

LES AMPHIBIENS ET LES REPTILES DES COUCHES DU PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR ANCIEN DU GISEMENT D'ARTENAC (CHARENTE, FRANCE)



Hugues-Alexandre BLAIN* et Salvador BAILON*

RÉSUMÉ

Les couches, rapportées au Pléistocène supérieur ancien (Paléolithique moyen) du gisement d'Artenac, ont livré d'abondants ensembles lithiques et faunistiques ainsi que deux fragments crâniens néandertaliens. La faune comporte les amphibiens et les reptiles suivants : *Salamandra salamandra* (Salamandridae), *Pelobates cf. fuscus* (Pelobatidae), *Pelodytes punctatus* (Pelodytidae), *Bufo bufo* et *B. calamita* (Bufonidae), *Rana temporaria* (Ranidae), *Lacerta cf. viridis* et plusieurs taxons de petits lacertidés (Lacertidae), *Anguis fragilis* (Anguidae), cf. *Coluber viridiflavus*, *Coronella austriaca* (Colubridae) et *Vipera aspis* (Viperidae). Cette faune d'amphibiens et de reptiles, dans son ensemble, pourrait être contemporaine de conditions climatiques plus fraîches et plus humides que celles qui règnent actuellement. La présence du pélobate brun indique un climat à caractère plus continental atténué toutefois par la présence de taxons plus thermophiles. Le paléoenvironnement montre un milieu relativement ouvert en mosaïque avec des prairies humides et des espaces forestiers de feuillus et de conifères. Les proportions et la distribution des taxons dans la séquence stratigraphique permettent d'émettre des hypothèses concernant des variations climatiques mineures.

Mots-clés : Systématique, amphibiens, reptiles, Charente, Pléistocène supérieur ancien, paléoclimat, paléoenvironnement, paléobiogéographie.

ABSTRACT

AMPHIBIANS AND REPTILES IN THE EARLY UPPER PLEISTOCENE LAYERS OF ARTENAC (CHARENTE, FRANCE)

The layers, allocated to the Early Upper Pleistocene (Middle Palaeolithic) of Artenac, contain abundant lithic and bone assemblages, as well as two Neanderthal skull fragments. The amphibians and reptiles fauna consist of : *Salamandra salamandra* (Salamandridae), *Pelobates cf. fuscus* (Pelobatidae), *Pelodytes punctatus* (Pelodytidae), *Bufo bufo* and *B. calamita* (Bufonidae), *Rana temporaria* (Ranidae), *Lacerta cf. viridis* and few taxa of small lacertids (Lacertidae), *Anguis fragilis* (Anguidae), cf. *Coluber viridiflavus*, *Coronella austriaca* (Colubridae) and *Vipera aspis* (Viperidae). The herpetofauna may be contemporaneous of coolest and moistest temperate climatic conditions, and shows a relatively opened environment of mosaic pattern, with damp meadow and forest areas broad-leaved trees and conifers. *P. fuscus* underlines continental climatic conditions mitigate by the occurrence of thermophile species. Proportion and distribution of the species in the stratigraphical sequence allows hypothesis concerning minor climatic variations to be advanced.

Key-words : Systematic, Amphibians, Reptiles, Charente, Early Upper Pleistocene, Paleoclimate, Paleoenvironment, Paleobiogeography.

INTRODUCTION

En archéologie et en préhistoire, les études cherchent à définir les interrelations entre une culture et le milieu naturel dans lequel elle se développe : l'homme étant considéré comme partie d'un écosystème. Les amphibiens et les reptiles, qui sont eux aussi des constituants de l'écosystème, peuvent apporter d'importantes informations sur le paléoenvironnement et ainsi contribuer,

au même titre que les grands mammifères et/ou les micromammifères, à la reconstitution du milieu dans lequel vivait l'homme au Quaternaire.

Cette étude s'insère donc naturellement dans la continuité de l'étude des faunes et permet de confirmer un certain nombre de données sur les paléoenvironnements et les paléoclimats de cette région durant le Pléistocène supérieur ancien (Meignen *et al.*, 1977 ; Delagnes *et al.*, 1999 ; Blain, 2001).

* Laboratoire Départemental de Préhistoire du Lazaret, UMR 6569, 33bis, boulevard Franck Pilatte, 06300 NICE, France. hablain@lazaret.unice.fr

I - CONTEXTE GÉOLOGIQUE

Le gisement d'Artenac (Charente) est situé au Nord du Bassin aquitain, à une vingtaine de kilomètres au Nord-Est d'Angoulême, sur la commune de Saint-Mary (lieu-dit Les Boissières). Il borde la vallée de la Bonnieure, petite rivière affluent de la Tardoire (fig. 1).

Le site a été révélé par une carrière exploitant les calcaires de l'Oxfordien moyen, qui a entamé les dépôts et dégagé une coupe perpendiculaire à l'axe de la cavité sur une vingtaine de mètres de hauteur.

Deux entités stratigraphiques ont été distinguées sur le front d'exploitation de la carrière orientée SW-NE (fig. 2 ; Delagnes *et al.*, 1999) :

- une partie inférieure, épaisse de plus de 13 m, attribuée au Pléistocène moyen (couches numérotées de I à V, de bas en haut) ;

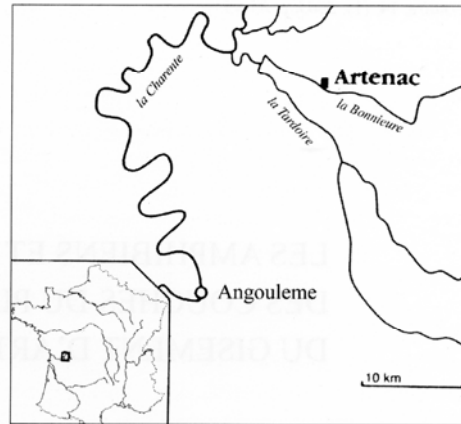


Fig. 1 : Localisation géographique du site d'Artenac (d'après Delagnes *et al.*, 1999, modifié).

Fig. 1 : Geographical location of Artenac (after Delagnes *et al.*, 1999, modified).

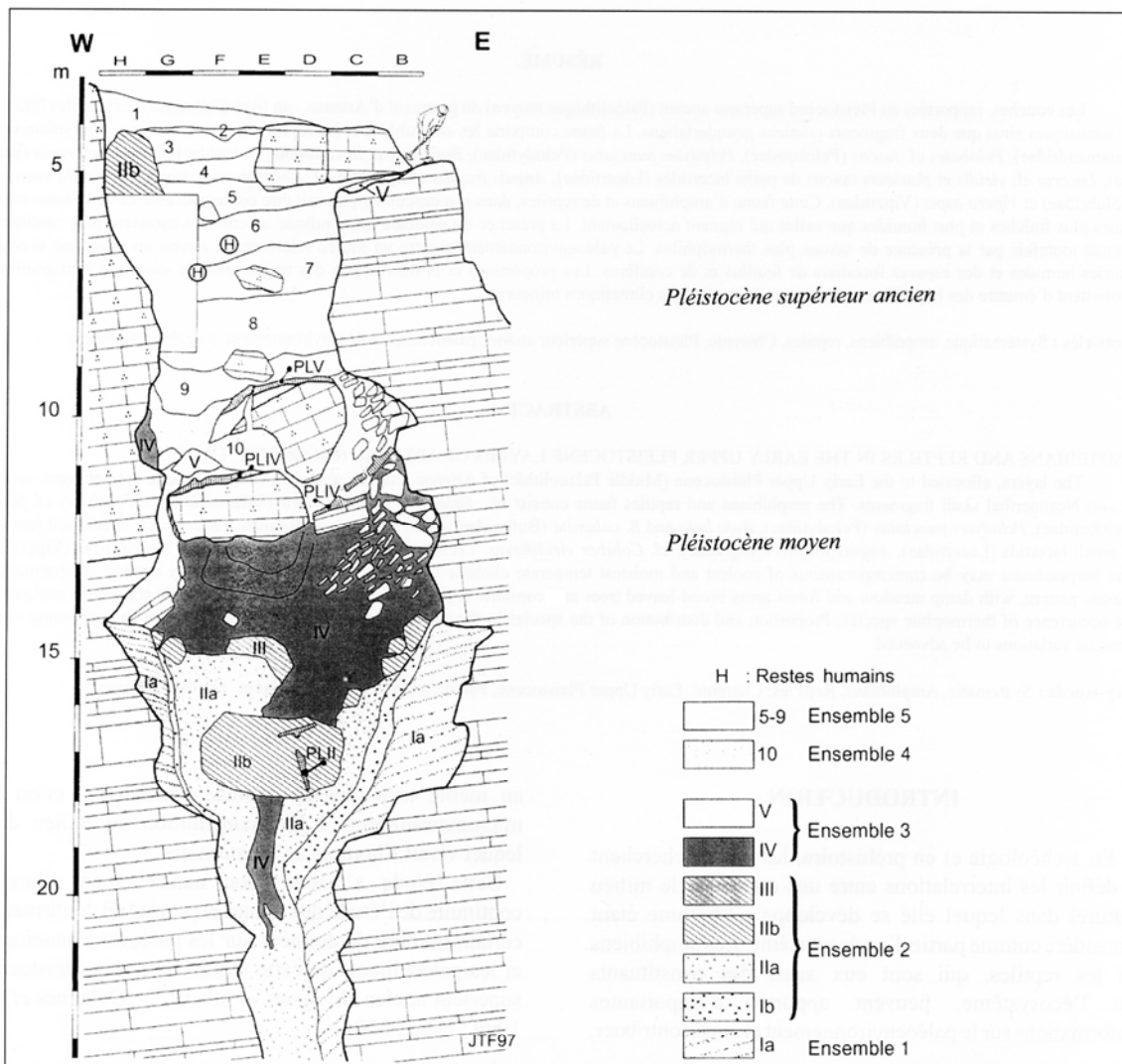


Fig. 2 : Coupe stratigraphique simplifiée du site d'Artenac (dessin J.-F. Tournepiche, d'après Delagnes *et al.*, 1999). Pléistocène moyen : Couches I à V (13 m) ; Pléistocène supérieur ancien : Couches 10 à 5 (7 m) ; Couche 10 : Argiles et brèches à coprolithes fonctionnant comme un repaire de Hyènes ; Couches 9 à 5 : Argiles limono-sableuses à cailloux caractérisées par des séjours humains multiples.

Fig. 2 : Simplified stratigraphy of Artenac (drawing J.-F. Tournepiche, after Delagnes *et al.*, 1999). Middle Pleistocene : layers I to V ; Early Upper Pleistocene : layers 10 to 5 ; Layer 10 : Clays and breccia with coprolithes working as Hyena's den ; Layers 9 to 5 : Silty-sandy clays with stones characterised by numerous human artefacts.

- une partie supérieure, s'étageant sur près de 7 m, dont les couches sub-horizontales sont rapportées au Pléistocène supérieur ancien (couches numérotées de haut en bas, de 5 à 10).

Les couches du Pléistocène supérieur peuvent être séparées en 2 ensembles sédimentaires :

- un premier ensemble (couche 10) est composé d'argiles et de brèches à coprolithes reposant sur une surface d'érosion et de démantèlement. Les accumulations osseuses sont caractéristiques d'un repaire de Hyènes (Delagnes *et al.*, 1999).

- un deuxième ensemble (couches 9 à 5) est composé d'argiles limono-sableuses à cailloux. Il est caractérisé par des séjours humains multiples, attestées par des ensembles lithiques abondants (Delagnes *et al.*, 1999).

Le présent travail englobe la totalité des couches du Pléistocène supérieur ancien et constitue une étude de la totalité du matériel récolté pendant les saisons de fouille 1993 à 2001.

II - ÉTUDE PALÉONTOLOGIQUE

Un total de 4842 ossements dont 3985 éléments rapportés aux amphibiens (soit 82,29 %) et 857 aux reptiles (soit 17,71 %), a été récolté dans les couches du Pléistocène supérieur ancien (Paléolithique moyen) d'Artenac.

La liste des taxons déterminés tout comme le nombre de restes (NR) attribués à chacun d'entre eux par couche stratigraphique sont indiqués dans les tableaux 1 et 2.

AMPHIBIENS

CAUDATA Oppel, 1811

Famille SALAMANDRIDAE Gray, 1825

Salamandra salamandra LINNÉ, 1758 (fig. 3)

Les Salamandridés sont représentés par 2 vertèbres dorsales, 2 vertèbres post-sacrées et 1 vertèbre caudale. Ces vertèbres sont opisthocœles. Chez *S. salamandra*, l'arc neural de la vertèbre est aplati dorso-ventralement et la neurépine est longue, mince et basse (Sanchiz et Mlynarski, 1979 ; Estes, 1981). Les vertèbres post-sacrées sont légèrement plus courtes et relativement plus larges que les vertèbres de la région dorsale. Les supports costaux sont simples et faiblement aplatis dorso-ventralement. La vertèbre caudale (proprement dite) est caractérisée par la présence d'hémapophyses fusionnées à la surface ventrale du centrum. Les processus transverses sont réduits à une petite lame latérale. L'allongement vertébral relativement important de la vertèbre caudale suggère une position antérieure parmi les vertèbres caudales.

La salamandre est actuellement présente dans la région d'Artenac, où elle fréquente les régions boisées humides (Castanet et Guyétant, 1989 ; Gasc *et al.*, 1997 ; Indélicato et Aliphath, 2000).

ANURA Rafinesque, 1815

Les restes d'anoures représentent la majeure partie du matériel (3980 restes). Parmi ceux-ci, 311 (7,8 %)

| Amphibiens | C10 | C9 | C8/9 | C8 | C7 | C6/7 | C6 | Remanié | NR |
|------------------------------|-----|----|------|------|-----|------|-----|---------|------|
| <i>Salamandra salamandra</i> | | | | 5 | | | | | 5 |
| <i>Pelobates cf. fuscus</i> | | | | 4 | 1 | 2 | 2 | | 9 |
| <i>Pelodytes punctatus</i> | | | | 73 | | | 4 | | 77 |
| <i>Bufo bufo</i> | 1 | 1 | 1 | 119 | 8 | 4 | 30 | 5 | 170 |
| <i>Bufo calamita</i> | 6 | 23 | | 1951 | 107 | 135 | 196 | 8 | 2426 |
| <i>Bufo</i> sp. | 4 | 2 | | 274 | 27 | 9 | 50 | 5 | 371 |
| <i>Rana temporaria</i> | 2 | 10 | | 284 | 49 | 38 | 97 | 3 | 483 |
| <i>Rana</i> sp. | 1 | 6 | | 81 | 9 | 18 | 17 | 1 | 133 |
| Anoures indet. | 3 | 9 | | 160 | 27 | 42 | 70 | | 311 |
| TOTAL | 17 | 51 | 1 | 2951 | 229 | 248 | 466 | 22 | 3985 |

Tab. 1 : Distribution des amphibiens dans les niveaux d'Artenac (en Nombre de Restes).

Tab. 1 : Distribution of amphibians in the layers of Artenac (in NISP).

| Lacertilia | C10 | C9 | C8/9 | C8 | C7 | C6/7 | C6 | Remanié | NR |
|---------------------------------|-----|----|------|-----|----|------|----|---------|-----|
| <i>Lacerta cf. viridis</i> | | | | 19 | | | | | 19 |
| <i>Podarcis-Lacerta</i> s.str. | | 1 | | 71 | 5 | | 7 | | 84 |
| Lacertidae s.l. | | 2 | | 398 | 2 | 1 | 3 | 2 | 408 |
| <i>Anguis fragilis</i> | | | | 200 | 3 | | | | 203 |
| Serpentes | | | | | | | | | |
| cf. <i>Coluber viridiflavus</i> | | | | | 1 | | | | 1 |
| <i>Coronella austriaca</i> | | | | 22 | | | | | 22 |
| "Colubriné" | | | | 6 | | | | | 6 |
| <i>Vipera aspis</i> | 53 | | | 53 | 1 | 2 | 5 | | 114 |
| TOTAL | 53 | 3 | | 769 | 12 | 3 | 15 | 2 | 857 |

Tab. 2 : Distribution des reptiles dans les niveaux d'Artenac (en Nombre de Restes).

Tab. 2 : Distribution of reptiles in the layers of Artenac (in NISP).

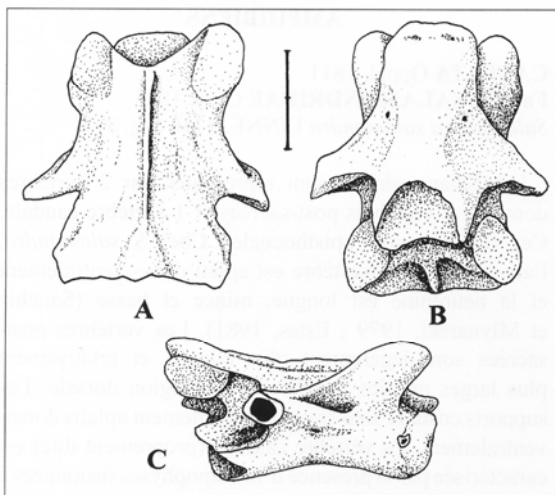


Fig. 3 : *Salamandra salamandra*, A, B et C : Vertèbre post-sacrée, A 00003, vues dorsale, ventrale et latérale droite. Echelle = 2 mm.
Fig. 3 : *Salamandra salamandra*, A, B and C : post-sacral vertebra, A 00003, dorsal, ventral and right-lateral views. Scale = 2 mm.

principalement des os du carpe, du tarse et des phalanges ont été déterminés seulement au niveau de l'ordre.

Famille PELOBATIDAE Bonaparte, 1850

Pelobates cf. *fuscus* (LAURENTI, 1768) (fig. 4, A-C)

Un total de 9 restes montre les caractères typiques du genre *Pelobates*. Parmi ceux-ci soulignons l'existence de vertèbres procoeles, avec un arc neural long qui porte une neurépine basse et prolongée postérieurement en une pointe postérieure longue et présentant un cotyle et un condyle petits. La scapula possède une apophyse glénoïde partiellement cachée par l'apophyse acromiale,

et la surface d'articulation avec l'humérus s'étend sur l'apophyse glénoïde et sur le bord postérieur de l'apophyse acromiale. L'urostyle est dépourvu d'apophyses transverses, a une crête neurale très réduite et possède un seul cotyle d'articulation avec la vertèbre sacrée. L'humérus possède une diaphyse courbe et robuste, montrant une crête paraventrals. Le condyle sphérique est déplacé vers l'extérieur et la fosse cubitale est ouverte du côté radial. Enfin, l'ilion est dépourvu d'aile dorsale et de tubérosité supérieure et présente, en vue médiale, une surface d'articulation interiliaque striée (Rage, 1974 ; Bailon, 1999a).

L'absence d'éléments crâniens n'a pas permis une attribution spécifique certaine. La présence sur la scapula d'un bord ventral de l'apophyse acromiale droit et d'une crête antérieure légèrement plus développée que chez *P. cultripes* (Bailon, 1991), et la faible striation existante sur la surface d'articulation interiliaque, a permis de rapprocher le matériel fossile de *P. fuscus*.

Actuellement, le pélobate brun est représenté en France, dans les régions du Nord-Est et par une population isolée dans l'Indre. Assez inféodé au réseau hydrographique, il vit enfoui dans les terrains meubles.

Famille PELODYTIDAE Bonaparte, 1850

Pelodytes punctatus DAUDIN, 1803 (fig. 4, D-F)

Le péloodyte ponctué (*P. punctatus*) est représenté dans le gisement par 77 éléments squelettiques. Parmi ceux-ci, les vertèbres, les humérus et les ilions permettent une détermination aisée de l'espèce.

Les vertèbres dorsales sont procoeles et de petite taille, avec un arc neural modérément long, à surface dorsale convexe, et dépourvu de neurépine. Le cotyle et le condyle sont petits et aplatis dorso-ventralement

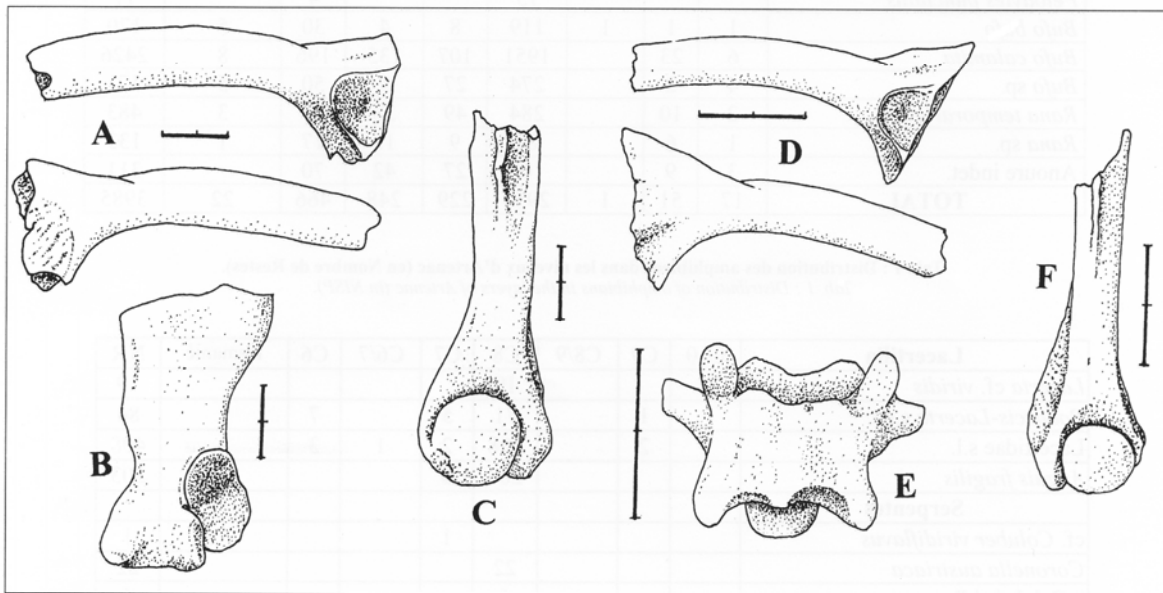


Fig. 4 : *Pelobates* cf. *fuscus*, A : Ilium gauche, A 00011, vues latérale et médiale ; B : Scapula gauche, A 00006, vue dorsale ; C : Humérus droit, A 00010, vue ventrale. *Pelodytes punctatus*, D : Ilium gauche, A 00076, vues latérale et médiale ; E : Vertèbre dorsale, A 00015, vue dorsale ; F : Humérus gauche de mâle, A 00027, vue ventrale. Echelle = 2 mm.

Fig. 4 : *Pelobates* cf. *fuscus*, A : A 00011, lateral and medial view ; B : left scapula, A 00006, dorsal view ; C : right humerus, A 00010, ventral view. *Pelodytes punctatus*, D : left ilium, A 00076, lateral and medial views ; E : trunk vertebra, A 00015, dorsal view ; F : left male humerus, A 00027, ventral view. Scale = 2 mm.

et les apophyses transverses des vertèbres présacrées sont grêles et se fixent juste sous les prézygapophyses. L'humérus possède une diaphyse droite et mince qui porte une crête ventrale et une crête paraventrals, le condyle est sphérique et légèrement déplacé vers l'extérieur, la fosse cubitale est ouverte du côté radial et la crête radiale est généralement bien développée. L'ilion manque d'aile dorsale sur la branche antérieure et de tubérosité supérieure.

Le péloxyde ponctué est une espèce franco-ibérique et méditerranéenne occidentale, qui évite les massifs montagneux. Il se trouve principalement dans les régions rocaillieuses ou sableuses, au voisinage de l'eau.

Famille BUFONIDAE Gray, 1825

Bufo bufo LINNÉ, 1758 (fig. 5, A-C)

Bufo calamita LAURENTI, 1768 (fig. 5, D-G)

Un peu moins de trois mille restes osseux ont été attribués au genre *Bufo* : 170 à l'espèce *B. bufo*, 2426 à *B. calamita* et 371 à *Bufo* sp.

L'attribution spécifique est basée sur les critères de détermination établis par Sanchiz (1977) ; Bailon et Hossini (1990), Bailon (1991 et 1999a) et Ratnikov (2001). Nous reprenons ici les éléments les plus caractéristiques.

Le sphénethmoïde est légèrement plus long que large et présente, chez *B. calamita*, un épaississement (" *sella amplificans* ") sur le plancher de chaque chambre antérieure qui n'existe pas chez *B. bufo*.

La vertèbre sacrée de *Bufo* est procoele, avec deux condyles postérieurs et des apophyses sacrées aplaties

dorso-ventralement et modérément étendues. A la base de chaque apophyse sacrée existe, chez *B. calamita*, une petite fosse dorsale, ouverte latéralement et postérieurement, qui est absente chez *B. bufo*. De plus, les vertèbres sacrées appartenant à *B. calamita* présentent des condyles d'articulation avec l'urostyle partiellement fusionnés l'un à l'autre, alors que chez les vertèbres sacrées de *B. bufo*, ils sont bien distincts.

L'urostyle est dépourvu d'apophyses transverses et se caractérise par la présence de deux cotyles d'articulation avec la vertèbre sacrée légèrement étirés transversalement et une crête neurale modérément haute. Chez *B. calamita*, le canal neural de l'urostyle est élargi à sa base et présente une forme d'ogive, et les cotyles d'articulation avec la vertèbre sacrée sont partiellement soudés médialement. Chez *B. bufo*, le canal neural est plus étroit et plus haut et les cotyles d'articulation sont bien individualisés.

La scapula est allongée, avec un bord antérieur sinueux et une apophyse glénoïde robuste et détachée de l'os. Chez *B. calamita*, la scapula se caractérise par la présence d'une fosse supra-glénoïdale, absente chez *B. bufo*.

L'humérus possède une diaphyse plus droite chez *B. bufo* que chez *B. calamita*, le condyle est déplacé du côté externe chez les deux espèces et l'ensemble formé par le condyle et les épicondyles est nettement plus développé chez *B. calamita* que chez *B. bufo*.

L'ilion n'a pas d'aile dorsale, la tubérosité supérieure est basse et avec une limite dorsale arrondie chez *B. bufo*, tandis que chez *B. calamita* elle est en pointe. Généralement, chez cette dernière espèce, la branche antérieure possède une excroissance latéro-ventrale (" lame calamite ") absente chez *B. bufo*.

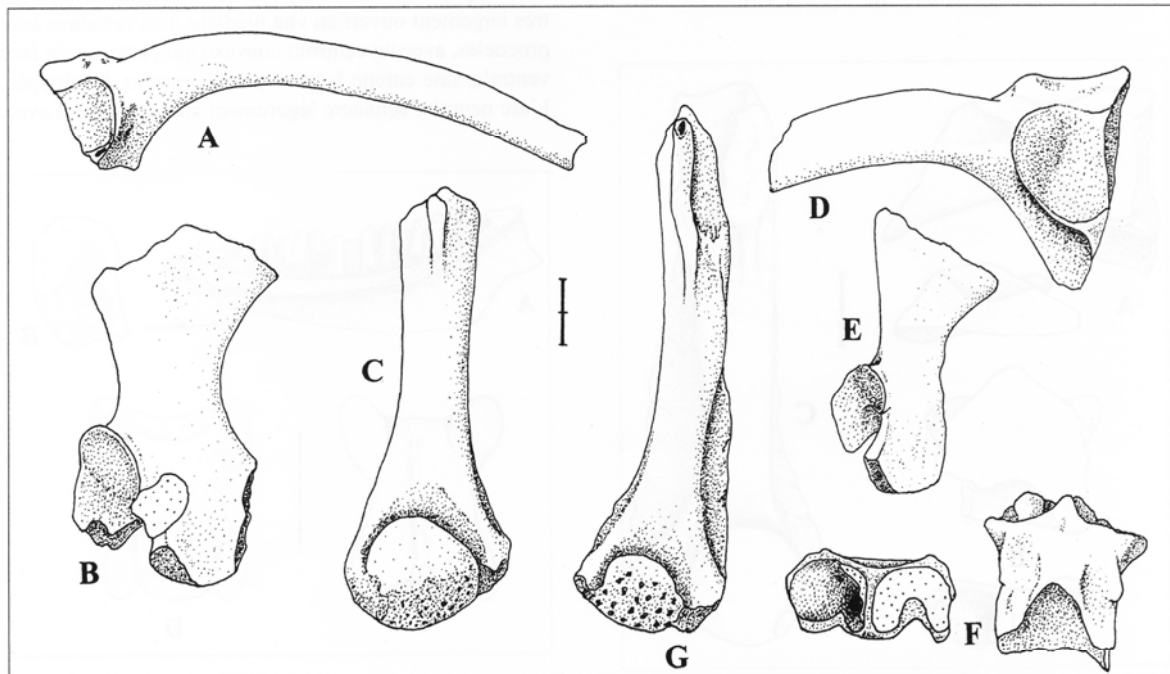


Fig. 5 : *Bufo bufo*, A : Ilion droit, A 00211, vue latérale ; B : Scapula droite, A 00123, vue dorsale ; C : Humérus droit de femelle, A 00156, vue ventrale. *Bufo calamita*, D : Ilion gauche, A 01561, vue latérale ; E : Scapula droite, A 00672, vue dorsale ; F : Sphénethmoïde, A 00262, vues antérieure et dorsale ; G : Humérus droit de mâle, A 03243, vue ventrale. Echelle = 2 mm.

Fig. 5 : *Bufo bufo*, A : right ilium, A 00211, lateral view ; B : right scapula, A 00123, dorsal view ; C : right female humerus, A 00156, ventral view. *Bufo calamita*, D : left ilium, A 01561, lateral view ; E : right scapula, A 00672, dorsal view ; F : sphenethmoid, A 00262, anterior and dorsal views ; G : right male humerus, A 03243, ventral view. Scale = 2 mm.

Le fémur est long, courbe et assez robuste et possède une crête fémorale bien développée. Elle se divise chez *B. bufo* pour former une surface triangulaire, tandis que chez *B. calamita*, elle est unique et possède un rebord tranchant.

Le crapaud commun (*B. bufo*) présente une vaste distribution en Europe et, bien qu'il présente une certaine préférence pour les biotopes boisés, l'espèce possède une grande plasticité écologique, pouvant se trouver dans presque tous les milieux. Le crapaud calamite (*B. calamita*) est aussi présent actuellement dans l'ensemble de la France. Il vit dans les terrains légers, sablonneux, et généralement ouverts. Il s'agit d'une des espèces actuelles d'amphibiens les mieux adaptées à la sécheresse (Castanet et Guyétant, 1989 ; Gasc *et al.*, 1997).

Famille RANIDAE Rafinesque-Schmaltz, 1814

Rana temporaria LINNÉ, 1758 (fig. 6)

La grenouille rousse (*R. temporaria*) semble être la seule grenouille présente à Artenac. Elle est représentée dans le gisement par 483 éléments squelettiques. L'attribution spécifique est basée principalement sur la morphologie du sphénethmoïde, de la scapula, de l'humérus et de l'ilion.

Chez cette espèce, le sphénethmoïde est légèrement plus long que large, aplati dorso-ventralement et, en vue ventrale, il est plus large que chez le groupe des grenouilles vertes. La scapula est un os allongé, avec une apophyse glénoïde partiellement cachée, en vue dorsale, par l'apophyse acromiale. En vue ventrale, la crête interne est développée et remonte sur la branche antérieure. L'humérus possède une diaphyse mince et

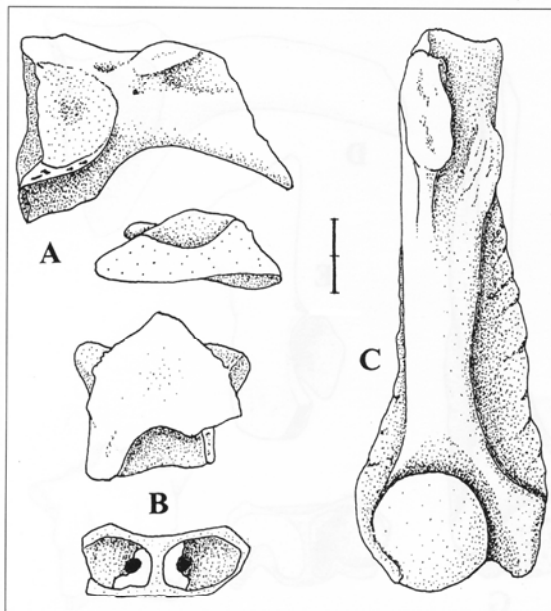


Fig. 6 : *Rana temporaria*, A : Ilion droit, A 03392, vues latérale et distale ; B : Sphénethmoïde, A 03032, vues dorsale et antérieure ; C : Humérus droit de mâle, A 03243, vue ventrale. Echelle = 2 mm.
Fig. 6 : *Rana temporaria*, A : right ilium, A 03392, lateral and distal views ; B : sphenethmoid, A 03032, dorsal and anterior views ; C : right male humerus, A 03243, ventral view. Scale = 2 mm.

droite, un condyle sphérique bien ossifié et situé dans le prolongement de l'axe diaphysaire. Chez les mâles, la crête mésiale est développée, incurvée du côté dorsal et remonte haut sur la diaphyse en s'incurvant sur le plan dorso-ventral. L'ilion est caractérisé par la présence d'une aile dorsale basse et incurvée mésialement, et d'une jonction ischiatique moins haute que chez le groupe des grenouilles vertes.

La grenouille rousse (*Rana temporaria*) est une espèce très résistante au froid avec une aire de répartition européenne très vaste. Dans la région considérée, elle vit le plus souvent dans les prairies, les tourbières et les forêts de feuillus des collines du Limousin (Brugel, 2000a).

SQUAMATES

LACERTILIA Owen, 1842

Famille LACERTIDAE Bonaparte, 1831

Lacerta cf. viridis LAURENTI, 1768 (fig. 7, A et B)

Lacertidae type *Podarcis-Lacerta* sensu stricto

Lacertidae de petite taille

Parmi les 511 éléments squelettiques attribués à cette famille, les plus abondants sont les dentaires, les maxillaires et les vertèbres. D'autres éléments tels que le carré, le fémur et l'humérus sont aussi présents, bien qu'en moindre quantité.

La famille des Lacertidae se caractérise principalement par la présence de dents sur le dentaire et le maxillaire du type pleurodonte. Elles sont nombreuses, cylindriques et bi- ou tricuspides, avec une cuspside centrale bien développée. Le dentaire possède un canal de Meckel très largement ouvert en vue médiale. Les vertèbres sont procoeles, avec un centrum convexe qui porte, sur la face ventrale, une carène hémale plus ou moins développée. L'arc neural s'échancre légèrement antérieurement avec,

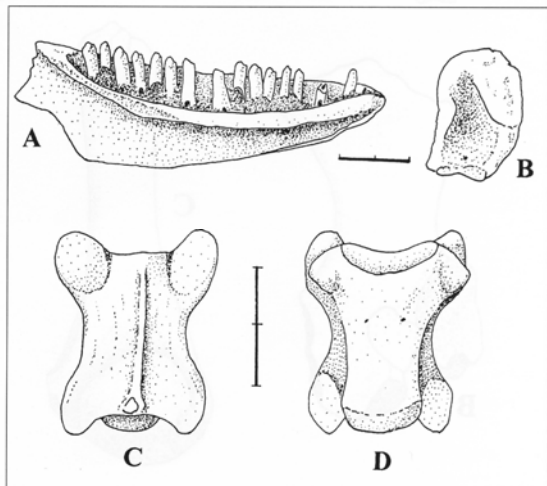


Fig. 7 : *Lacerta cf. viridis*, A : Dentaire gauche, R 00003, vue médiale ; B : Carré droit, R 00004, vue postérieure. *Anguis fragilis*, C et D : Vertèbre dorsale, R 00518, vues dorsale et ventrale. Echelle = 2 mm.

Fig. 7 : *Lacerta cf. viridis*, A : left dentary, R 00003, medial view ; B : right quadrate, R 00004, posterior view. *Anguis fragilis*, C et D : trunk vertebra, R 00518, dorsal and ventral views. Scale = 2 mm.

de chaque côté de l'échancrure, une surface articulaire du type zygosphène (Bailon, 1991).

Parmi les éléments déterminés, plusieurs types morphologiques ont pu être établis. Un premier type correspond à un lézard de taille moyenne, dont la taille et la morphologie du carré et du dentaire ne diffèrent pas de celle de l'espèce actuelle *L. viridis* (NR = 19). Le deuxième type morphologique correspond à des éléments de plus petite taille. L'attribution de ceux-ci au morphotype *Podarcis-Lacerta* s.str. est basée sur la morphologie du dentaire et sur la présence d'une petite marche (*step*), causée par l'impression du jugal sur le maxillaire (Barahona et Barbadillo, 1997). Le dernier type morphologique appartient à des lacertidés de petite taille dont une attribution plus précise n'a pas pu être réalisée.

La présence du lézard vert (*L. viridis*) est fortement dépendante de l'existence d'une couverture végétale importante. Il se trouve généralement dans les forêts ensoleillées, les clairières, ou les lisières des forêts et la limite nord de son aire de distribution correspond à l'isotherme de 18°C du mois d'août (Gasc *et al.*, 1997).

Famille ANGUIDAE Gray, 1825

Anguis fragilis LINNÉ, 1758 (fig. 7, C et D)

L'orvet (*A. fragilis*) est présent à Artenac par un nombre relativement important de vertèbres (NR = 203), représentant pratiquement toutes les régions de la colonne vertébrale, à l'exception de la région cervicale.

Les vertèbres dorsales sont procoeles, aplaties dorso-ventralement et modérément allongées dans l'ensemble. En vue ventrale, le centrum est généralement plus long que large, à surface ventrale plate ou plus rarement légèrement convexe, avec des marges latérales bien marquées et parallèles sur plus de la moitié postérieure de leur longueur. En vue latérale, la neurépine est longue

et modérément haute et postérieurement elle constitue une pointe interzygapophysaire qui ne dépasse pas la limite postérieure des postzygapophysés. Les foramens latéraux, pas toujours visibles, se situent sur la moitié antérieure de la vertèbre juste en-dessous de la crête interzygapophysaire. Le condyle et le cotyle sont aplatis dorso-ventralement. Les surfaces articulaires des pré- et des postzygapophysés sont ovales, modérément dirigées vers l'avant et inclinées vers le haut. La vertèbre sacrée est légèrement plus longue que large et se caractérise par la présence d'une apophyse sacrée relativement large et fusionnée au centrum. Les vertèbres caudales présentent un plus grand allongement par rapport aux vertèbres dorsales, des hémaphyses fusionnées au centrum sur sa moitié postérieure et de processus transverses bien développés et aplatis dorso-ventralement (Bailon, 1991).

L'orvet (*A. fragilis*) affectionne les milieux ensoleillés et humides : lisières de forêts, prairies en présence d'un sol meuble.

SERPENTES Linné, 1758

Famille COLUBRIDAE Oppel, 1811

cf. *Coluber viridiflavus* (LACEPÈDE, 1789) (fig. 8, A et B)

Coronella austriaca LAURENTI, 1768 (fig. 8, C et D)

Colubridae indéterminé ("morphotype" Colubriné)

Les Colubridés sont représentés à Artenac uniquement par des vertèbres. La morphologie de celles-ci permet une attribution au morphotype des "Colubrinés". Ce groupe ne présente pas d'hypapophysés sur les vertèbres dorsales contrairement au groupe des "Natricinés".

La couleuvre verte et jaune (*C. viridiflavus*) pourrait être représentée à Artenac par une vertèbre dorsale antérieure, de taille moyenne. Le centrum vertébral est triangulaire, les processus prézygapophysaires sont longs et minces et la carène hémale possède un bord ventral plat. La comparaison directe avec du matériel actuel

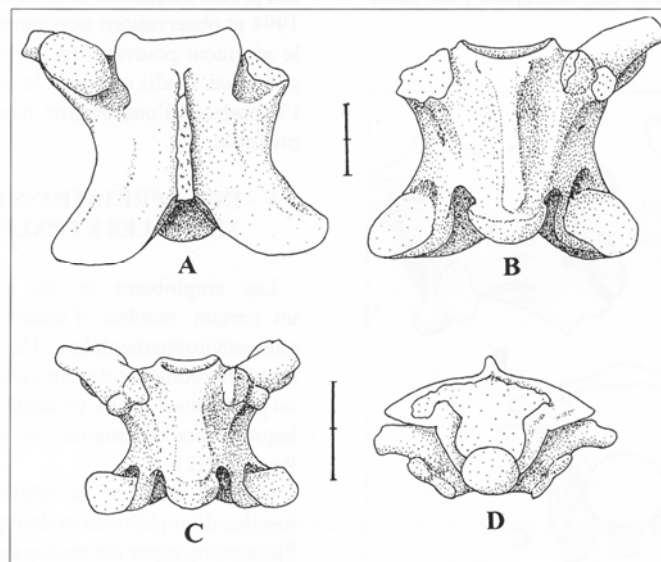


Fig. 8 : *Coluber viridiflavus*, A et B : Vertèbre dorsale, R 00715, vues dorsale et ventrale. *Coronella austriaca*, C et D : Vertèbre dorsale, R 00723, vues ventrale et postérieure. Echelle = 2 mm.

Fig. 8 : *Coluber viridiflavus*, A and B : trunk vertebra, R 00715, dorsal and ventral views. *Coronella austriaca*, C and D : trunk vertebra, R 00723, ventral and posterior views. Scale = 2 mm.

permet de rapprocher cette vertèbre de celles de l'espèce actuelle *C. viridiflavus*.

Chez *Coronella*, les vertèbres sont de petite taille (longueur du centrum inférieure à 5 mm) et l'arc neural est très aplati dorso-ventralement. L'attribution spécifique est fondée sur la morphologie des processus prézygapophysaires, courts et larges chez *C. austriaca*, et sur le développement relatif des synapophyses : les parapophyses étant plus développées que les diapophyses chez *C. austriaca* (Szyndlar, 1984 ; Bailon, 1991).

Quelques vertèbres sont attribuées à la famille des Colubridae. Cependant leur mauvais état de conservation ne permet pas une attribution plus précise.

La couleuvre verte et jaune (*C. viridiflavus*) habite, de préférence, les biotopes secs, ensoleillés, broussailleux et rocheux, bien qu'occasionnellement, elle peut se trouver dans les zones humides. Comme cela est le cas pour le lézard vert, la limite nord de l'aire de distribution de cette espèce en France, est proche de l'isotherme de 18°C du mois d'août.

La coronelle lisse (*C. austriaca*) est une espèce des zones tempérées fraîches, qui se trouve dans la zone des forêts mixtes et caducifoliées d'Europe, où elle habite principalement les lisières ensoleillées.

Famille VIPERIDAE Laurenti, 1768

Vipera aspis LINNÉ, 1758 (fig. 9)

Un total de 114 restes sont attribués au genre *Vipera*, principalement des vertèbres dorsales. Ces vertèbres possèdent une hypapophyse, l'arc neural est très aplati dorso-ventralement et le centrum est convexe en coupe transversale et possède des limites latérales diffuses. La surface articulaire des zygapophyses est inclinée vers le haut et le condyle et cotyle sont bien développées (Szyndlar, 1984 ; Bailon, 1991). *V. aspis*, comme cela est le cas dans notre matériel fossile, présente des vertèbres généralement plus courtes et une neurépine plus haute que chez *V. berus*.

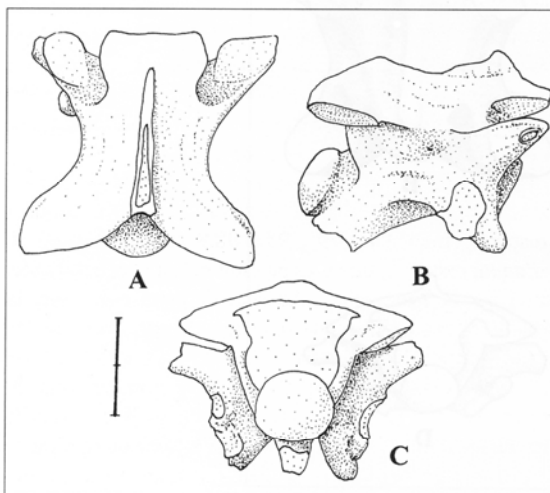


Fig. 9 : *Vipera aspis*, A et B : Vertèbre dorsale, R 00746, vues dorsale, latérale droite et postérieure. Echelle = 2 mm.

Fig. 9 : *Vipera aspis*, A and B : trunk vertebra, R 00746, dorsal, right-lateral and posterior views. Scale = 2 mm.

La vipère aspic (*V. aspis*) vit dans des milieux variés (bords des tourbières et des marais aux pentes rocailleuses et sèches), mais bien ensoleillés (sur les versants généralement orientés au sud, Naulleau, 1997).

III - DONNÉES PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES

Le gisement d'Artenac présente un intérêt certain pour la reconstitution de l'histoire biogéographique des espèces d'amphibiens et de reptiles en Europe occidentale. Ainsi, la distribution actuelle du pélobate brun (*P. fuscus*) ne comprend plus la région étudiée. Le pélobate brun se trouve actuellement en Lorraine, en Alsace, dans le Haut-Rhin et une population isolée dans l'Indre (Lescure, 1984 ; Castanet et Guyetant, 1989).

La limite méridionale de l'aire de distribution de cette espèce en France, pendant la période comprenant la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur, se situe nettement plus au sud qu'actuellement, car elle est signalée dans les gisements de Combe-Grenal, en Dordogne (Bailon, 1991), et à la Baume Moula-Guercy, en Ardèche (Bailon, 1999b).

La présence du pélodyte ponctué (*P. punctatus*) est aussi intéressante car cette espèce est signalée, actuellement comme rare en Limousin (Brugel, 2000b).

IV - ORIGINE DES OSSEMENTS

L'absence de traces de digestion sur les éléments osseux étudiés fait penser à une accumulation de type naturelle, les animaux étant morts sur place au cours de leurs déplacements ou pendant l'hibernation, ou bien, à une accumulation produite par des pelotes de réjection de chouette effraie (*Tyto alba*), où l'action des sucs digestifs sur les ossements est très faible ou nulle. Parmi les taxons déterminés dans le gisement, les représentants des genres *Salamandra*, *Pelobates*, *Pelodytes* et *Rana* constituent des proies fréquentes pour la chouette effraie (Rey *et al.*, 1994 et observations personnelles) et leur présence dans le gisement pourrait donc provenir d'une prédation par ce rapace, tandis que pour le reste des taxons représentés l'hypothèse d'une origine naturelle semble être la plus probable.

V - INTERPRÉTATIONS PALÉOENVIRONNEMENTALES ET PALÉOCLIMATIQUES

Les amphibiens et les reptiles peuvent apporter un certain nombre d'indications paléoclimatiques et paléoenvironnementales. De plus, à cause de leur mobilité réduite et de leur choix d'un territoire restreint, on peut penser qu'ils vivaient non loin du gisement dans lequel leurs ossements ont été découverts (Bailon et Rage, 1992).

Compte tenu de la relative abondance des restes fossiles d'amphibiens et de reptiles dans les couches du Pléistocène supérieur ancien du gisement d'Artenac, nous avons considéré intéressant la réalisation de courbes (fig. 10) schématisant l'évolution des associations fauniques, où chaque groupe est constitué par un ensemble de taxons d'amphibiens et de reptiles présentant les mêmes affinités

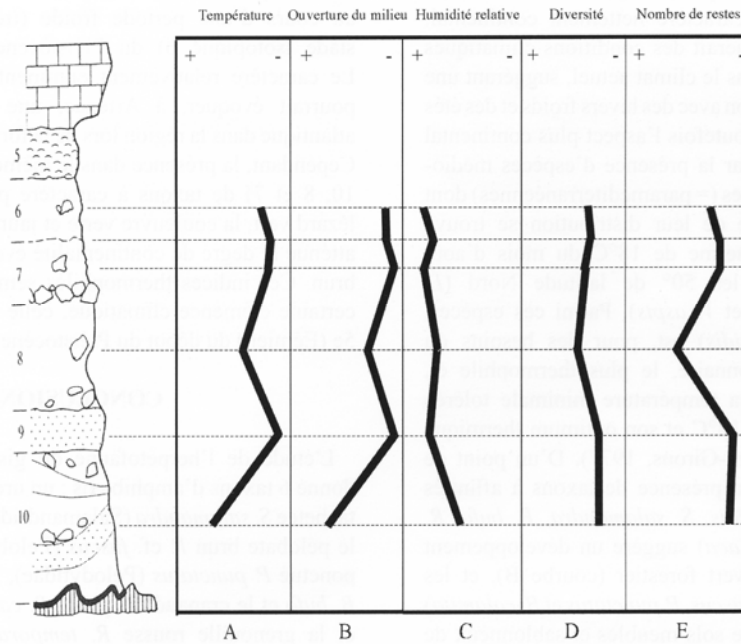


Fig. 10 : Représentation graphique des données relatives au paléoclimat et au paléoenvironnement fournies par l'herpétofaune. La première courbe (A) a été obtenue par le rapport entre le nombre de restes (NR) des espèces médio-européennes méridionales (*L. viridis*, *C. viridiflavus* et *V. aspis*) et le NR des espèces médio-européennes septentrionales (*R. temporaria*, *P. fuscus* et *C. austriaca*). La deuxième courbe (B) a été obtenue par le rapport entre le NR des espèces de milieu plus ouvert (*Vipera*) et le NR des espèces plus forestières (*L. viridis*, *S. salamandra*, *B. bufo*, *R. temporaria* et *C. austriaca*). La troisième courbe (C) indique un certain degré d'humidité et a été obtenue par le rapport entre le NR des espèces les plus hygrophiles et le NR total. La quatrième courbe (D) montre l'évolution de la diversité chez les amphibiens et les reptiles ; et la cinquième courbe (E) l'évolution du nombre de restes par couche. Toutes ces courbes ont été calculées à partir du NR et sont figurées avec une échelle logarithmique.

Fig. 10 : Graphic representation of palaeoclimatic and palaeoenvironmental data given by the herpetofauna. The first curve (A) was obtained by ratio between Number of Identified Specimen (NISP) of southern middle-European species (*L. viridis*, *C. viridiflavus* and *V. aspis*) and NISP of northern middle-European (*R. temporaria*, *P. fuscus* and *C. austriaca*). The second curve (B) was obtained by ratio between NISP of relatively opened environment species (*Vipera*) and NISP of species with a most forest affinity (*L. viridis*, *S. salamandra*, *B. bufo*, *R. temporaria* and *C. austriaca*). The third curve (C) shows a certain degree of "humidity" and was obtained by ratio between NISP of most hygrophilic species and total NISP. The fourth curve (D) shows the evolution of herpetofauna diversity ; and the fifth curve (E) shows the evolution of NISP for the various layers. All this curves were calculated from NISP and are figured with logarithmic scale.

écologiques et/ou climatiques dans la région d'étude. Ces groupements tiennent compte des caractéristiques des données concernant la biologie de l'herpétofaune représentée dans le site.

La première courbe (A) représente un facteur "température". Elle a été obtenue par le rapport entre le nombre de restes (NR) des espèces médio-européennes méridionales (*L. viridis*, *C. viridiflavus* et *V. aspis*) et le NR des espèces médio-européennes septentrionales (*R. temporaria*, *P. fuscus* et *C. austriaca*).

La deuxième courbe (B) représente un facteur de "couverture végétale". Elle a été obtenue par le rapport entre le NR des espèces nécessitant un milieu plus ou moins ouvert (*V. aspis*) et le NR des espèces de lisière de forêt (*L. viridis*, *S. salamandra*, *B. bufo*, *R. temporaria* et *C. austriaca*).

La troisième courbe (C) indique un certain degré d'humidité et a été obtenue par le rapport entre le NR des espèces les plus hygrophiles (bien qu'il n'y ait pas d'espèce typiquement aquatique à Artenac) et le NR total.

Enfin, la quatrième courbe (D) montre l'évolution de la diversité chez les amphibiens et les reptiles, et la cinquième courbe (E) l'évolution du nombre de restes (NR) par couche. Toutes ces courbes ont été

calculées à partir du NR et sont figurées avec une échelle logarithmique.

Deux grands ensembles sont mis en évidence :

Un premier ensemble (couche 10) est caractérisé par un fort pourcentage de reptiles (75 % pour la vipère aspic) par rapport aux anoues (25 %). Cette très forte représentation de la vipère aspic pourrait indiquer un environnement tempéré (courbe A) et relativement ouvert (courbe B). La faible représentation des anoues suggère une faible humidité relative (courbe C).

Un deuxième ensemble (couches 9 à 6) est caractérisé, au contraire, par la forte représentation des anoues (respectivement 94 ; 79 ; 95 ; 98,8 et 96,8 %), où *B. calamita* reste toujours plus ou moins l'espèce dominante, suivi par *R. temporaria*. Au sein de cette ensemble, la couche 8, qui montre une plus grande concentration de restes que les autres niveaux (74,01 % du nombre total de restes d'amphibiens et 89,63 % du nombre total de restes de reptiles), ainsi qu'une plus grande diversité de taxons, permet des indications paléoclimatiques et paléoenvironnementales plus précises. La présence d'espèces de zones tempérées fraîches et humides (*R. temporaria*, *C. austriaca* et *P. fuscus*) indique des conditions climatiques générales plus froides (courbe A) et plus humides (courbe C) que dans l'ensemble inférieur

(couche 10). Parmi ces espèces, *P. fuscus* est considéré comme une espèce à caractère nettement continental. Cette association indiquerait des conditions climatiques plus contrastées que dans le climat actuel, suggérant une certaine continentalisation avec des hivers froids et des étés chauds et ensoleillés. Toutefois l'aspect plus continental du climat est atténué par la présence d'espèces médio-européennes méridionales (= paraméditerranéennes) dont la limite septentrionale de leur distribution se trouve au voisinage de l'isotherme de 18°C du mois d'août et ne dépassent pas les 50° de latitude Nord (*L. viridis*, *C. viridiflavus* et *V. aspis*). Parmi ces espèces, le Lézard vert (*L. viridis*) est, pour des besoins du développement embryonnaire, le plus thermophile et, en période d'activité, la température minimale tolérée par cette espèce est de 15°C et son optimum thermique atteint 32°C-33°C (Saint-Girons, 1977). D'un point de vue environnemental, la présence de taxons à affinités plus forestières (*L. viridis*, *S. salamandra*, *B. bufo*, *R. temporaria* et *C. austriaca*) suggère un développement plus important du couvert forestier (courbe B), et les espèces fousseuses (*P. fuscus*, *P. punctatus* et *B. calamita*) indiquent la présence de sols meubles et sablonneux de plaine et de vallée fluviale.

Toutefois, ces deux ensembles peuvent être le reflet de l'évolution de la cavité. En effet, l'analyse géologique (Delagnes *et al.*, 1999) a montré qu'à partir de la couche 9, l'ouverture de la cavité se fait sur le plateau (secteur nord) alors qu'anciennement l'ouverture se faisait sur la vallée fluviale (secteur sud). La cavité est alors plus susceptible d'accueillir par gravité l'herpétofaune, ainsi qu'un plus grand nombre d'espèces inféodées aux lisières de forêt.

Les informations apportées par les amphibiens et les reptiles sur le paléoenvironnement et le paléoclimat des couches du Pléistocène supérieur ancien d'Artenac concordent, dans ses grandes lignes, avec les données fournies par l'étude des grands mammifères, des micromammifères et de la palynologie (Delagnes *et al.*, 1999). Cependant pour les couches 8 à 6, l'herpétofaune n'enregistre pas un climat aussi froid et aussi sec que le suggèrent les micromammifères. S'accordant sur ce point avec les grands mammifères, l'étude des amphibiens et des reptiles, même si elle montre un certain aspect continental, suggère un environnement plus humide et contribue à atténuer l'aspect froid du climat, surtout pour la saison estivale.

VI - DONNÉES BIOSTRATIGRAPHIQUES

Pour les niveaux quaternaires, contrairement au niveaux plus anciens, les amphibiens et les reptiles fournissent peu de données sur l'âge des gisements. Cependant, l'histoire de la dispersion ou des phases de retrait des espèces, qui peuvent évidemment n'être connue que grâce aux faunes fossiles, fournit parfois des indices biostratigraphiques, comme cela semble être le cas de l'herpétofaune d'Artenac.

La présence, assez méridionale, du pélobate brun dans plusieurs gisements français de la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur semble être

la conséquence d'un retrait, vers le sud, de cette espèce au cours d'une période froide (très probablement le stade isotopique 6) du Pléistocène moyen supérieur. Le caractère relativement continental de cette espèce, pourrait évoquer, à Artenac, une moindre influence atlantique dans la région lors de la formation du gisement. Cependant, la présence dans le même gisement (couches 10, 8 et 7) de taxons à caractère plus thermophile (le lézard vert, la couleuvre verte et jaune et la vipère aspic) atténue le degré de continentalité évoqué par le pélobate brun. Ces indices thermophiles semblent annoncer une certaine clémence climatique, celle du stade isotopique 5e (Eémien) du début du Pléistocène supérieur.

CONCLUSION

L'étude de l'herpétofaune du gisement d'Artenac a donné 6 taxons d'amphibiens : un urodèle, la salamandre tachetée *S. salamandra* (Salamandridae) et 5 anoues dont le pélobate brun *P. cf. fuscus* (Pelobatidae), le pélodyte ponctué *P. punctatus* (Pelodytidae), le crapaud commun *B. bufo* et le crapaud des joncs *B. calamita* (Bufonidae), et la grenouille rousse *R. temporaria* (Ranidae). Les squamates sont représentés par au moins 5 taxons : le lézard vert *L. cf. viridis* et plusieurs taxons de petits lacertidés (Lacertidae), et l'orvet *A. fragilis* (Anguidae) parmi les Lacertiliens, la couleuvre verte et jaune *cf. C. viridiflavus* et la couleuvre lisse *C. austriaca* (Colubridae) et la vipère aspic *V. aspis* (Viperidae) parmi les Ophiidiens.

L'herpétofaune d'Artenac est donc caractérisée par sa diversité et par la confluence de taxons avec des exigences climatiques et écologiques plus ou moins contrastées. Cette confluence peut être expliquée par un paysage relativement ouvert, en mosaïque, alternant prairies humides, à sol meuble favorable aux fousseurs, et zones de forêts de feuillus et de conifères. L'abondance des amphibiens en général donne une forte importance au facteur humidité, bien que ne comportant pas d'espèces typiquement aquatiques.

L'aspect continental du climat suggéré par la présence d'espèce médio-européennes septentrionales (*R. temporaria*, *P. fuscus* et *C. austriaca*) est atténué par les espèces médio-européennes méridionales (*L. viridis*, *C. viridiflavus* et *V. aspis*).

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Madame Anne Delagnes, d'avoir bien voulu nous confier l'étude des amphibiens et des reptiles d'Artenac, ainsi qu'Emmanuel Desclaux et Patrick Auguste pour leurs suggestions ayant permis d'améliorer cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILLON, S., 1991 - *Amphibiens et Reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne : mise en place et évolution des faunes*. Thèse de Doctorat de l'Université Paris VII. 449 p., 89 figs. Inédit.
- BAILLON, S., 1999a - Différenciation ostéologique des anoues (Amphibia, Anura) de France, 41. In DESSE, V. J. et DESSE-BERSET, N. (Eds) : *Fiches d'ostéologie animale pour l'Archéologie*, Série C : Varia. Valbonne : Centre de Recherches Archéologiques-CNRS, 42 p.

- BAILON, S., 1999b** - Les amphibiens et les reptiles. In DEFLEUR, A. (Ed.) : *Rapport de synthèse de fouilles pluriannuelles, 1996-1999*, Baume Moula-Guercy, Soyons, Ardèche, 111-127. Inédit.
- BAILON, S. et HOSSINI, S., 1990** - Les plus anciens Bufonidae (Amphibia, Anura) d'Europe : les espèces du Miocène français. *Annales de Paléontologie*, 76 (2), 121-132.
- BAILON, S. et RAGE, J.-C., 1992** - Amphibiens et reptiles du Quaternaire. Relations avec l'homme. *Mémoire de la Société géologique de France*, n.s., 160, 95-100.
- BARAHONA, F. et BARBADILLO, L.J., 1997** - Identification of some Iberian lacertids using skull characters. *Revista Española Herpetología*, 11, 47-62.
- BLAIN, H.-A., 2001** - *Les Amphibiens et les Reptiles du Pléistocène supérieur du gisement d'Artenac (Saint-Mary, Charente) : Systématique, Implications paléoclimatiques et paléoenvironnementales*. Mémoire de D.E.A, Institut de Paléontologie Humaine, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. 49 p., 22 figs. Inédit.
- BRUGEL, E., 2000a** - Grenouille rousse. In Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (Ed.), *Mammifères, Reptiles, Amphibiens du Limousin*, Limoges, p. 160.
- BRUGEL, E., 2000b** - Pélodyte ponctué. In Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (Ed.), *Mammifères, Reptiles, Amphibiens du Limousin*, Limoges, p. 151.
- CASTANET, J. et GUYETANT, R. (coordinateurs) 1989** - *Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France*. Société Herpétologique de France, Paris, 191 p.
- DELAGNES, A., TOURNEPICHE, J.-F., ARMAND, D., DESCLAUX, E., DIOT, M.-F., FERRIER, C., LE FILLÂTRE, V. et VANDERMEERSCH, B., 1999** - Le gisement Pléistocène moyen et supérieur d'Artenac (Saint-Mary, Charente) : premier bilan interdisciplinaire. *Bulletin de la Société Préhistorique de France*, 96 (4), 469-496.
- ESTES, R., 1981** - Gymnophiona, Caudata. *Handbuch des Paläoherpetologie*, part. 2. Gustav Fischer, Stuttgart, 115 p.
- GASC, J.-P., CABELA, A., CRNOBRNJA-ISAILOVIC, J., DOLMEN, D., GROSSENBACHER, K., HAFFNER, P., LESCURE, J., MARTENS, H., MARTINEZ RICA, J.P., MAURIN, H., OLIVIERA, E., SOFIANIDOU, T.S., VEITH, M. et ZUIDERWIJK, A., 1997** - *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Societas Europea Herpetologica et Muséum National d'Histoire Naturelle Ed., Paris, 494 p.
- INDÉLICATO, N. et ALIPHAT, M., 2000** - Salamandre tachetée. In Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (Ed.), *Mammifères, Reptiles, Amphibiens du Limousin*, Limoges, p. 141.
- LESCURE, J., 1984** - La répartition passée et actuelle des pélobates (Amphibiens, Anoures) en France. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 29, 45-59.
- MEIGNEN, L., CHECH, M. et VANDERMEERSCH, B., 1977** - Le gisement moustérien d'Artenac à Saint-Mary (Charente). *Gallia Préhistoire*, 20 (1), 281-291.
- NAULLEAU, G., 1997** - *La vipère aspic*, Collection APPROCHE (n°11), Edition Eveil Nature, Angoulême, 72 p.
- RAGE, J.-C., 1974** - Les Batraciens des gisements Quaternaires européens. Détermination ostéologique. *Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon*, 43 (8), 276-289.
- RATNIKOV, V.Y., 2001** - Osteology of Russian toads and frogs for paleontological researches. *Acta Zool. Cracov.*, 44 (1), 1-23.
- REY, J.M., ESTEBAN, M. et SANCHIZ, B., 1994** - Registros corológicos de anfibios españoles fundamentados en egagrópilas de lechuza común. *Boletín de la Asociación de Herpetología Española*, 5, 4-8.
- SAINT-GIRONS, M.C., 1977** - Le cycle de l'activité chez *Lacerta viridis* et ses rapports avec la structure sociale. *Revue Ecol. (Terre Vie)*, 31, 101-116.
- SANCHIZ, F.B., 1977** - La familia Bufonidae (Amphibia, Anura) en el Terciario europeo. *Trabajos Neogeno/Quaternario*, 8, 75-111.
- SANCHIZ, F.B. et MLYNARSKY, M., 1979** - Pliocene salamandrids (Amphibia, Caudata) from Poland. *Acta Zool. Cracov.*, 31 (16), 493-504.
- SZYNDLAR, Z., 1984** - Fossil Snakes from Poland. *Acta Zool. Cracov.*, 28 (1), 156 p.