



HAL
open science

CROISSANCE ET FÉCONDITÉ DE VIPERA ASPIS (L.)

H. Saint-Girons

► **To cite this version:**

H. Saint-Girons. CROISSANCE ET FÉCONDITÉ DE VIPERA ASPIS (L.). *Vie et Milieu*, 1957, pp.265-286. hal-02866620

HAL Id: hal-02866620

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02866620v1>

Submitted on 12 Jun 2020

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

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

CROISSANCE ET FÉCONDITÉ DE *VIPERA ASPIS* (L.)

par H. SAINT GIRONS

MATÉRIEL ET MÉTHODES

En 1946 et 1952, nous avons publié nos données sur la croissance et la fécondité de *Vipera aspis*. Le matériel était abondant (plus de 1.200 individus), mais les mesures effectuées sur des animaux vivants que nous voulions déranger le moins possible. Les résultats les meilleurs furent obtenus par l'élevage, en terrarium et durant plusieurs années, de vipéreaux nés en captivité. Mais la croissance des adultes restait jusqu'à un certain point hypothétique.

Ces dernières années, en effectuant une étude anatomo-histologique du cycle sexuel de ce Serpent, nous avons rassemblé un nouveau matériel, beaucoup moins abondant (153 spécimens), mais qui a fourni des observations plus précises. Les animaux furent mesurés dans des conditions identiques (au laboratoire et aussitôt après leur mort) et surtout nous avons pu connaître leur âge en utilisant la méthode de BRYUZGIN (39). On connaît le principe de cette méthode, précisée et généralisée par PETER-ROUSSEAU (53) : le ralentissement de la croissance durant l'hivernage se répercute sur le squelette et on peut voir sur les os plats (le ptérygomaxillaire chez les Serpents utilisés par ces deux auteurs) des séries de lignes hivernales étroites et transparentes, séparées par des bandes estivales plus opaques et beaucoup plus larges.

Chez *Vipera aspis*, le ptérygomaxillaire, peu aplati à sa partie antérieure, n'est utilisable que chez les jeunes sujets. Nous nous sommes servi de la portion postérieure, préarticulaire, de la mandibule, qui s'élargit en une palette semi-lunaire. La validité de la méthode a été vérifiée chez des animaux d'âge connu, de 2 à 3 ans. Chez les animaux de plus de 10 ans, l'âge ne peut être connu qu'à un ou deux ans près. Chez un

certain nombre d'individus, même relativement jeunes, toute numération d'anneaux d'âge est impossible. Peut-être s'agit-il là d'un défaut de préparation. L'observation s'effectue sous la loupe binoculaire, à un faible grossissement, l'os étant éclairci à l'eau.

Sur les 153 Vipères disséquées, 29 proviennent du Centre de la Loire Atlantique (Puceul), les autres du Sud de ce département (Monnières, 62 spécimens). Nous avons, volontairement, capturé deux fois plus de femelles que de mâles. Pour obtenir des captures convenablement réparties au cours de l'année, nous avons été obligé de chasser (ou de faire chasser dans le cas de la Roche-sur-Yon) dans plusieurs localités. Notre échantillon ne provient donc pas d'une population homogène. Nous reviendrons sur ce sujet en traitant de la structure des populations.

MATURITÉ SEXUELLE

CROISSANCE LINÉAIRE ET CROISSANCE PONDÉRALE

Toutes nos observations montrent que la maturité sexuelle est tardive chez *Vipera aspis*. Le premier accouplement des mâles a lieu au cours de la cinquième année, soit à l'automne, à 4 ans et 1 mois environ, soit au printemps suivant, à 4 ans et demi. Il semble que quelques spécimens soient matures dès 3 ans et demi. Les femelles s'accouplent pour la première fois à 4 ans et demi ou 5 ans et demi, mais leur première ponte n'a lieu le plus souvent qu'à 6 ou 7 ans. Dans l'étude des populations nous considérerons comme adultes les individus de plus de 4 ans et demi, c'est-à-dire ceux qui viennent d'hiverner pour la quatrième fois. Les spécimens étudiés par ROLLINAT (34) dans l'Indre semblent plus précoces d'environ 6 mois que les nôtres. Mais l'ordre de grandeur reste le même.

Dans les pays tempérés, la maturité sexuelle des Serpents est généralement plus précoce que chez *Vipera aspis*. Chez les Couleuvres françaises, ROLLINAT cite les chiffres de 3 ans à 3 ans et demi pour les mâles (1) et de 3 ans et demi ou 4 ans et demi pour les femelles. Plusieurs *Thamnophis* des États Unis (BURT, 28; SEIBERT et HAGEN, 47; CARPENTER, 52; TINKLE, 57), sont matures entre 18 et 32 mois, un peu plus tôt chez les mâles que chez les femelles et chez les races méridionales que chez les races septentrionales. Les différences individuelles sont importantes. *Phyllorhynchus decurtatus* (BRATTSTROM, 53) serait à peine moins précoce. Les chiffres cités pour les Crotales sont un peu plus élevés : 2 à 3 ans chez *Crotalus confluentus* (KLAUBER, 36) 3 à 4 ans chez *Crotalus viridis* (HEYREND et CALL, 51). *Vipera berus* se rapproche de *V. aspis*. VOLSOE (44)

(1) Sauf peut-être chez *Natrix natrix*, chez laquelle une partie au moins des mâles effectuent leur premier accouplement à 2 ans et demi.

donne les chiffres de 3 ans et demi pour les mâles et de 4 ans et demi pour les femelles. Chez *Aspis cerastes*, du Sahara, nous avons observé le premier accouplement à 34 mois chez les mâles, 34 ou 46 mois chez les femelles.

Dans les pays tropicaux la maturité sexuelle est encore plus précoce : 1 à 2 ans chez la majorité des espèces, plus chez les Boidés, moins chez quelques Natricinés (KOPSTEIN, 38; BERGMANN, 49 à 51). Comme dans les pays tempérés, la maturité sexuelle des Viperidés et des Élapidés semble souvent plus tardive que celle des Colubridés.

En ce qui concerne la croissance des jeunes, nous n'avons que peu de modifications à apporter aux courbes publiées antérieurement et que les nouvelles captures de vipéreaux (toujours très rares d'ailleurs) confirment dans l'ensemble. Il faut seulement insister sur les variations individuelles qui deviennent importantes dès la deuxième année. Mais l'étude des zones de croissance des os chez les adultes nous a permis de préciser l'allure ultérieure de la courbe, qui présentait évidemment un caractère hypothétique avant l'application de cette méthode.

La croissance linéaire (tête et corps seulement, la longueur de la queue étant un caractère sexuel secondaire) est plus rapide chez les mâles jusqu'à 4 ou 5 ans (âge de la maturité sexuelle). Elle se ralentit par la suite, mais continue, sinon jusqu'à la sénilité, du moins jusqu'à un âge avancé. La croissance des femelles se ralentit plus tard que celle des mâles, entre 6 et 7 ans, c'est-à-dire à l'époque de la première gestation et non au moment du premier accouplement. Chez les femelles adultes la croissance continue également, mais à un rythme plus lent que chez les mâles (environ 1,2 % par an, au lieu de 1,7 %). Bien que les différences moyennes soient assez faibles, il semble que les plus grands individus soient

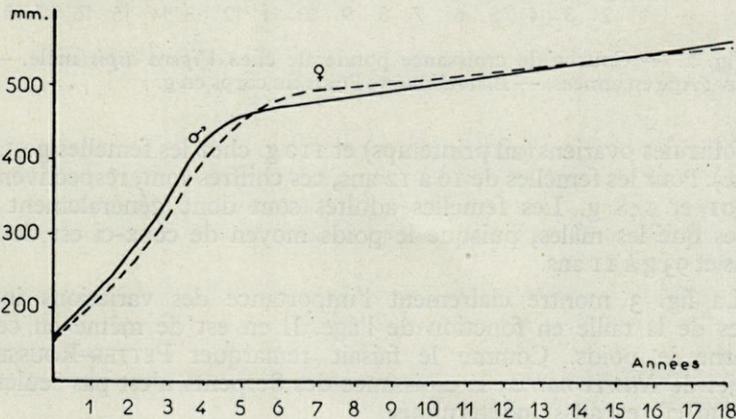


Fig. 1. — Courbe de croissance linéaire (tête et corps) chez *Vipera aspis*. — En abscisses : Age en années. — En ordonnées : Longueur du corps, en mm.

des mâles jusqu'à 5 ans, puis des femelles entre 5 et 12 à 15 ans et de nouveau des mâles chez les vieux individus (fig. 1). Tout se passe comme si l'activité sexuelle plus précoce des mâles ralentissait leur croissance de bonne heure, tout en lui permettant de continuer par la suite à un taux relativement élevé, tandis que les dépenses considérables nécessitées par le développement des œufs chez les femelles, si elles surviennent plus tard, limitent davantage la croissance des adultes.

La croissance pondérale peut être calculée chez les mâles (fig. 2). Il n'en est pas de même chez les femelles, puisque leur poids est fonction du cycle sexuel. De 7 à 9 ans, le poids moyen des femelles est de 74 g chez les individus qui ne se reproduisent pas, 98 g chez les femelles pourvues de

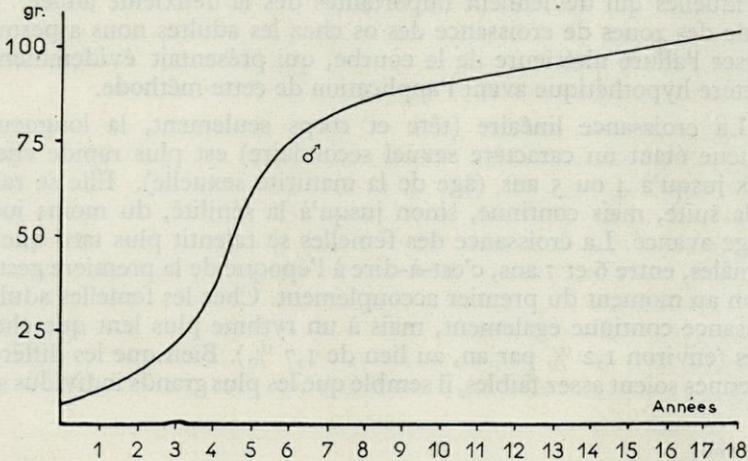


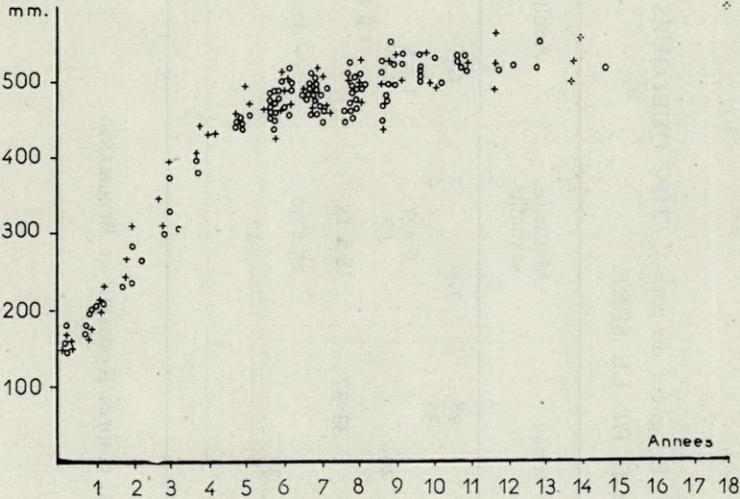
Fig. 2. — Courbe de croissance pondérale chez *Vipera aspis* mâle. — En abscisses : Age en années. — En ordonnées : Poids du corps en g.

gros follicules ovariens (au printemps) et 110 g. chez les femelles gestantes (en été). Pour les femelles de 10 à 12 ans, ces chiffres sont, respectivement, 92, 101 et 148 g. Les femelles adultes sont donc généralement plus lourdes que les mâles, puisque le poids moyen de ceux-ci est de 86 g à 8 ans et 93 g à 11 ans.

La fig. 3 montre clairement l'importance des variations individuelles de la taille en fonction de l'âge. Il en est de même en ce qui concerne le poids. Comme le faisait remarquer PÉTER-ROUSSEAU, au sujet de *Natrix natrix*, la croissance des Serpents n'est pas seulement continue, elle est aussi indéterminée.

Les observations effectuées par d'autres auteurs (SEIBERT et HAGEN 47, chez *Thamnophis radix* et *Ophiodryx vernalis*; FITCH, 49, chez *Crotalus*

viridis oreganus et *Pituophis catenifer*; HEYREND et CALL, 51, chez *Crotalus viridis lutosus* et *Masticophis taeniata*; CARPENTER, 52, chez *Thamnophis sirtalis*, *T. sauritus* et *T. butleri*, d'après la croissance dans la nature d'individus marqués) confirment la remarque précédente sur le caractère continu et indéterminé de la croissance chez les Serpents.



TAUX DE CROISSANCE ANNUEL (en % de la Longueur du corps), CHEZ QUELQUES SERPENTS,
SELON L'AGE ET LE SEXE.

	1 ^{re} année		2 ^e année		Maturité sexuelle		Adultes		Age moy. mat. sex. en mois
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
<i>Vipera aspis</i>	34	32	28	28	7,5	7	1,7	1,2	52-64
<i>Vipera berus</i>		53		35		9			52
<i>Crotalus v. lutosus</i>	33	39			6 à 9		1 à 5	1 à 2	40
<i>Crotalus v. oreganus</i>		48		26		10	1,8	0,4	40
<i>Masticophis taeniata</i>	26	22					1 à 2		
<i>Thamnophis radix</i>	50 à 60		25-37	33-37	8 à 15				28
<i>Thamnophis sirtalis, sauritus et butleri</i>	100				25 à 30			— de 2	28
<i>Ophedryx vernalis</i>	150 à 170			37					
<i>Lapemis hardwickei</i>	63		←—————		22				24
<i>Homalopsis buccata</i>	73		←—————						18
<i>Natrix vittata</i> (1)	169 à 245		←—————					3	12

(1) Les 3 dernières espèces sont des reptiles malais, d'après KOPSTEIN et BERGMANN.

taux de croissance chez les vieux spécimens est beaucoup moins marquée chez *Crotalus v. oreganus* (FITCH, 49) que chez *Crotalus v. lutosus* (HEYREND et CALL, 51).

La comparaison entre les différents taux de croissance annuels montre également que *Vipera aspis* est, de tous les Serpents étudiés, celui dont la croissance est la plus lente. Le taux de croissance durant les deux premières années est particulièrement faible. Nous avons d'ailleurs eu l'occasion de constater que, dans la nature, les vipéreaux sont très souvent sous-alimentés et beaucoup moins lourds que les individus du même âge élevés en terrarium. Ce fait est probablement dû à ce qu'ils n'acceptent pas de manger des insectes. Or, la plupart des Vertébrés qui sont la proie ordinaire des adultes sont trop gros pour eux.

Le nombre des espèces étudiées est beaucoup trop faible pour qu'il soit possible de généraliser avec certitude. Cependant il semble:

1° Que l'allure de la courbe de croissance linéaire soit semblable chez tous les Serpents et caractérisée par une croissance rapide jusqu'à l'âge de la maturité sexuelle et ralentie, mais continue, par la suite.

2° Que le taux de croissance annuel soit plus élevé chez les Colubridés que chez les Vipéridés et dans les pays chauds que dans les pays tempérés. Nous avons déjà fait ces observations au sujet de l'âge de la maturité sexuelle.

DIMORPHISME SEXUEL

Le dimorphisme sexuel des Serpents est généralement peu accentué. Chez *Vipera aspis*, il porte surtout sur la couleur, le nombre des plaques sous-caudales et la longueur relative de la queue.

La coloration de la Vipère aspic est essentiellement variable, la teinte de fond des téguments pouvant aller du jaune au brun foncé, en passant par le rouge et le gris, et cela aussi bien chez les mâles que chez les femelles. Le seul caractère distinctif réside dans les marques brunes ou noires (marques de la tête et des flancs, zig-zag dorsal) qui sont généralement plus nettes et foncées chez les mâles.

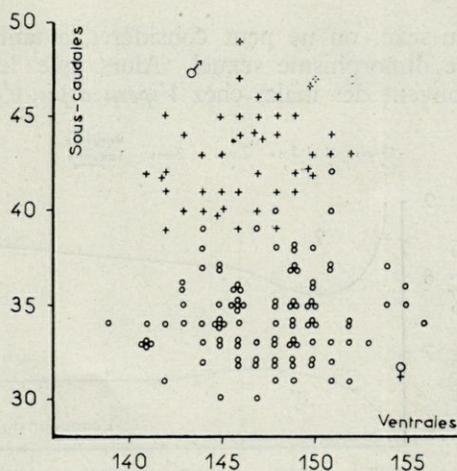


Fig. 4. — Corrélation entre les plaques ventrales et sous-caudales chez *Vipera aspis*. — En abscisses : Nombre de plaques ventrales. — En ordonnées, Nombre de plaques sous-caudales.

+ mâles.
o femelles.

Chez bon nombre d'espèces de Serpents, le nombre des plaques ventrales est plus élevé chez les femelles que chez les mâles. Ce n'est pas le cas dans notre population (fig. 4). Par contre le nombre de plaques sous-caudales est nettement plus grand chez les mâle et permet en général de reconnaître le sexe.

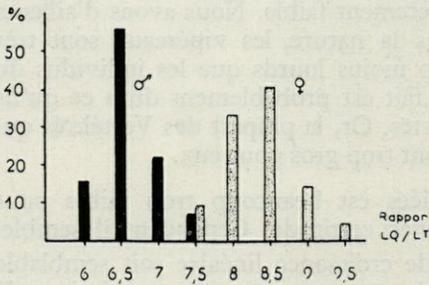


Fig. 5. — Pourcentage du nombre de mâles et des femelles, chez *Vipera aspis*, pour différentes valeurs du rapport Longueur queue/Longueur totale. — En abscisses : Valeurs du rapport L.Q./L.T. — En ordonnées : Pourcentage, par rapport au nombre total, des mâles ou des femelles.

Chez les adultes, le rapport longueur de la queue/longueur totale est de 6,6 à 7,5 chez les mâles (moyenne = 5,8) et de 7,3 à 9,8 chez les femelles (moyenne = 8,36). Ce rapport varie d'ailleurs avec l'âge. Chez les femelles, la queue est proportionnellement très courte avant la naissance et chez les vieux individus, un peu plus longue chez les jeunes bêtes. Chez les mâles, les variations du rapport L. Q./L. T. sont moins nettes et celui-ci paraît stable après la maturité sexuelle (fig. 6).

Puisque le taux de croissance de la longueur du corps varie en fonction de l'âge et du sexe, on ne peut considérer la taille comme un très bon exemple de dimorphisme sexuel. Alors que les plus grands spécimens sont souvent des mâles chez *Vipera aspis*, c'est le contraire que l'on remarque

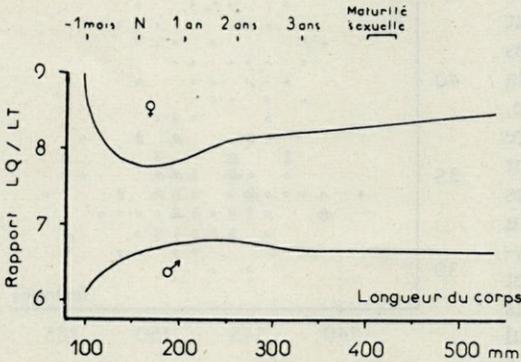


Fig. 6. — Variations du rapport L.Q./L.T., en fonction de la longueur du corps, chez *Vipera aspis*. — En abscisses : Longueur du corps, en mm. — En ordonnées : Valeurs du rapport L.Q./L.T. — N = Naissance.

chez *Vipera berus* (VOLSOE, 44). Mais dans les deux cas, les différences sont faibles. Il en est de même chez *Elaphe longissimus*, par exemple. Chez d'autres Serpents, au contraire, l'un des deux sexes est nettement plus grand et lourd que l'autre. Ce sont généralement les femelles dans les genres *Natrix*, *Thamnophis*, *Malpolon*, *Micrurus*, *Aspis*, chez *Crotalus cerastes* et *Elaphe scalaris*. Ce sont les

mâles dans les genres *Coronella*, *Pituophis*, *Crotalus* (sauf *C. cerastes*), *Agkistrodon* et chez *Coluber viridiflavus*. Chez *Natrix natrix*, le dimorphisme est particulièrement accentué.

SEX RATIO ET FÉCONDITÉ

Pour notre étude du cycle sexuel, nous avons volontairement capturé deux fois plus de femelles que de mâles. On ne peut donc en tenir compte et nos observations antérieures restent inchangées. La proportion des mâles est très supérieure lors des captures de printemps (284 mâles et 101 femelles), parcequ'ils se déplacent beaucoup au moment de l'accouplement. Au contraire, durant l'été, la proportion des femelles est plus élevée (287 mâles et 386 femelles), parcequ'elles sont moins agiles et, durant la gestation, recherchent davantage le soleil et sont donc plus visibles. Il semble que, dans la nature, les sexes soient en nombre égal et le recensement de tous les individus d'une zone restreinte (16 mâles et 17 femelles), confirme cette impression. VOLSOE (44) arrive à la même conclusion chez *Vipera berus*.

Tous les cas connus (FORBES, 40; VOLSOE, 44; KLAUBER, 56), montrent que le rapport des sexes à la naissance est très voisin de 1 chez les Serpents (1). Il n'en est pas de même pour les adultes et, comme chez *Vipera aspis*, l'un ou l'autre sexe domine selon l'époque des chasses (SEIBERT et HAGEN, 47; BLANCHARD, 37; FITCH, 49 etc...). Cependant les études de KLAUBER (36), qui portent sur 8240 Crotales d'espèces variées et de JULIAN (51) qui a observé pendant 10 ans 1902 *Crotalus viridis* et 1056 *Masticophis taeniata* marqués, semblent démontrer qu'il y a réellement, chez les adultes de ces espèces, davantage de mâles que de femelles, ce qui serait dû à une mortalité supérieure des femelles. Nous ne pensons pas que ce phénomène soit général chez les Serpents.

La fécondité est difficile à évaluer chez *Vipera aspis* puisque les femelles ne se reproduisent pas régulièrement. La durée moyenne du cycle sexuel dépend sans doute de beaucoup de facteurs (notamment de la quantité de nourriture disponible), mais le plus important d'entre eux est la température qui conditionne directement la rapidité de la digestion et donc la reconstitution des réserves nécessaires à la maturation des ovules. De ce point de vue, nous pouvons reconnaître différentes populations :

1° Dans l'Indre (d'après ROLLINAT, 34), à quelques exceptions près, les Vipères se reproduisent tous les ans. Sur 23 portées, cet auteur trouve

(1) KOPSTEIN (38) et BERGMANN (50) trouvent l'un et l'autre 57 % de femelles et 43 % de mâles chez *Natrix vittata*, et ce aussi bien chez les jeunes que chez les adultes. Toutefois, leurs études n'ont porté que sur 436 spécimens, dont 105 jeunes seulement et peu ou pas de nouveau-nés.

154 embryons, soit en moyenne 6,69 par portée. Si nous admettons un sex ratio de 1, le coefficient de natalité annuel (1) serait donc voisin de 3 par unité de population adulte.

2° Dans le sud de la Loire Atlantique et le nord de la Vendée, les femelles se reproduisent en moyenne tous les deux ans (97 femelles gestantes ou pourvues de gros ovules sur 178). 28 femelles nous ont donné 174 embryons, soit 6,22 en moyenne. Le coefficient de natalité (2) serait donc de 1,69 par an et par unité de population adulte.

3° Dans le centre de la Loire Atlantique, les femelles se reproduisent tous les 3 ou 4 ans. En 1942-46, sur 44 femelles capturées en juillet et août, 11 seulement étaient gravides. En 1953-54, la proportion s'est élevée à 15 sur 40. Sur 23 portées, nous avons obtenu 168 embryons, soit 6,72 en moyenne par portée. Le coefficient de natalité annuel varierait donc entre 0,84 et 1,26.

Dans les 3 cas, c'est surtout le nombre des embryons vivants qui a été compté. Or il existe une certaine mortalité chez les jeunes au moment de la naissance, surtout lorsque la mère a été capturée sans ménagements. Comme nous ne disposons d'aucun moyen pour calculer l'importance de cette mortalité dans la nature, nous la comptons avec la mortalité des jeunes.

Le nombre des embryons par femelle varie de 2 à 12. Parmi les Vipères disséquées, le nombre d'ovules mûrs est en moyenne de 7,22 par femelle. On voit qu'un très petit nombre d'entre eux seulement est frappé d'atrésie au moment de la ponte ovulaire ou n'est pas fécondé dans les oviductes. Chez *Vipera berus* (VOLSOE, 44), la différence entre le nombre de follicules mûrs et le nombre d'embryons est supérieure : les moyennes sont respectivement 12,8 et 9,56. L'ovaire droit contient généralement davantage de follicules que l'ovaire gauche, mais l'apport de chacun d'eux varie dans des proportions considérables. Comme le montre l'observation des corps jaunes chez les femelles gestantes, il est assez fréquent qu'un ovule de l'ovaire droit passe dans l'oviducte gauche et inversement.

(1) Le coefficient de natalité annuel par unité de population adulte est fonction du nombre des jeunes par portée, du nombre des portées par an (chiffre généralement inférieur à 1 chez les Serpents paléarctiques) et du rapport des sexes. Il nous semble plus logique de calculer ce coefficient par rapport à la population adulte, plutôt que par rapport à la population totale, puisque celle-ci est généralement inconnue et, de toute façon, varie beaucoup au cours de l'année. Dans le sud de la Loire Atlantique, par exemple, le coefficient de natalité annuel est égal à : $6,22$ (le nombre des jeunes par portée) \times $97/178$ (la proportion des femelles qui se reproduisent chaque année) \times $1/2$ (la proportion des femelles dans la population adulte) = 1,66.

Nombre d'embryons (ou d'œufs) par portée	Nombre de portées en fonction du nombre :				des œufs
	Indre	Sud L. I	Puceul	Total embr.	Œufs L. I.
2	3	5		5	
3			2	2	1
4	3	3	2	8	3
5	5	2	6	13	2
6	3	5	3	11	4
7	8	3	2	13	6
8		4	4	8	3
9	1	4	2	7	2
10			2	2	4
11	2	1	2	5	2
12	1	1		2	

La fécondité des femelles de 5 et 6 ans qui se reproduisent n'est jamais très élevée. En dehors de ce cas, ni l'âge ni la taille ne semblent avoir une influence déterminante sur le nombre des jeunes par portée

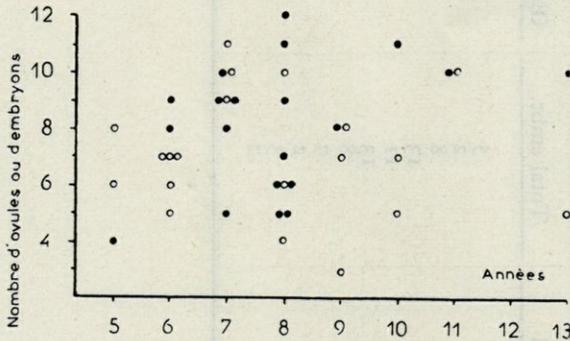


Fig. 7. — Nombre d'œufs ou d'embryons par portée, en fonction de l'âge, chez *Vipera aspis*. — En abscisses : Age en mois. — En ordonnées : Nombre d'œufs (o) ou d'embryons (●).

(fig. 7). Il est possible que 2 phénomènes, agissant en sens contraire, expliquent ce fait : si les femelles de grande taille (et donc souvent les plus âgées) peuvent amener davantage de follicules ovariens à maturité, les individus génétiquement les moins féconds ont, de leur côté, plus de chance de grandir rapidement. Notre échantillon de population est trop

faible pour qu'on puisse avoir une certitude, mais les résultats n'excluent pas une baisse de fécondité chez les vieilles femelles, analogue à celle que KLAUBER (36) a trouvé chez *Crotalus confluentus*.

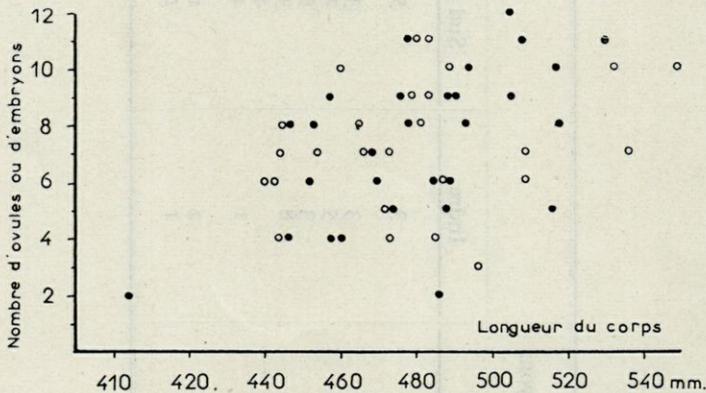


Fig. 8. — Nombre d'œufs ou d'embryons par portée, en fonction de la longueur du corps, chez *Vipera aspis*. — En abscisses : Longueur du corps en mm — En ordonnées : Nombre d'œufs (o) ou d'embryons (●).

Comparé à celui d'autres Serpents ovovivipares, le coefficient de natalité de *Vipera aspis* paraît faible. Les rares études qui donnent, en même temps que le nombre des jeunes par portée, le pourcentage des femelles gestantes et le rapport des sexes, fournissent les résultats suivants:

COEFFICIENT DE NATALITÉ ANNUEL, PAR UNITÉ DE POPULATION ADULTE,
CHEZ QUELQUES SERPENTS.

AUTEURS	Espèces	Nombre de jeunes par portée	% ♀ gravides	Sex ratio % ♀	Coefficient de natalité
BERGMANN	<i>Lapemis hardwickei</i>	1,9	?	53	— de 1
SAINTE GIRONS	<i>Vipera aspis</i> I	6,7	31	50	1,04
WOODBURY & al.	<i>Crotalus v. lutosus</i> (1)	5,5	49	40,5	1,09
SAINTE GIRONS	<i>Vipera aspis</i> II	6,2	54,5	50	1,69
KLAUBER	<i>Crotalus confluentus</i>	7,3	82	46,6	2,80
ROLLINAT	<i>Vipera aspis</i>	6,7	90	50	3
VOLSOE	<i>Vipera berus</i>	9,6	68	50	3,25
CARPENTER	<i>Thamnophis butleri</i>	9	67	47,4	2,86
CARPENTER	<i>Thamnophis sauritus</i>	10	65	50	3,25
CARPENTER	<i>Thamnophis sirtalis</i>	18	65	48	5,62
TINKLE	<i>Thamnophis s. proximus</i>	13	88	50	5,72

(1) Selon FITCH (49), le coefficient de natalité de *Crotalus viridis oreganus* serait de 1,25 par unité de population totale, (celle-ci étant calculée juste avant la date des naissances), soit, d'après les chiffres de cet auteur, 2,31 par unité de population adulte.

La comparaison des études de CARPENTER (52) et TINKLE (57) montre que chez *Thamnophis sauritus* — comme chez *Vipera aspis* — les races ou populations méridionales présentent un coefficient de natalité plus élevé que celui des races septentrionales.

Crotalus viridis est le Serpent qui se rapproche le plus de *Vipera aspis*, par sa fécondité et son coefficient de natalité. Il semble que les Serpents dont la croissance est rapide soient aussi ceux dont la fécondité est la plus élevée. Cela peut être dû à une nourriture plus abondante (notamment grâce à un régime plus éclectique) et surtout à l'activité plus grande, à température égale, des diastases digestives.

STRUCTURE DES POPULATIONS MORTALITÉ ET LONGÉVITÉ

Jusqu'à 3 ans, la taille permet de déterminer l'âge sans risque d'erreur. Il n'en est pas de même par la suite et c'est là que la méthode de BRYUZGIN est précieuse. Les individus que nous avons disséqués ne représentent malheureusement pas une population homogène. Nous pouvons distinguer : 1) les spécimens de Puceul, tous capturés dans un cercle de 500 m. de diamètre, où la densité des Vipères est faible et où le

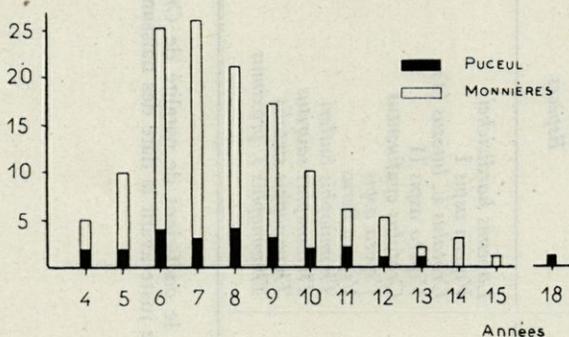


Fig. 9. — Décroissance des classes d'âge, dans 2 populations de *Vipera aspis* adultes. — En abscisses : Age en années. — En ordonnées : Pourcentage des individus des deux sexes.

cycle reproducteur dure 3 à 4 ans. 2) les spécimens de Monnières et de La Roche-sur-Yon, qui représentent deux populations distinctes, mais que nous grouperons car elles ont deux caractéristiques communes : l'extrême densité des Vipères et un cycle reproducteur ne durant que 2 ans en moyenne. Dans tous les cas l'habitat est analogue : des haies

du bocage atlantique ou les lisières des bois et taillis.

Nous n'avons capturé que des spécimens adultes. Les classes d'âge de 4, 5 et 6 ans ne sont donc pas représentées normalement dans notre échantillon. Mais pour les animaux de plus de 7 ans, il ne semble pas qu'aucune erreur systématique ait été commise.

On remarque (fig. 9) que la décroissance numérique des groupes annuels est lente, particulièrement chez les Vipères de Puceul, ce qui indique un taux de mortalité relativement faible — fait prévisible d'ailleurs, puisque nous avons vu que le coefficient de natalité était, lui aussi, très peu élevé.

Bien que notre échantillon soit beaucoup trop restreint, nous avons tenté une représentation graphique de la structure théorique des populations de Vipères, au centre de la Loire Atlantique d'une part, dans le Sud du département d'autre part (fig. 10). Ces courbes sont basées sur les 3 faits que nous connaissons :

le coefficient de natalité, la décroissance numérique des classes d'âge et la longévité potentielle. Mais les variations du taux de mortalité chez les jeunes, entre la naissance et la maturité sexuelle, sont purement hypothétiques. La mortalité des adultes paraît voisine de 20 % par an à Puceul et de 25 % à Monnières et

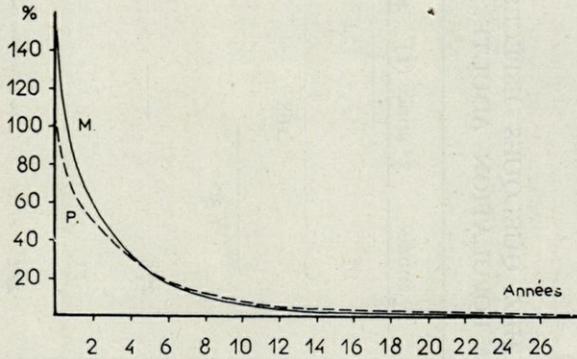


Fig. 10. — Structure théorique des populations de Vipères, dans le Centre de la Loire Atlantique (Puceul) et le Sud de la Loire Atlantique (Monnières). — En abscisses : Age en années. — En ordonnées : Pourcentage des individus, par rapport au nombre total de la population adulte.

La Roche-sur-Yon, ce qui est relativement faible mais nettement supérieur au chiffre que nous avons calculé en 1952.

L'interprétation des rares études effectuées sur la structure des populations de Serpents est toujours difficile. Dans ses captures hivernales seulement (il semble que chez *Vipera berus* les jeunes hivernent avec les adultes, ce qui n'est pas le cas de tous les Serpents), VOLSOE (44) trouve 82 jeunes de l'année, 137 adolescents et 81 adultes. Les 32 ♀ pourvues de gros ovules qui ont été capturées auraient donné 306 jeunes; la mortalité des nouveau-nés est donc extrêmement forte durant les premiers mois de leur vie. Sur 831 *Crotalus confluentus*, KLAUBER (36) trouve 229 jeunes, 85 adolescents et 285 adultes (qui ont dû donner naissance à 798 jeunes). Dans les deux cas, le pourcentage des jeunes de l'année par rapport à la population adulte est identique : 27,3 et 26,7 %, et la mortalité des nouveau-nés durant les premiers mois très élevée : 73 et 71 %. La population de la cave d'hivernage suivie pendant 10 ans par WOODBURY et al. (51) n'a fourni qu'un nombre infime de jeunes. Mais la décroissance numérique

NOMBRE D'INDIVIDUS PAR CLASSE D'ÂGE, CHEZ QUELQUES ESPÈCES DE SERPENTS,
EN POURCENTAGE DE LA POPULATION ADULTE.

	Naissance	1 ^{re} année	2 ^e année	3 ^e année (1)	4 ^e année (1)	Adultes
<i>Crotalus v. oreganus</i> (FITCH, 49).	231	41	17	24		100
<i>Vipera berus</i> (VOLSOE, 44).	378	101		168		100
<i>Crotalus confluentus</i> (KLAUBER, 36).	620	80	30		← — — —	100
<i>Thamnophis radix</i> (SEIBERT et HAGEN, 47).		418	275		← — — — — —	100
<i>Pituophis catenifer</i> (FITCH, 49).		67	11		← — — — — —	100
<i>Opheodrys vernalis</i> (SEIBERT et HAGEN, 47).		169	281		← — — — — —	100
<i>Phyllorhynchus decurtatus</i> (BRATTSTROM, 53).		146	80		← — — — — —	100

(1) Si les individus ne sont pas encore adultes.

des adultes marqués montre une mortalité moyenne de 21 à 22 % par an. D'après FITCH (49), la mortalité est très élevée durant les 6 premiers mois de la vie chez *Crotalus viridis*, mais se ralentit beaucoup par la suite. Pour les individus marqués, le pourcentage des reprises au bout de 6 à 9 ans fut de 43 % chez les grands adultes, de 39 % chez les jeunes et les subadultes et de 18 % chez les jeunes de l'année. La mortalité annuelle maximum serait donc de 10 à 20 % et peut-être moins, puisque les individus non repris ont pu tout simplement émigrer.

Chez 3 espèces de *Thamnophis*, CARPENTER (52) estime que la mortalité des jeunes dépasse 50 % durant les 6 premiers mois. D'après une population de 384 *Thamnophis radix*, marqués et suivis durant 1 an, SEIBERT (51) admet que la mortalité est voisine de 20 % par an. Enfin nous-même (52) avons recensé toute la population d'une zone restreinte. En 1 an, sur 41 Vipères adultes, 7 disparaissent et ne sont pas retrouvées par la suite, ce qui représente une mortalité maximum de 16,4 %.

En conclusion on peut admettre provisoirement que chez les Serpents (et particulièrement les espèces ovovivipares) :

1° Le coefficient de natalité et le taux de mortalité varient selon l'espèce et, dans une proportion presque égale, selon la localité.

2° La mortalité des jeunes durant les premiers mois de la vie (entre la naissance et la fin de l'hivernage) est considérable, généralement supérieure à 50 %.

3° Le taux de mortalité des adultes est relativement faible et doit varier entre 15 et 30 % par an, selon les populations.

Il semble également qu'il existe des différences entre les Viperidés et les Colubridés. Chez les premiers, la mortalité paraît proportionnellement plus forte durant les premières années (probablement par manque de nourriture), puis se ralentit beaucoup et est faible chez les adultes. Chez les Couleuvres, au contraire, le taux de mortalité varie moins et semble inférieur chez les jeunes (tout au moins après les 6 premiers mois) et plus élevé chez les adultes. Cette différence est probablement due à l'alimentation beaucoup plus éclectique de la plupart des Colubridés. Si cette hypothèse est exacte, des Serpents comme *Coronella*, *Macroprotodon*, etc..., dont le régime est étroitement spécialisé, présenteraient des populations assez semblables à celles des Vipères, avec un nombre d'adultes supérieur à celui des impubères de plus de 1 an.

La longévité des Serpents en captivité (où ils sont soustraits à l'activité des prédateurs, mais, pour le reste, placés dans des conditions plutôt défavorables), varie entre 15 et 25 ans chez les Colubridés et les Vipéridés. Dans la nature, où les vieux spécimens sont excessivement rares, l'examen des zones de croissance des os a montré une *Natrix natrix* femelle de 19 ans (PETER-ROUSSEAU, 53) et une *Vipera aspis* mâle de 18 ans. Nous pensons, comme la majorité des auteurs, que la sénilité ne doit jouer qu'un rôle infime dans la structure des populations de Serpents, la longévité potentielle (vraisemblablement entre 20 et 30 ans, peut-être

davantage) étant très supérieure à la longévité réelle. Cependant CARPENTER (52), dans une étude approfondie d'une population de *Thamnophis*, estime que, d'après les classes de dimensions, la sénilité peut exercer une influence notable. Il constate également que la mortalité par prédation semble assez faible. Dans les conditions particulièrement favorables aux Serpents où il a travaillé, ses conclusions sont certainement justes, mais nous ne pensons pas qu'on puisse les généraliser.

OUVRAGES CITÉS

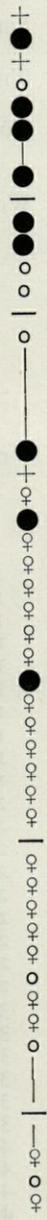
- BERGMANN (R.-A.-M.), 1949. — The anatomy of *Lapemis hardwickei* Gray, *Konik. Ned. Akad. Wetens. Proc.*, LII, n° L, p. 1-9.
- BERGMANN (R.-A.-M.), 1950. — The life of *Natrix vitatta* (L.), *Zool. Med. Leiden*, XXXI, n° 1, p. 1-11.
- BERGMANN (R.-A.-M.), 1951. — The anatomy of *Homalopsis buccata*, *Konik. Ned. Akad. Wetens. Proc.*, LIV, n° 5, p. 511-524.
- BLANCHARD (F.-N.), 1937. — Data on natural history of the Red-bellied Snake, *Storeria occipitomaculata*, in Northern Michigan, *Copeia*, n° 3, p. 151-162.
- BRATTSTROM (B.-H.), 1953. — Notes on a population of Leaf-nosed Snakes, *Phyllorhynchus decurtatus perkinsi*, *Herpetologica*, IX, n° 2, p. 57-64.
- BRYUZGIN (V.-L.), 1939. — Un procédé commode pour reconnaître l'âge et la croissance des Reptiles, *C. R. Acad. Sci. U. R. S. S.*, XXIII, p. 403-405.
- CARPENTER (C.-C.), 1952. — Growth and maturity of three species of *Thamnophis* in Michigan, *Copeia*, n° 4, p. 237-243.
- FITCH (H.-S.), 1949. — Study of Snake population in Central California, *Amer. Midl. Nat.*, XLI, n° 3, p. 513-579.
- FORBE (T.-R.), 1940. — A notes on Reptilian sex ratio, *Copeia*, n° 2, p. 132.
- HEYREND (F. La M.), CALL (A.), 1951. — Growth and age in Western Striped Racer and Great basin Rattlesnake, *Herpetologica*, VII, n° 1, p. 28-40.
- JULIAN (G.), 1951. — Sex ratio of the winter populations, *Herpetologica*, VII, n° 1, p. 21-24.
- KLAUBER (L.-M.), 1936. — A statistical study of the Rattlesnakes : I introduction; II Sex ratio; III Birth rate, *Occ. Pap. San Diego Soc. Nat. Hist.*, n° 1, p. 1-24.
- KLAUBER (L.-M.), 1937. — A statistical study of the Rattlesnakes : IV The growth of the Rattlesnakes, *Occ. Pap. San Diego Soc. Nat. hist.*, n° 3, p. 1-56.
- KLAUBER (L.-M.), 1956. — Rattlesnakes, their habits, life histories and influence on mankind, Vol. I et II, *Berkeley and Los Angeles, University of California press*, 1,476 p.
- KOPSTEIN (F.), 1938. — Ein Beitrag zur Eierkunde und zur Fortpflanzung der malaiischen Reptilien, *Bull. Raffles Mus. Singapore*, XIV, n° 12, p. 81-167.
- PETTER-ROUSSEAU (A.), 1953. — Recherches sur la croissance et le cycle d'activité testiculaire de *Natrix natrix helvetica* (Lacépède), *La Terre et la Vie*, C, n° 4, p. 175-223.
- ROLLINAT (R.), 1934. — *La Vie des Reptiles de la France centrale*, Paris, Delagrave, 337 p.
- SAINT GIRONS (H.), 1946. — Croissance, cycle annuel et mues chez *Vipera aspis*, *Bull. Soc. Zool. France*, LXXI, n° 4-5 p. 198-203.
- SAINT GIRONS (H.), 1952. — Écologie et éthologie des Vipères de France, *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11^e sér., XIV, p. 263-343.

- SAINT GIRONS (H.), 1957. — Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* (L.) dans l'Ouest de la France, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, XCI, p. 284-350.
- SEIBERT (H.-C.), 1951. — Population density of Snakes on Penikese island, Massachusetts. *Copeia*, n° 4, p. 314.
- SEIBERT (H.-C.), HAGEN (C.-W.), 1947. — Studies on population of Snakes in Illinois *Copeia*, n° 1, p. 6-22.
- TINKLE (D.-W.), 1957. — Écology maturation and reproduction of *Thamnophis sauritus proximus*, *Ecology*, XXXVIII, n° 1, p. 69-77.
- VOLSOE (H.), 1944. — Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus*, *Spolia Zool. Mus. Hauniensis*, Copenhagen, V, p. 1-172.
- WOODBURY (A.-M.) et al., 1951. — A Snake den in Tooele County, Utah, *Herpetologica*, VII, n° 1, p. 1-52.

Tableau I : FEMELLES

n°	Date	Loc.	Age	P.	L.C.	L.Q.	V.	Sc.	Œufs Embr.	
									g d	g d Stade
5	31- III	M		62	505	69	142	34		+
6	1- IV	M	7	78	479	56	151	31		—
9	1- IV	M	15	67	515	70	151	33		
10	11- IV	R	10	104	507	73	143	34		●
11	11- IV	R	10	104	508	62	145	30		●
12	11- IV	R	9	86	464	68	149	35		●
13	11- IV	R	8	91	460	61	146	32	3-7	●
14	13- IV	R	7	105	489	65	147	32	3-7	●
15	13- IV	R	6	84	466	65	150	35	3-4	●
16	13- IV	R	6	83	454	56	141	33		○
17	14- IV	R	10	78	501	57	147	30		○
18	15- IV	R	4	56	397	56	141	33		○
19	15- IV	R	9	64	447	63	149	38		○
21	15- IV	R	11	143	532	70	149	33	2-8	○
22	15- IV	R	7	62	493	72	149	31		—
23	15- IV	R	6	60	486	64	142	31		+
24	18- IV	R		103	484	66	155	36	4-5	●
25	18- IV	R	7	91	479	66	148	34	4-5	●
26	18- IV	R	7	94	483	64	149	38	4-7	●
27	20- IV	R	9	74	524	66	147	32		○
28	20- IV	R	9	118	510	74	145	33		○
29	20- IV	R	6	61	456	59	144	32		—
30	21- IV	R	7	91	479	67	141	33	2-6	●
31	22- IV	R	10	112	536	74	146	35	4-3	●
34	26- IV	R	8	61	444	61	152	34	4-0	●
35	26- IV	R	6	70	473	62	149	34	2-3	●
36	5- V	M	6	45	435	60	145	34		—
38	11- V	R	6	101	486	64	149	35	4-2	●
40	12- V	R		84	440	70	145	37	4-2	●
42	21- V	P	12	84	517	71	149	34		+
43	21- V	P		46	423	60	141	34		—
45	28- V	R	6	88	444	59	146	33	2-5	●

n°	Date	Loc.	Age	P.	L.C.	L.Q.	V.	Sc.	Œufs Embr.	
									g d	g d Stade
48	29-	V	R	7	100	508	63	150	34	
49	29-	V	R	9	68	473	73	151	42	3-4
50	29-	V	R	11	68	521		149		
51	30-	V	R	8	83	523	70	156	34	
52	30-	V	R		95	509		153		2-4
53	30-	V	R	5	56	442	54	152	31	2-4
54	2-	VI	R	6	48	460	60	154	35	
55	2-	VI	R	5	87	445	60	150	34	3-5
56	3-	VI	R		62	440	60	146	36	
58	3-	VI	R	9	94	481	71	146	36	2-6
59	3-	VI	R	8	110	509	65	148	35	3-4
60	3-	VI	R	6	80	470	61	149	33	
61	3-	VI	R	7	70	454	70	149	37	
62	5-	VI	R	8	87	470	65	150	36	
63	5-	VI	R	8	99	451	62	145	33	
64	6-	VI	R	7	92	513	70	150	35	
65	6-	VI	R	5	57	451	64	147	32	
66	7-	VI	R	7	72	507	76	146	35	
67	7-	VI	R	6	65	473	67	150	34	
68	9-	VI	R	13	138	549	74	149	35	4-6
69	9-	VI	R	11	116	530	66	148	32	
71	10-	VI	R	7	93	457	60	152	34	4-5
72	10-	VI	R	9	97	496	61	153	33	2-1
73	12-	VI	M	8	107	470	65	146	35	3-3
75	13-	VI	M	7	112	476	65	141	33	4-5
77	15-	VI	M		75	446	59	148	31	4-4
78	15-	VI	M	8	110	485	71	147	39	2-4
80	16-	VI	P	9	115	550	74	146	36	
81	16-	VI	P	7	126	494	71	148	40	3-7
82	19-	VI	M	6	80	485	63	146	33	1-3
83	19-	VI	M	7	93	488	74	143	39	2-3
84	19-	VI	P	11	143	517	75	146	35	5-5
85	25-	VI	M	5	64	446	54	151	40	1-3
87	27-	VI	M		96	452	70	150	38	3-3
88	28-	VI	M		91	478	70	149	37	4-7
89	30-	VI	M		115	505	75	150	35	4-5
90	1-	VII	M	8	58	446	66	141	34	
91	1-	VII	M	7	111	478	64	147	33	3-5
93	3-	VII	M	9	148	518	64	145	34	7-1
94	5-	VII	M	8	83	474	59	149	38	
95	13-	VIII	R	8	104	490	60	149	33	4-5
96	14-	VIII	R		98	486	64	150	32	1-1
99	15-	VIII	P	6	97	467	67	139	34	
100	15-	VIII	R	9		495		146		
101	19-	VIII	M	8		505		153		3-9
102	20-	VIII	M	7	69	464	68	145	37	
104	23-	VIII	M	6	67	498	66	145	34	
105	23-	VIII	M	5	60	439	61	143	35	
106	24-	VIII	M	7	80	462	70	145	37	
107	24-	VIII	M	7	78	445	57	145	34	
109	26-	VIII	P	10	175	530	64	145	35	4-7
110	28-	VIII	P	5	88	456	59	146	32	
112	30-	VIII	P	8	115	489	69	150	32	1-5



n°	Date	Loc.	Age	P.	L.C.	L.Q.	V.	S.c	œufs embr.		Stade
									g d	g d	
114	5- IX	P	8	160	508	68	144	33		3-8	♀
115	14- IX	P	6	118	453	62	150	33		4-4	♀
116	19- IX	P	6	125	489	67	148	38		4-5	♀
119	23- IX	M	10	104	496		143				○
120	23- IX	M	6	86	519	72	144	34			
121	25- IX	M	12	110	518	67	152	33			○
124	29- IX	P	7	62	491	65	146	35			
125	6- X	P	9	86	520	65	151	37			—
127	11- X	M	9	83	536	74	149	37			
130	4- XII	M	8	60	497	63	148	33			
133	15- I	M	6	58	496	70	151	37			+
139	11- II	M		84	465	71	150	36			○
142	8- V	P	11	134	524	81	143	36			—
143	24- V	P	10	97	514	72	155	35			●
144	3- VI	M		41	478	62	148	35			
145	20- VI	P	8	97	492	68	148	33			
146	20- VI	P	13	123	516	72	144	38	2-3		♀
152	3-VIII	R		80	503	67	149	32			○
153	3-VIII	R		97	503	73	151	32			

LÉGENDE

Loc. : Localité. P = Puceul, M = Monnières, R = La Roche-sur-Yon.

P. : Poids total, en grammes.

L.C. : Longueur de la tête et du corps, en millimètres.

L.Q. : Longueur de la queue, en millimètres.

V. : Nombre de plaques ventrales.

Sc. : Nombre de paires de plaques sous-caudales.

œufs : Nombre de follicules ovariens dans l'ovaire gauche (g) et dans l'ovaire droit (d).

embr. : Nombre d'embryons dans l'oviducte gauche (g) et dans l'oviducte droit (d).

Stade : stade de l'animal au cours de son cycle sexuel :

♀ = Femelle gestante

● = Femelle en œstrus, pourvue de gros ovules

○ = Femelle en œstrus, pourvue de petits ovules et ne s'étant pas reproduite l'année précédente

+ = Femelle en œstrus, pourvue de petits ovules et s'étant reproduite l'année précédente

| = Femelles en anoestrus, pourvues de petits ovules et s'étant reproduites l'année précédente.

— = Femelles en anoestrus, pourvues de petits ovules et ne s'étant pas reproduites l'année précédente.

Tableau II : MALES

n°	Date	Loc	Age	P.	L.C.	L.Q.	V.	Sc.
1	24- III	M	9	80	436	79	143	42
2	24- III	M	12	74	489	91	145	47
3	24- III	M	4	56	404	71	149	41
4	31- III	M	8	79	470	77	143	40
7	1- IV	M	8	80	446	88	143	44
8	1- IV	M	5	79	451	80	148	41
20	15- IV	M	6	45	425	75	151	44
32	22- IV	M	6	83	460	80	144	40
33	22- IV	M	9	90	497	93	146	44
37	5- V	M	6	50	461	79	150	42
39	11- V	M	12	100	520	85	147	40
41	21- V	P		96	506	96	147	46
44	27- V	M	12	122	567	93	151	43
46	29- V	R	4	58	441	81	146	45
47	29- V	R	14	71	500		143	
57	3- VI	R	7	75	482	92	146	49
70	9- VI	M	14	94	527	103	152	47
74	12- VI	M	11	88	521	90	148	45
76	13- VI	M	9	92	524	96	145	41
79	15- VI	P	7	67	460	84	144	41
86	27- VI	M	10	85	535	100	147	44
92	3- VII	M	7	92	513	82	152	43
97	14- VIII	R	8	82	487	80	142	41
98	15- VIII	P	6	110	485	85	140	41
103	20- VIII	M	7	103	510	80	148	39
108	26- VIII	P	8	110	506	90	145	43
111	28- VIII	P		101	510			
113	30- VIII	P	6	95	509	92	146	41
117	22- IX	M	10	79	493	92	148	46
118	22- IX	M		66	477	83	146	45
122	29- IX	P	5	82	495	40	149	47
123	29- IX	P	6	92	502	83	147	42
126	6- X	P	4	60	430	75	142	39
128	4- XII	M		76	487	75	145	40
129	4- XII	M	6	59	470	82	149	41
131	28- XII	M		89	489	86	141	42
132	28- XII	M	5	72	472	83	145	40
134	15- I	M	10	81	496	82	144	43
135	16- I	M		81	502		152	
136	16- I	M	7	55	462	83	147	44
137	16- I	M		69	489	86	142	42
138	1- II	M	18	180	595	110	150	47
140	25- II	M		68	479	91	142	45
141	25- II	M	9	84	533	87	150	43
147	22- IX	P		100	532		145	
148	2- VIII	R	9	104	508	92	150	42
149	2- VIII	R		81	480	83	146	39
150	3- VIII	R	8	69	539	91	147	45
151	3- VIII	R	7	61	460	84	148	44
154	3- VIII	R		76	495	97	150	47
155	17- III	M	14	110	555		150	

LÉGENDE

Loc. : Localité. P = Puceul, M = Monnières, R = La Roche-sur-Yon.

P. : Poids total, en grammes.

L. C. : Longueur de la tête et du corps, en millimètres.

L. Q. : Longueur de la queue, en millimètres.

V. : Nombre de plaques ventrales.

Sc. : Nombre de paires de plaques sous-caudales.