidae. Les unes et les autres contiennent d'assez grosses granulations sphériques, bien individualisées et abondantes dans les conditions normales. Toutefois, chez *Sphenodon punctatus*, les grains de sécrétion sont toujours clairsemés dans les deux catégories cellulaires et, de plus, ceux des cellules B sont très fins.

Chez presque tous les Reptiles, à l'inverse de ce qui se passe chez les Mammifères, les cellules A sont fortement majoritaires. Les numérations donnent des chiffres compris entre 50 et 70 % pour les cellules A,

20 à 35 % pour les cellules B, le reste étant constitué par des éléments non identifiables avec certitude. Cependant les Amphisbénien (ou tout au moins *Blanus cinereus*, seule espèce connue à cet égard) font exception à cette règle et de façon spectaculaire, puisque la proportion des cellules B varie de 60 à 70 % selon les individus.

Contrairement aux autres glandes endocrines, le pancréas des Tortues et des Crocodiles ne présente pas de particularité significative. D'un point de vue anatomique, seul le pancréas des Ophidiens (et surtout des Booidea et des Colubroidea) se différencie nettement, par sa forme massive, de celui des autres Reptiles. Les caractères cytologiques sont également très constants, à l'exception de la taille et de l'abondance des grains de sécrétion chez les Rhynchocéphales. Il convient toutefois d'insister sur le pourcentage très élevé des cellules B chez les Amphisbénien, et eux seulement.

Beaucoup plus intéressantes apparaissent les tendances des îlots de Langerhans à la concentration au pôle splénique de l'organe, ainsi qu'à l'accroissement de la taille et à la confluence. Ces trois tendances, grossièrement parallèles, sont très peu accentuées

chez le Sphénodon et chez les Anguimorpha où les îlots sont tous de très petite taille et presque régulièrement répartis dans le parenchyme exocrine; elles sont plus développées chez les Gekkota et les Iguania, ainsi que chez les Amphisbénien, et culminent chez les Scincomorpha. Tortues et Crocodiles sont à peu près au même stade que ces derniers.

Chez les Ophidiens, l'aspect est assez différent. Chez les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae, le pancréas endocrine est constitué d'îlots aussi concentrés au pôle splénique que chez les Scincomorpha, mais de taille moyenne et beaucoup plus régulière. Au contraire, chez les Booidea et les Colubroidea, on distingue nettement une évolution progressive, partant des îlots dispersés, mais de taille déjà très variable, des Boidae et aboutissant aux très grands îlots confluent et localisés au pôle splénique des Viperidae.

La présence d'un très grand îlot de Langerhans juxta-splénique, à côté de très petits îlots régulièrement répartis dans le reste de l'organe, est propre aux Varanidae et juxtapose curieusement un caractère primitif et un caractère qui, chez les Ophidiens tout au moins, semble l'apanage des lignées les plus évoluées.

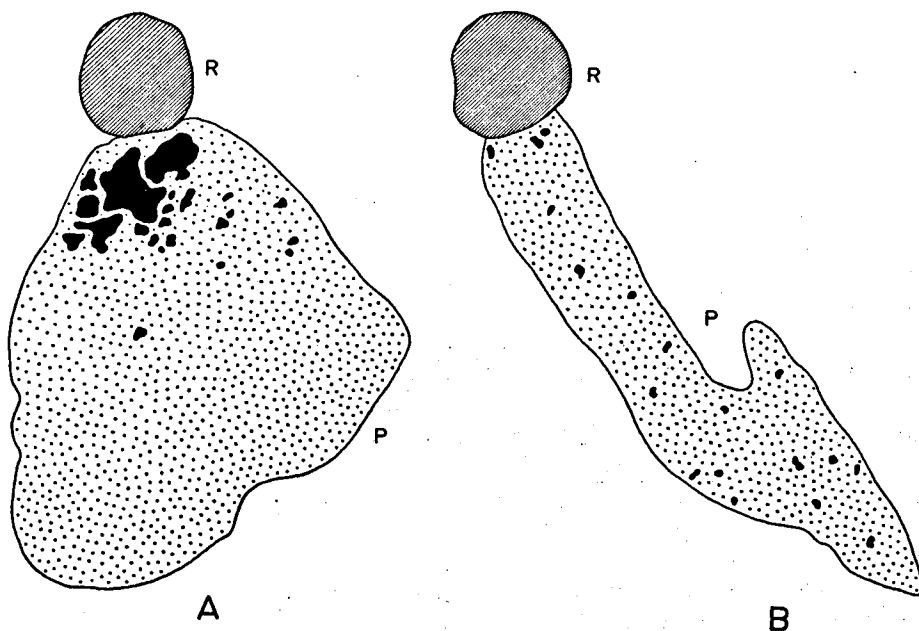


Fig. 2. Coupes longitudinales du pancréas chez deux Squamates.

A: *Vipera aspis* (Viperidae). Le tissu endocrine, principalement rassemblé en quelques gros îlots, est localisé au voisinage du pôle splénique de l'organe.

B: *Gerrhonotus multicarinatus* (Anguidae). Les îlots de Langerhans, de très petite taille, sont répartis presque uniformément au sein du parenchyme exocrine,

En noir, les îlots de Langerhans. R: Rate. P: Pancréas,

REVUE DES CARACTERES PARTICULIERS DES GLANDES ENDOCRINES DANS LES DIFFERENTS GROUPES SYSTEMATIQUES

Avant d'entamer une discussion sur les faits qui viennent d'être rapportés, il n'est peut-être pas inutile de passer en revue, sous forme d'un tableau inspiré des clefs de détermination, la liste des caractères particuliers des glandes endocrines dans les différents groupes systématiques.

CHELONIENS

Hypophyse symétrique par rapport à un plan sagittal; lobe nerveux à parois très minces, *pars tuberalis* bien développée, cellules adénohypophysaires plus ou moins lancéolées et non strictement localisées, cellules thyroïdiques plus grandes que les cellules gonadotropes. Thyroïde sphérique et impaire, située à la base du cou, près du péricarde. Surrénale aplatie et irrégulière rétropéritonéale et placée à la face interne du rein; tissu adrénal en petits îlots dispersés dans le tissu interrénal, sans répartition préférentielle des cellules à adrénaline et à noradrénaline. Pancréas rubané; concentration nette, au pôle splénique, de petits îlots de Langerhans non confluent; prédominance de cellules A.

LEPIDOSAURIENS

Grande variabilité des glandes endocrines. Surrénale intrapéritonéale et située à proximité immédiate de la gonade; tendance au rassemblement des cellules à noradrénaline en une couche dorsale.

Rhynchocephales

Hypophyse symétrique par rapport à un plan sagittal; mode de contact hypothalamo-hypophysaire proximal particulier, lobe nerveux profondément pénétré par le récessus infundibulaire, présence d'une *pars tuberalis* peu atrophiee, grandes et rares cellules gonadotropes FSH peu chromophiles. Thyroïde formée de deux lobes latéraux réunis par un isthme et située presque à l'angle des mâchoires, près du péricarde. Surrénale fusiforme, présence jusqu'à la face ventrale de l'organe d'îlots de cellules adrénales pouvant comprendre quelques cellules à noradrénaline. Pancréas rubané, très petits îlots de Langerhans répartis presque régulièrement, cellules B à granulations fines et claires, cellules A (beaucoup plus nombreuses que les précédentes) à rares granulations de taille moyenne.

Sauriens

Hypophyse symétrique par rapport à un plan sagittal, sauf chez certains fouisseurs; lobe nerveux pro-

fondément pénétré par le récessus infundibulaire, *pars tuberalis* très atrophiee. Thyroïde plus ou moins allongée latéralement, parfois bilobée ou paire, située presque à l'angle des mâchoires, à proximité du péricarde. Surrénale ovoïde, couche dorsale de tissu adrénal composé uniquement de cellules à noradrénaline, cellules à adrénaline en îlots dispersés dans le parenchyme interrénal. Pancréas rubané, tendance variable à la concentration, au pôle splénique, d'îlots de Langerhans de petite ou moyenne taille; cellules A beaucoup plus nombreuses que les cellules B, toutes les deux pourvues de grosses granulations abondantes.

GEKKOTA (Gekkonidae, Xantusidae, Pygopodidae)

Lobe intermédiaire entourant presque complètement le lobe nerveux, lobe distal de forme particulière, avec une région rostrale élargie et une région caudale aplatie; cellules gonadotropes LH dispersées, cellules *alpha* petites et rares; position un peu particulière de *Lialis*, avec un lobe intermédiaire hypertrophié et des cellules gonadotropes LH érythrocytes. Tissu interrénal entièrement constitué de cellules coniques. Concentration assez nette, au pôle splénique, d'îlots de Langerhans de taille moyenne, de forme irrégulière ou globuleuse.

IGUANIA

Lobe intermédiaire très souvent hypertrophié. Nombreuses cellules indifférenciées dans la *pars distalis* dont tous les éléments sont de petite taille; cellules gonadotropes LH rares et peu chromophiles. Cellules interrénales polyédriques ou cubiques, particulièrement riches en très grosses inclusions lipidiques. Concentration assez nette, au pôle splénique du pancréas, d'îlots de Langerhans souvent confluent, donc de taille et de forme variable.

Iguanidae

Lobe intermédiaire hypertrophié seulement chez les *Anolis*; lobe distal plus ou moins allongé, cellules *alpha* un peu plus nombreuses et de même taille que les cellules X.

Agamidae

Lobe intermédiaire hypertrophié chez toutes les espèces, même celles qui ne changent pas de couleur; lobe distal massif, cellules *alpha* petites et extrêmement nombreuses. Thyroïde souvent paire.

Chamaeleonidae

Lobe intermédiaire hypertrophié chez toutes les espèces; lobe distal massif, cellules *alpha* nombreuses et assez grandes.

LACERTOIDEA (Lacertidae, Teidae, Cordylidae, Gerrhosauridae)

Lobe intermédiaire peu développé; lobe distal généralement massif; cellules adénohypophysaires très voisines de celles des Iguanidae, mais cellules gonadotropes LH plus chromophiles et cellules *alpha* très nombreuses et plus petites que les cellules X. Thyroïde toujours impaire chez les Lacertidae, le plus souvent bilobée et parfois paire chez les Teidae. Cellules interrénales comme celles des Iguania, un peu plus allongées chez les Lacertidae. Concentration nette, au pôle splénique du pancréas, d'îlots de Langerhans de forme globuleuse et de taille variable.

SCINCOIDEA**Scincidae**

Lobe intermédiaire peu développé, formant deux couches concentriques, lobe distal plutôt allongé, avec de nombreux et grands lacs sanguins dans la région caudale; cellules adénohypophysaires de grande taille, les éléments indifférenciés étant rares; cellules gonadotropes LH nombreuses et palissadiques, cellules thyrotropes cubiques, entourant les lacs sanguins, cellules *alpha* plus nombreuses et plus petites que les cellules X. Thyroïde impaire. Cellules interrénales en majorité prismatiques et assez larges, mais présence fréquente de cordons constitués uniquement de cellules très allongées. Pancréas comme celui des Lacertoidea.

Feylinidae

Hypophyse de type fousseur moyennement spécialisé; lobe nerveux allongé transversalement, en arrière du lobe distal; lobe intermédiaire atrophié; cellules adénohypophysaires ressemblant à celles des Scincidae.

ANGUIMORPHA

Présence, dans le tissu interrénal, de nombreuses cellules lancéolées, très caractéristiques. Îlots de Langerhans de très petite taille éparpillés dans tout le pancréas. Cellules A et B plus élancées que chez les autres Reptiles.

Anguidae et Helodermatidae

Lobe intermédiaire ressemblant à celui des Scincidae, de petite taille chez les Helodermatidae; lobe distal plutôt massif, avec de nombreux et grands lacs sanguins dans la région caudale; cellules adénohypophysaires de très grande taille, éléments indifférenciés particulièrement rares; cellules gonadotropes et thyrotropes comme chez les Scincidae, mais cellules *alpha* de grande taille, cellules X rares et peu chromophiles.

Anniellidae

Hypophyse de type fousseur, moins spécialisé que chez les Feylinidae; lobe nerveux sphérique et latéral, lobe intermédiaire assez atrophié; cellules adénohypophysaires ressemblant à celles des Anguidae.

Varanidae

Hypophyse massive et très haute, lobe intermédiaire de grande taille, cytologie adénohypophysaire tout à fait particulière. Présence d'un énorme îlot de Langerhans juxta-splénique, non découpé et nettement isolé.

Amphisbaeniens

Hypophyse symétrique par rapport à un plan sagittal, mais de type fousseur, avec un lobe nerveux à parois épaisses situé en arrière du lobe distal et un lobe intermédiaire franchement atrophié. Thyroïde allongée longitudinalement, située à l'angle des mâchoires et très loin du cœur. Surrénale comme chez les Sauriens, mais un peu plus allongée. Pancréas rubané; concentration assez nette, au pôle splénique, d'îlots de Langerhans souvent confluent; cellules B majoritaires, à l'inverse de tous les autres Reptiles.

Amphisbaenidae

Lobe intermédiaire dépourvu de cellules chromophiles; cellules gonadotropes LH retenant les laques d'hématoxyline mais réagissant peu à l'APS. Thyroïde généralement paire.

Trogonophidae

Lobe intermédiaire moins atrophié que chez les Amphisbaenidae et pourvu de quelques cellules chromophiles. Cellules gonadotropes LH réagissant fortement à l'APS mais ne retenant pas les laques d'hématoxyline. Thyroïde généralement impaire, mais non médiane.

Ophiidiens

Hypophyse dissymétrique par rapport à un plan sagittal (sauf chez les Typhlopidae); lobe nerveux compact, non pénétré par le récessus infundibulaire; *pars tuberalis* absente ou très atrophiée. Thyroïde sphérique et impaire, située à proximité du péricarde, très loin de la tête. Surrénale allongée, presque filiforme. Pancréas plus ou moins massif, en forme de gland; cellules A et B comme chez les Sauriens.

TYPHLOPOIDEA (Typhlopidae)

Hypophyse symétrique par rapport à un plan sagittal, avec un lobe nerveux de très grande taille, situé en arrière du lobe distal; pas de lobe intermédiaire; peu

d'éléments indifférenciés dans le lobe distal, nombreuses et grandes cellules gonadotropes FSH et thyrotropes, cellules *alpha* rares et petites, à l'extrémité caudale seulement. Pancréas plus allongé que chez les Booidea et les Colubroidea; concentration nette, au pôle splénique, d'îlots de Langerhans de taille moyenne et de forme globuleuse.

LEPTOTYPHLOPOIDEA (Leptotyphlopidae)

Eminence médiane hypertrophiée, lobe nerveux presque atrophié, situé à côté du lobe distal; pas de lobe intermédiaire; cellules adénohypophysaires extrêmement petites et pauvres en grains de sécrétion, avec de gros noyaux turgescents et clairs; cellules *alpha* réparties dans tout le lobe distal. Pancréas comme les Typhlopidae, mais cellules B fusiformes.

BOOIDEA ET COLUBROIDEA

Lobe nerveux massif et globuleux, situé en position latéro-dorsale par rapport au lobe distal; lobe intermédiaire plus ou moins développé, largement uni au lobe distal; *pars terminalis* très développée; cellules adénohypophysaires beaucoup plus strictement localisées que chez les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae, éléments indifférenciés assez nombreux, cellules gonadotropes LH réagissant fortement à la fuchsine paraldéhyde; l'adaptation à la vie fouisseuse ne se traduit guère que par l'atrophie du lobe intermédiaire. Pancréas très massif; chez les Colubroidea seulement, interpénétration de tissu splénique et pancréatique.

Boidae

Lobe distal massif, en forme de poire; cellules intermédiaires cyanophiles, cellules gonadotropes LH assez peu nombreuses, amphophiles et réagissant à l'APS, cellules gonadotropes FSH retenant fortement la fuchsine paraldéhyde; nombreuses et petites cellules *alpha* cubiques; cellules X identiques aux cellules *alpha*. Îlots de Langerhans de taille extrêmement variable, les grands étant minoritaires; tendance peu nette à la concentration au pôle splénique du pancréas.

Colubridae, Elapidae et Hydrophidae

Lobe distal en forme de languette plus ou moins allongée (sauf chez *Acanthophis*); cellules intermédiaires érythrophiles, cellules gonadotropes LH très grandes et nombreuses, érythrophiles et ne réagissant pas à l'APS; cellules *alpha* nombreuses, petites et coniques ou lancéolées, cellules X un peu plus grandes que les cellules *alpha*, cellules thyrotropes

grandes et nombreuses. Concentration nette, au pôle splénique du pancréas, d'îlots de Langerhans parfois confluent, les grands étant majoritaires.

Viperidae et Crotalidae

Lobe distal en forme de poire; cellules intermédiaires et cellules gonadotropes LH comme les Boidae; cellules *alpha* nombreuses, grandes et cubiques; cellules X lancéolées, plus petites et moins chromophiles que les cellules *alpha*; cellules thyrotropes rares et petites. Concentration très nette, au pôle splénique du pancréas, d'îlots de Langerhans souvent confluent, presque tous de grande ou très grande taille; ces phénomènes sont encore plus accentués chez les Viperidae que chez les Crotalidae.

CROCODILIENS

Lobe nerveux massif, mais pénétré par le récessus infundibulaire, *pars tuberalis* peu atrophiée, lobe intermédiaire de grande taille, à petites cellules peu chromophiles, lobe distal ovoïde ou sphérique; cellules X beaucoup plus grandes et aussi nombreuses que les cellules *alpha*, nombreuses et grandes cellules gonadotropes LH érythrophiles et ne retenant pas les laques d'hématoxyline. Glande thyroïde impaire et globuleuse, marquée par un sillon longitudinal médian, située à la base du cou, près du péricarde. Surrénale massive, rétropéritonéale, placée un peu au-dessus du rein et composée d'une alternance de cordons interréniaux et de cordons adréniaux où les deux types cellulaires sont mélangés de façon irrégulière. Pancréas rubané; concentration nette, au pôle splénique, d'îlots de Langerhans non confluent, assez nombreux, de taille petite ou moyenne; les cellules A sont beaucoup plus nombreuses que les cellules B.

DISCUSSION

La morphologie comparée des glandes endocrines confirme le bien fondé de la division des Reptiles actuels en trois grands groupes: Chéloniens, Lépidosauriens et Crocodiliens. Ceci était aisément prévisible et ne présente pas un grand intérêt. Il convient toutefois de souligner le fait que la structure de la surrénale des Crocodiles est beaucoup plus proche de celle des Oiseaux que de celle des autres Reptiles.

Comme nous l'avons déjà noté à plusieurs reprises, les données concernant les Tortues sont peu nombreuses et seule la surrénale est assez bien connue. Apparemment, l'ordre est très homogène. Toutefois, chez l'unique représentant étudié du sous ordre des Pleurodires (*Pelomedusa subrufa*), le lobe nerveux apparaît beaucoup plus épais que chez les autres

Chéloniens et nettement lobulé. Ce fait, peut-être intéressant, demande à être confirmé chez d'autres spécimens et chez d'autres espèces.

Chez les Crocodyliens, aucun Gavialidae n'a été examiné. Les Crocodylidae (Crocodylinae et Alligatorinae) ne sont connus que par 4 espèces, appartenant aux genres *Crocodylus*, *Caiman* et *Alligator*. L'ensemble paraît très homogène et quelques différences observées dans la cytologie adénohypophysaire entre de jeunes spécimens de *Crocodylus niloticus* et de *Caiman crocodylus* demanderaient à être confirmées chez les adultes.

La sous classe des Lepidosauriens semble beaucoup moins homogène que les deux ordres précédents. En ce qui concerne la morphologie des glandes endocrines, il n'est pas possible d'opposer les Rhynchocéphales à l'ensemble des Squamates et ce sont, au contraire, les Ophidiens qui se différencient le plus nettement au sein des Lepidosauriens. Certes, le mode de contact hypothalamo-hypophysaire proximal très particulier de *Sphenodon punctatus*, ainsi que la présence d'une *pars tuberalis* peu atrophiée et quelques particularités cytologiques des îlots de Langerhans du pancréas, individualisent nettement cette espèce, mais presque tous les autres caractères la rapprochent surtout des Sauriens. Il convient également de noter que quelques tendances générales relevées chez les Lépidosauriens (séparation des deux catégories cellulaires du tissu adrénal, concentration des cellules à noradrénaline dans une couche dorsale, augmentation de taille et concentration des îlots de Langerhans au pôle splénique du pancréas), sont moins accentuées chez les Rhynchocéphales que chez les autres représentants de la sous classe.

Par la situation particulière de la thyroïde par rapport au cœur et par la proportion inhabituelle des cellules B dans les îlots de Langerhans, les Amphisbénieniens se différencient clairement parmi les Squamates; ils sont cependant plus proches des Sauriens que des Ophidiens. Enfin, en ce qui concerne ces derniers, le tableau récapitulatif fait nettement ressortir les nombreux caractères qui leur sont particuliers: lobe nerveux massif et plein, hypophyse dissymétrique, thyroïde impaire et sphérique située loin de la tête, forme ramassée du pancréas et, au contraire, forme très allongée de la surrénale.

A un niveau systématique inférieur, c'est l'hypophyse qui apporte le plus de renseignement utilisables mais, dans plusieurs cas, la forme des cellules interrénales, ainsi que la taille et la situation des îlots de Langerhans, fournissent également des données intéres-

santes. La morphologie de la thyroïde est constante chez les Serpents et, au contraire, varie chez les Lézards même à l'intérieur de chaque famille. Au total, l'ensemble des faits actuellement connus autorise un certain nombre de constatations.

Chez les Sauriens, un groupe Gekkota, incluant les Pygopodidae et les Xantusidae, s'individualise nettement. La forme particulière des cellules interrénales et la morphologie très caractéristique de l'hypophyse, remarquablement constante chez toutes les espèces étudiées, ne laissent place à aucun doute. Il convient, toutefois, de signaler la situation un peu à part de *Lialis* et il est probable que l'examen systématique de l'hypophyse chez toutes les espèces de Pygopodidae ne manquerait pas d'intérêt.

La situation est beaucoup moins favorable en ce qui concerne les Iguania et les Scincomorpha. La plupart des familles sont assez bien individualisées pour qu'il soit possible de les reconnaître sur une bonne préparation de l'hypophyse et la détermination va même jusqu'au genre dans le cas des *Anolis*. Mais les caractères communs entre les Iguania et les Lacertoidea sont nombreux. En ce qui concerne la cytologie adénohypophysaire, les Iguanidae et les Lacertoidea sont particulièrement proches, tandis que les Scincidae (et les Feylinidae, malgré les modifications dues à la vie fouisseuse) se différencient très nettement de cet ensemble, pour se rapprocher par certains côtés des Anguidae. La forme des cellules interrénales confirme ce constatation, mais non les caractères des îlots de Langerhans. En conclusion, l'étude de la morphologie comparée des glandes endocrines tend à confirmer les rapports qui existent entre les Iguanidae, les Chamaeleonidae et les Agamidae, suggère d'éventuels liens phylogéniques entre les Iguania et les Lacertoidea et, de façon très nette, individualise les Scincoidea. Les caractères qui séparent ces derniers des autres familles sont trop nombreux et trop importants pour n'avoir pas de signification phylogénique, mais les multiples ressemblances existant entre les Lacertoidea et les Iguanidae peuvent être dus à une évolution parallèle.

La position systématique des Anguimorpha est, depuis longtemps, l'objet de discussions. Du point de vue qui nous intéresse, l'infra-ordre est caractérisé par la présence d'un grand nombre de cellules interrénales particulières et par l'extrême dissémination de très petits îlots de Langerhans. Mais là s'arrêtent les structures communes. Car tous les caractères de l'hypophyse rapprochent de très près les Anguidae des Helodermatidae et, au contraire, attribuent une place tout à fait à part aux Varanidae. Ces deux

phénomènes sont d'une netteté qui ne laisse place à aucune possibilité d'erreur. D'autre part, la présence d'un très grand îlot de Langerhans juxta-splénique est propre aux Varanidae. Les ressemblances qui existent entre l'hypophyse des Scindidae et celle des Anguidae ou des Helodermatidae (forme du lobe intermédiaire, grande taille des cellules adénohypophysaires, rareté des éléments indifférenciés, présence de grands sinus sanguins dans la région caudale, caractères cytologiques, abondance, forme et localisation des cellules gonadotropes et thyrotropes) sont plus difficiles à interpréter, car il existe aussi quelques différences (petite taille des très nombreuses cellules *alpha*, grande taille et abondance relative des cellules X chez les Scincidae) qui, elles, rapprochent ces derniers des Lacertoidea et des Iguania. Il en est de même pour la localisation et la taille des îlots de Langerhans.

Chez les Amphisbénien, les travaux de GANS et LYNN (1965) sur la thyroïde tendent à confirmer l'individualisation de deux familles, celle des Amphisbaenidae dont les nombreuses espèces présentent des degrés variés d'évolution et celle des Trogonophidae, plus homogène et, dans l'ensemble, plus "primitive". L'examen de l'hypophyse de *Blanus cinereus* et de *Trogonophis wiegmanni* montre des différences cytologiques importantes entre ces deux espèces, en dépit d'une grande ressemblance anatomique due à la vie fouisseuse.

Plus peut-être qu'aucun autre groupe de Reptiles, les Ophiidiens posent de difficiles problèmes de classification. En ce qui concerne la morphologie des glandes endocrines, l'homogénéité de structure de la thyroïde et de la surrénale, ainsi que l'anatomie du pancréas, plaident en faveur de l'origine monophylétique de tous les Serpents actuels, Typhlopidae inclus. Toutefois, l'examen de l'hypophyse permet une analyse plus détaillée. Une adaptation très poussée à la vie fouisseuse a profondément modifié cet organe chez les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae: la selle turcique est très aplatie, le lobe intermédiaire n'existe plus et le lobe nerveux est situé sur le même plan horizontal que le lobe distal. Mais les phénomènes de convergence se limitent à cela et la structure fondamentale de l'hypophyse est profondément différente dans ces deux familles. Chez les Typhlopidae, le lobe nerveux est très développé et plein, mais situé en arrière du lobe distal, comme chez les Amphisbénien. Chez les Leptotyphlopidae, le lobe nerveux est réduit et placé à côté du lobe distal, l'éminence médiane est hypertrophiée et les cellules adénohypophysaires très particulières. Du point de

vue qui nous occupe, ces deux familles diffèrent autant l'une de l'autre qu'elles diffèrent des autres Serpents.

Chez les Booidea et les Colubroidea, l'anatomie de l'hypophyse est assez constante, avec un lobe nerveux situé en position dorso-latérale par rapport au lobe distal. Il convient simplement de signaler une tendance de la glande à être symétrique par rapport à un plan sagittal chez les Hydrophidae et certains Boidae, tandis qu'au contraire, chez les espèces fouisseuses relativement spécialisées comme *Atractaspis*, le lobe nerveux est devenu franchement latéral. Le lobe intermédiaire, toujours plus ou moins atrophié chez les espèces fouisseuses, est très inégalement développé chez les autres. Au contraire, la cytologie adénohypophysaire permet de distinguer nettement trois groupes: les Colubridae-Elapidae-Hydrophidae d'une part, les Viperidae-Crotalidae d'autre part, enfin les Boidae qui sont morphologiquement intermédiaires entre les deux groupes précédents. Malheureusement, aucune des petites familles ou sous-familles primitives ou spécialisées ne figure parmi le matériel étudié. Signalons toutefois que chez deux Colubridae malgaches (*Mimophis mahafalensis* et *Lycodryas* sp.) l'hypophyse se rapproche nettement des types Viperidae et Boidae. Bien qu'incomplètes, les données actuelles sur la cytologie adénohypophysaire tendent à confirmer l'hypothèse selon laquelle les Protéroglyphes dériveraient de Colubridae déjà "évolus", l'origine des Solénoglyphes étant à rechercher parmi un stock plus ancien, encore proche des Booidea. Nous verrons plus loin que la structure du pancréas endocrine apporte également des données intéressantes à ce sujet.

A de rares exceptions près, il n'existe pas, dans les glandes endocrines, de rapport entre la morphologie et la fonction, comme c'est le cas, par exemple, pour l'appareil de la morsure ou la locomotion. En conséquence, le plus souvent l'aspect des glandes endocrines peut suggérer des affinités entre certains groupes systématiques, mais il ne donne aucune indication sur le sens de l'évolution. Ceci représente à la fois des avantages, car il ne peut exister de phénomène de convergence fonctionnelle systématique, et des inconvénients, puisqu'entre deux familles voisines il est impossible de savoir laquelle est à l'origine de l'autre. De ce point de vue, la cytologie adénohypophysaire, à la fois très stable d'une espèce à l'autre et très différente dans beaucoup de lignées, représente un critère intéressant. Nous en avons largement usé.

Cependant, dans certains cas, il est possible de reconnaître des tendances nettement "évolutives". Nous avons déjà signalé, chez les Lépidosauriens, le phénomène de concentration des cellules à noradrénaline dans la région dorsale de la surrénale, concentration sensible chez *Sphenodon punctatus*, beaucoup plus accentuée chez les Squamates.

Un autre exemple, plus significatif, est fourni par la taille et la localisation des îlots de Langerhans du pancréas. Selon toute apparence, il existe dans les différentes lignées, à partir de types primitifs caractérisés par de très petits îlots endocrines dispersés dans tout l'organe, une tendance à l'augmentation de taille des îlots, à leur confluence et à leur concentration au pôle splénique, ces trois phénomènes évoluant de façon plus ou moins synchrone. Le type primitif ne subsiste que chez le Sphénodon, les Anguioidea et les Helodermatidae. D'après ce critère, les Gekkota, les Iguania et les Amphisbénien sont à un stade plus avancé, puis viennent, à peu près au même niveau, les Scincomorpha, les Typhlopidae, les Leptotyphlopidae, les Chéloniens et les Crocodiliens. L'évolution des Booidea et des Colubroidea est légèrement différente car, chez les Boidae, l'augmentation de taille des îlots, très irrégulière mais déjà supérieure à celle des Sauriens les plus évolués, précède la concentration. Les Colubridae, les Elapidae et les Hydrophidae se trouvent à un stade intermédiaire et l'évolution culmine nettement chez les Crotalidae et surtout chez les Viperidae. Le cas des Varanidae est particulier, puisqu'à côté de très petits îlots aussi dispersés que chez les autres Anguimorpha, il existe un très grand îlot juxta-splénique rappelant ceux des Solénoglyphes.

Un troisième caractère peut être pris en considération, c'est la taille des cellules. On sait, en effet, que d'une façon très générale celle-ci décroît nettement des Amphibiens aux Mammifères et aux Oiseaux, les Reptiles étant en position intermédiaire. Pour des raisons techniques évidentes, les érythrocytes représentent le matériel le plus adapté à cette étude, mais celle-ci a été tentée pour les cellules adénohypophysaires, en tenant compte, bien entendu, des dimensions relatives des différentes catégories cellulaires et de leur état fonctionnel. On constate que la taille est extrêmement constante chez les Tortues et les Crocodiles étudiés et se situe, dans les deux cas, à un niveau myen. Il n'en est pas de même chez les Lépidosauriens. Ces éléments sont, en moyenne, de très grande taille chez *Sphenodon punctatus*, les Anguidae, les Helodermatidae et un Scincidae (*Tiliqua scincoides*). Ils sont assez grands chez les autres

Scincidae, les Varamidae, les Boidae et les Colubroidea, de taille moyenne chez les Gekkota, les Chamaeleonidae et les Typhlopidae, de petite taille chez les Agamidae et les Amphisbénien, de très petite taille chez les Iguanidae, les Lacertoidea et les Leptotyphlopidae. Il convient également de noter que la taille des cellules adénohypophysaires est plus petite chez les Feylinidae que chez les Scincidae et chez les Anniellidae que chez les Anguidae. Les caractères cytologiques étant identiques dans chacun de ces deux groupes, il est possible que la diminution de taille des cellules soit aussi une tendance fréquente chez les fousseurs.

Ces différentes tendances confirment toutes le caractère "primitif" des Rhynchocéphales, des Anguidae et des Helodermatidae et accordent une place moyenne aux Chéloniens et aux Crocodiliens. Pour les autres Reptiles, leur interprétation n'est pas univoque. L'évolution des îlots de Langerhans du pancréas est nettement plus avancée chez les Colubroidea que chez n'importe quel Saurien, alors que la taille des cellules adénohypophysaires placerait les Iguanidae et les Lacertoidea au rang des Reptiles les plus évolués.

Ainsi que nous l'avons déjà dit, le mode de vie ou des particularités physiologiques n'exercent guère d'influence appréciable sur la morphologie des glandes endocrines. Les exceptions connues sont les modifications qu'apporte la vie fousseuse à la structure de l'hypophyse, ainsi que les rapports qui existent entre le lobe intermédiaire et l'aptitude au contrôle des chromatophores, d'une part, le pourcentage des cellules A et B du pancréas endocrine et la glycorégulation, d'autre part.

Des raisons mécaniques évidentes déterminent un aplatissement plus ou moins marqué de l'hypophyse et de la selle turcique chez les espèces fousseuses. Le lobe nerveux se trouve ainsi déplacé, soit à côté (Anniellidae, Leptotyphlopidae, *Atractaspis*), soit en arrière du lobe distal dans lequel la tige pituitaire est plus ou moins encastrée (Feylinidae, Amphisbénien, Typhlopidae). Il est intéressant de noter que, chez tous les Booidea et Colubroidea, l'hypophyse est proche du type fousseur à lobe nerveux latéral, ce phénomène étant toutefois beaucoup moins accentué chez les quelques Hydrophidae et grands Boidae plus ou moins arboricoles qui ont été examinés de ce point de vue. Le lobe intermédiaire est toujours atrophié chez les espèces fousseuses; sa disparition complète chez les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae démontre l'extrême spécialisation de ces deux

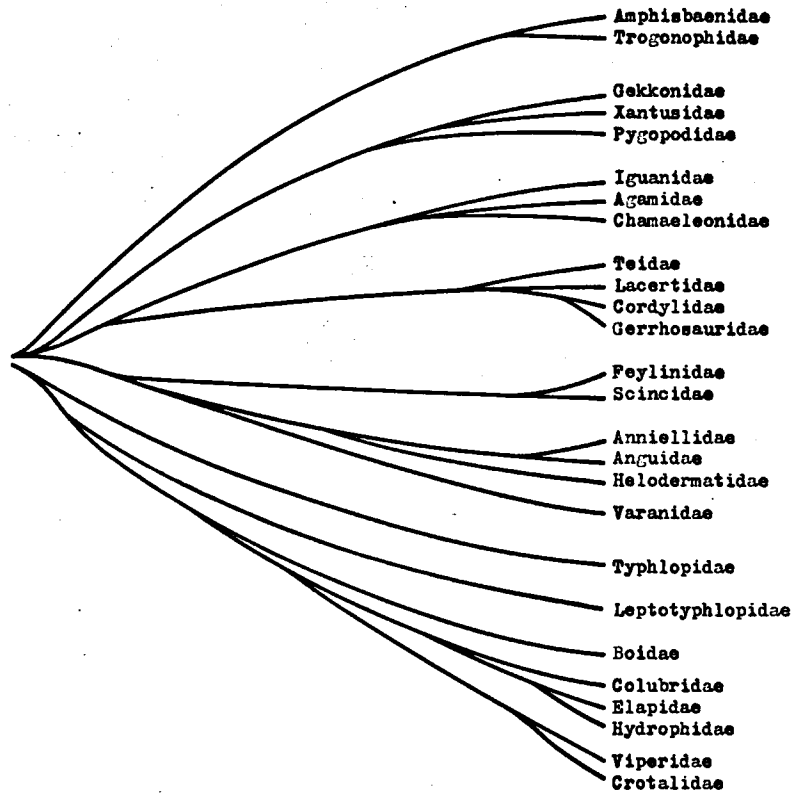


Fig. 3. Schéma hypothétique de la phylogénie des Squamates, d'après la morphologie comparée des glandes endocrines.

groupes. Enfin, les différentes catégories de cellules adénohypophysaires tendent à être plus petites et moins bien localisées chez les espèces fouisseuses.

Tous les Reptiles capables de changer rapidement de couleur ont un lobe intermédiaire hypertrophié, mais l'inverse n'est pas vrai comme le montre le grand développement de cet organe chez *Sphenodon punctatus*, certains Gekkota comme *Lialis burtonis*, de nombreux Serpents et les Crocodiles. Une discussion détaillée de ce phénomène sortirait du cadre de cet article. Notons simplement qu'un organe bien développé peut être constitué de cellules physiologiquement peu actives (c'est probablement le cas chez les Crocodiliens) et que des cellules glandulaires visiblement fonctionnelles peuvent être sans effet par suite d'une carence des récepteurs, hypothèse qui nous semble la plus probable en ce qui concerne de nombreux Lépidosauriens.

La très forte résistance des Reptiles à l'insuline a été mise en rapport avec le pourcentage élevé des cellules A dans les îlots de Langerhans de ces ani-

maux. Il serait très intéressant de savoir comment se comportent les Amphisbénien, chez lesquels ce sont les cellules B qui dominent largement. Malheureusement, à notre connaissance, il n'existe aucune donnée sur ce sujet.

CONCLUSIONS

En ce qui concerne la phylogénie et la classification des Reptiles, la morphologie comparée des glandes endocrines n'est certainement pas le critère le plus commode, ni le plus sûr. De plus, bien des familles n'ont pas encore été étudiées, ou ne sont connues que par un très petit nombre d'espèces. Cependant, les données actuelles fournissent déjà un certain nombre d'indications qui demandent, certes, à être confirmées par d'autres méthodes, mais ne sont pas dépourvues d'intérêt.

Dans beaucoup de cas, l'étude de la morphologie comparée des glandes endocrines confirme des faits bien connus. C'est ainsi que les Chéloniens d'une part, les Crocodiliens d'autre part, apparaissent

comme deux groupes à la fois homogènes et bien caractérisés, les derniers ayant toutefois quelques traits qui rappellent les Oiseaux. Les Lépidosauriens sont beaucoup plus hétérogènes; les Rhynchocéphales présentent de nombreux caractères "primitifs", mais ressemblent surtout aux Sauriens; les Ophidiens (Typhlopidae inclus) diffèrent nettement des autres Lépidosauriens, tandis que les Amphisbénien, bien que proches des Sauriens, méritent d'être individualisés.

A un niveau systématique inférieur, la majorité des indications sont dues aux variations de la structure de l'hypophyse. Dans la faible mesure où l'on peut faire confiance à un petit nombre de critères, les données actuelles conduiraient à:

— Confirmer l'existence d'une lignée Gekkota, bien individualisée et incluant les Xantusidae et les Pygopodidae.

— Remettre en question l'existence de l'infra-ordre des Scincomorpha, tel qu'il est actuellement constitué, car les Lacertoidea présentent plus de points communs avec les Iguanidae qu'avec les Scincidae, ces derniers étant, par certains caractères, plus proches des Anguidae.

— Placer les Helodermatidae au voisinage immédiat des Anguidae, dans la superfamille des Anguioidea, les Varanidae représentant, à eux seuls, au moins une superfamille distincte.

— Placer les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae dans deux infra-ordres différents.

— Rassembler les Booidea et les Colubroidea dans le même infra-ordre.

— Individualiser, au sein des Colubroidea, deux lignées bien distinctes, l'une comprenant les Colubridae, les Elapidae et les Hydrophidae, l'autre les Viperidae et les Crotalidae.

BIBLIOGRAPHIE

- GABE, M., 1968: Contribution à l'histologie du pancréas endocrine des Reptiles. Z. Zellforsch. (sous presses).
 — Traité de Zoologie, T. XIV, Reptiles, chapitre "Pan-créas". Masson, Paris. (sous presses).
 GABE, M., M. MARTOJA et H. SAINT GIRONS, 1964: Etat actuel des connaissances sur la glande surrénale des Reptiles. Ann. Biol. 3, 303-376.
 GABE, M. et H. SAINT GIRONS, 1964: Contribution à l'histologie de *Sphenodon punctatus* Gray. Editions du C. N.R.S., Paris, 151 p.
 — Traité de Zoologie, T. XIV, Reptiles, chapitre "Thyroïde". Masson, Paris. (sous presses).
 GANS, C. et W. G. LYNN, 1965: Comments on the thyroid structure of some acrodont amphisbaenids, with remarks on their systematic status. Herpetologica 21, 23-26.
 HEBARD, W. B. et H. A. CHARIPPER, 1955: A comparative study of the morphology and histochemistry of the reptilian adrenal gland. Zoologica, New York, 40, 101-123.
 LYNN, W. G. et L. A. KOMOROWSKY, 1957a: The morphology of the thyroid gland in Lizards of the families Pygopodidae and Amphisbaenidae. Herpetologica 13, 163-172.
 LYNN, W. G., A. M. FITZPATRICK et M. KELLY, 1966a: Thyroid morphology in lizards of the families Lacertidae and Teiidae. Herpetologica 22, 71-75.
 LYNN, W. G., L. A. KOMOROWSKY et G. A. WALSH, 1957b: The morphology of the thyroid gland in the Lacertilia. Herpetologica 13, 157-162.
 LYNN, W. G., M. C. O'BRIEN et P. HERHENREADER, 1966b: Thyroid morphology in lizards of the families Iguanidae and Agamidae. Herpetologica 22, 90-93.
 SAINT GIRONS, H., 1967: Morphologie comparée de l'hypophyse chez les Squamata: données complémentaires et apport à la phylogénie des Reptiles. Ann. Sci. Nat., Zool., 9, 229-308.
 — Traité de Zoologie, T. XIV, Reptiles, chapitre "Hypophyse", Masson, Paris (sous presses).
 THOMAS, T. B., 1942: The pancreas of snakes. Anat. Rec. 82, 327-339.

	Hypophyse	Thyroïde	Surrénale	Pancréas		Hypophyse	Thyroïde	Surrénale	Pancréas
ANAPSIDA					<i>Scincoidea</i>				
CHELONIA					Scincidae	12	6	9	4
CRYPTODIRA					Feylinidae	1	2	1	1
<i>Testudinoidea</i>					ANGUIMORPHA				
Testudinidae	2	2	3	1	<i>Anguioidea</i>				
Emydidae	4	4	5	2	Anguidae	3	4	5	4
Chelydridae	—	—	1	—	Anniellidae	1	1	1	1
Kinosternidae	—	—	2	—	Xenosauridae	—	1	—	—
<i>Chelonioidea</i>					Shinisauridae	—	1	—	—
Chelonidae	—	—	3	—	<i>Varanoidea</i>				
<i>Trionychoidea</i>					Varanidae	2	3	4	2
Trionychidae	—	—	1	—	Helodermatidae	1	1	1	1
PLEURODIRA					AMPHISBAENIA				
Pelomedusidae	1	1	1	—	Amphisbaenidae	1	13	1	1
LEPIDOSAURIA					Trogonophidae	1	5	1	—
RHYNCHOCEPHALIA					OPHIDIA (SERPENTES)				
Sphenodontidae	1	1	1	1	<i>Typhlopoidea</i>				
SQUAMATA					Typhlopidae	3	2	2	2
SAURIA					<i>Leptotyphlopoidea</i>				
GEKKOTA					Leptotyphlopidae	1	1	2	1
Gekkonidae	10	9	9	5	<i>Booidea</i>				
Pygopodidae	2	3	2	2	Boidae	5	5	5	4
Xantusidae	2	2	2	1	<i>Colubroidea</i>				
IGUANIA					Colubridae	13	12	13	7
Iguanidae	15	73	9	6	Elapidae	9	5	6	3
Agamidae	9	53	7	4	Hydrophidae	3	2	3	2
Chamaeleonidae	3	2	3	2	Viperidae	6	6	4	4
SCINCOMORPHA					Crotalidae	2	2	2	4
<i>Lacertoidea</i>					ARCHOSAURIA				
Lacertidae	9	66	10	4	CROCODILIA				
Teidae	2	52	3	2	EUSUCHIA				
Cordylidae	2	2	2	2	Crocodylidae	4	2	3	3
Gerrhosauridae	1	1	1	1					

Tableau I: *Liste du matériel étudié.*

(Pour faciliter la lecture du tableau, nous y avons fait figurer un certain nombre de familles souvent considérées comme de simples sous-familles. Il ne s'agit pas là d'une prise de position personnelle).

	2 lobes latéraux complètement séparés	2 lobes latéraux réunis par un isthme	Impaire, allongée transver- salement	Impaire ovoïde ou sphérique	Impaire, allongée longitudi- nalement
Sphenodontidae		1			
Gekkonidae	1	5	1	1	
Pygopodidae		1		2	
Xantusidae			1		
Iguanidae	21	33	19		
Agamidae	33	16	4		
Chamaeleonidae			2		
Lacertidae			66		
Teiidae	8	32	12		
Cordylidae		1	1		
Gerrhosauridae			1		
Scincidae			6		
Feylinidae		1		1	
Anguidae	2	1	1		
Anniellidae				1	
Xenosauridae			1		
Shinisauridae		1			
Varanidae	2				
Helodermatidae	1				
Amphisbaenidae	12	1			
Trogonophidae		1			3
Typhlopidae				2	
Leptotyphlopidae				1	
Boidae				5	
Colubridae				12	
Elapidae				5	
Hydrophidae				2	
Viperidae				6	
Crotalidae				2	

Tableau II: Forme de la thyroïde chez les Lépidosauriens, d'après Lynn et coll., complété pour les Rhynchocéphales et les Ophiidiens. Les chiffres correspondent au nombre d'espèces, pour chaque famille et pour chaque type structural.