



HAL
open science

LE CYCLE SEXUEL DE VIPERA ASPIS (L.) EN MONTAGNE

Hubert Saint Girons

► **To cite this version:**

Hubert Saint Girons. LE CYCLE SEXUEL DE VIPERA ASPIS (L.) EN MONTAGNE. Vie et Milieu , 1973, XXIII, pp.309 - 328. hal-02982412

HAL Id: hal-02982412

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02982412>

Submitted on 28 Oct 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.

LE CYCLE SEXUEL DE *VIPERA ASPIS* (L.) EN MONTAGNE

par Hubert SAINT GIRONS

Laboratoire d'Evolution des Etres organisés,
Université de Paris VI

SOMMAIRE

L'étude de *Vipera aspis* en montagne montre que le raccourcissement de la période de vie active modifie nettement le cycle sexuel des femelles, alors que celui des mâles reste du même type qu'en plaine.

Le cycle sexuel des Serpents a été étudié chez un certain nombre d'espèces (voir SAINT GIRONS, 1966, pour la bibliographie), mais son déterminisme reste mal connu. En raison des difficultés d'élevage, les recherches expérimentales sont très rares et d'interprétation difficile, si bien que l'essentiel des données résulte d'études statiques faites dans la nature. Toutefois, la comparaison des résultats obtenus, pour une même espèce, dans des régions soumises à des climats différents, peut fournir quelques indications sur l'influence des facteurs physiques sur la reproduction. C'est ainsi que chez *Vipera berus* les femelles se reproduisent tous les ans au Danemark (VOLSOE, 1944) et sans doute dans la plus grande partie de l'Europe moyenne, mais présentent un cycle biennal en Finlande (VAINIO, 1931; VIITANEN, 1967), en Suède (BERNSTROM, 1942) et dans les Alpes (SAINT GIRONS et KRAMER, 1963). Le cycle spermatogénétique des mâles, au contraire, reste annuel et très comparable d'une région à l'autre.

Des constatations du même ordre ont été faites chez *Vipera aspis* dans le Centre (ROLLINAT, 1934) et l'Ouest de la France

(SAINT GIRONS, 1952, 1957; DUGUY, 1963). Toutefois, les régions étudiées se trouvaient toutes en plaine, plus ou moins près de la limite septentrionale de l'aire de répartition de l'espèce et il nous a semblé intéressant, à l'occasion d'autres recherches, d'étudier le cycle sexuel de ce Serpent dans les Pyrénées, entre 1 400 et 2 400 m d'altitude.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

La plupart des spécimens autopsiés proviennent des Pyrénées centrales, soit de la région du lac d'Orédon (Massif de Néouvielle, Hautes-Pyrénées), entre 1 300 et 2 400 m d'altitude, soit des environs de Bagnères-de-Luchon (Haute-Garonne), entre 1 400 et 1 600 m. Trois animaux, cependant, sont originaires du Massif du Carlitte (Pyrénées-Orientales), vers 1 800 m.

49 individus ont été capturés au cours de l'étude écologique poursuivie de 1963 à 1970 (voir DUGUY, 1972), mais, pour ne pas altérer des populations peu nombreuses et manifestement fragiles, les autopsies ont été réduites au strict minimum, c'est-à-dire à 14 mâles et 15 femelles répartis aussi également que possible au cours de la période active (fig. 1 et 2).

Les pièces prélevées — en ce qui concerne ce travail, un testicule et un rein pour les mâles, un oviducte et les deux ovaires pour les femelles — ont été fixées au liquide de Bouin, puis débitées en coupes de 5μ après inclusion à la paraffine. Pour chaque pièce, des lames ont été colorées par l'acide périodique-Schiff-hématoxyline de Groat-picro-indigo carmin, l'hémalun-éosine, le trichrome en un temps et l'érythrosine-bleu d'aniline-orange G.

Le diamètre des tubes séminifères et du segment sexuel du rein a été calculé en mesurant 20 tubes coupés transversalement par animal. La dispersion, importante dans le cas des tubes séminifères, est très faible pour le segment sexuel lorsqu'on ne tient compte, comme nous l'avons fait, que de sa partie moyenne. Les follicules ovariens ont été mesurés après fixation.

RÉSULTATS

Les données d'ordre écologique sont rapportées en détail dans un autre travail (DUGUY, 1972). Les régions étudiées se situent dans l'étage subalpin ou à la limite supérieure de l'étage montagnard sylvaïque. Le climat est caractérisé par une forte insolation (jusqu'à $2,25 \text{ c/cm}^2/\text{m}$) dont la durée quotidienne varie évidemment selon la saison et l'emplacement. La température de l'air ne dépasse guère 25°C en été, mais la température du substratum au soleil atteint couramment 35° , si bien que durant la belle saison les Vipères peuvent sans difficulté obtenir, dans les biotopes bien exposés où elles sont d'ailleurs localisées, une température centrale proche de l'optimum (soit 28 à 29°) pendant plusieurs heures par jour. La température des abris, à 40 cm de profondeur, varie de 10 à 14° en été et est de l'ordre de 7° en hiver.

Les premières sorties des mâles ont lieu vers la mi-mars, dans des zones rocheuses encore entourées d'une épaisse couche de neige, mais les femelles n'apparaissent qu'à la fin d'avril ou au début de mai; l'hivernage commence au début d'octobre, un peu plus tôt chez les mâles que chez les femelles. La durée de la vie active est donc au maximum de 5 mois $1/2$ pour les femelles, 6 mois $1/2$ pour les mâles, mais la période d'alimentation se réduit à 4 mois environ pour les deux sexes.

CYCLE SEXUEL DES MÂLES.

Evolution de la lignée séminale.

Le mâle n° 10, autopsié le 11 mars, a certainement été capturé lors des toutes premières sorties. L'épithélium des tubes séminifères, dont l'aspect varie beaucoup d'un emplacement à l'autre (pl. I, A), est composé en majeure partie par des spermatoocytes et des spermatoïdes, à des stades variés et répartis de façon irrégulière; les mitoses spermatogoniales ne sont pas exceptionnelles. On rencontre souvent des spermatoïdes groupés en cellules géantes polynucléées, aspect classique de la spermatogenèse ralentie et partiellement abortive des Reptiles en hivernage. Ces éléments se retrouvent, en petit nombre, dans la lumière, avec quelques spermatoïdes apparemment normaux. Il n'existe aucun spermatozoïde dans le testi-

cule, ni dans les *tubuli epididymis*, mais ils remplissent en masse compacte la partie postérieure du *ductus epididymis* et le canal déférent.

Mises à part l'abondance relative des mitoses spermatogoniales et la raréfaction des cellules géantes polynucléées, les tubes séminifères des trois individus capturés entre le 25 et le 28 avril, au moment des sorties massives des mâles, ont un aspect assez hétérogène. Dans l'épithélium du mâle 1 (pl. I, B), où dominent les spermatocytes de stades divers et les spermatoïdes en général peu avancés, les différents éléments sont répartis de façon extrêmement irrégulière; en outre, la lumière des tubes est encombrée de cellules parmi lesquelles on trouve une majorité de spermatoïdes, mais également quelques spermatocytes de premier ordre et même des spermatogonies. L'épithélium séminifère des mâles 2 et 3 est mieux organisé, les spermatoïdes des derniers stades y apparaissent et la lumière est généralement libre. L'ensemble donne l'impression qu'après une période de réorganisation et d'élimination des éléments abortifs d'hiver (stade du mâle 1), une spermatogenèse presque normale et assez active s'instaure, l'apparition des spermatoïdes étant proche. Ces derniers sont toujours très abondants dans le canal déférent.

L'aspect des tubes séminifères du mâle 7, du 12 mai, confirme dans l'ensemble cette impression d'une évolution normale. Les mitoses spermatogoniales sont devenues rares, les spermatoïdes dominent, beaucoup étant à des stades avancés et il existe des spermatoïdes dans la lumière. Ces derniers sont nettement plus nombreux chez le mâle 27, du 28 mai. L'épithélium séminifère du mâle 15, du 21 juin, évoque une spermatogenèse proche de sa fin, non par arrêt des divisions cellulaires, comme c'est le cas habituel, mais parce qu'elle devient au moins partiellement abortive. Les tubes sont presque entièrement remplis par une masse de cellules peu organisées où, sauf à la périphérie, des spermatoïdes voisinent avec des spermatocytes 1 et des spermatoïdes apparemment normaux, ainsi qu'avec des éléments atypiques. Il existe encore quelques mitoses spermatogoniales. Les spermatoïdes sont beaucoup moins abondants dans le canal déférent rétréci.

Chez le mâle 16, du 22 juin (pl. I, C) et de façon plus nette chez les n^{os} 21 et 22, des 10 et 11 juillet (pl. I, D), on assiste appa-

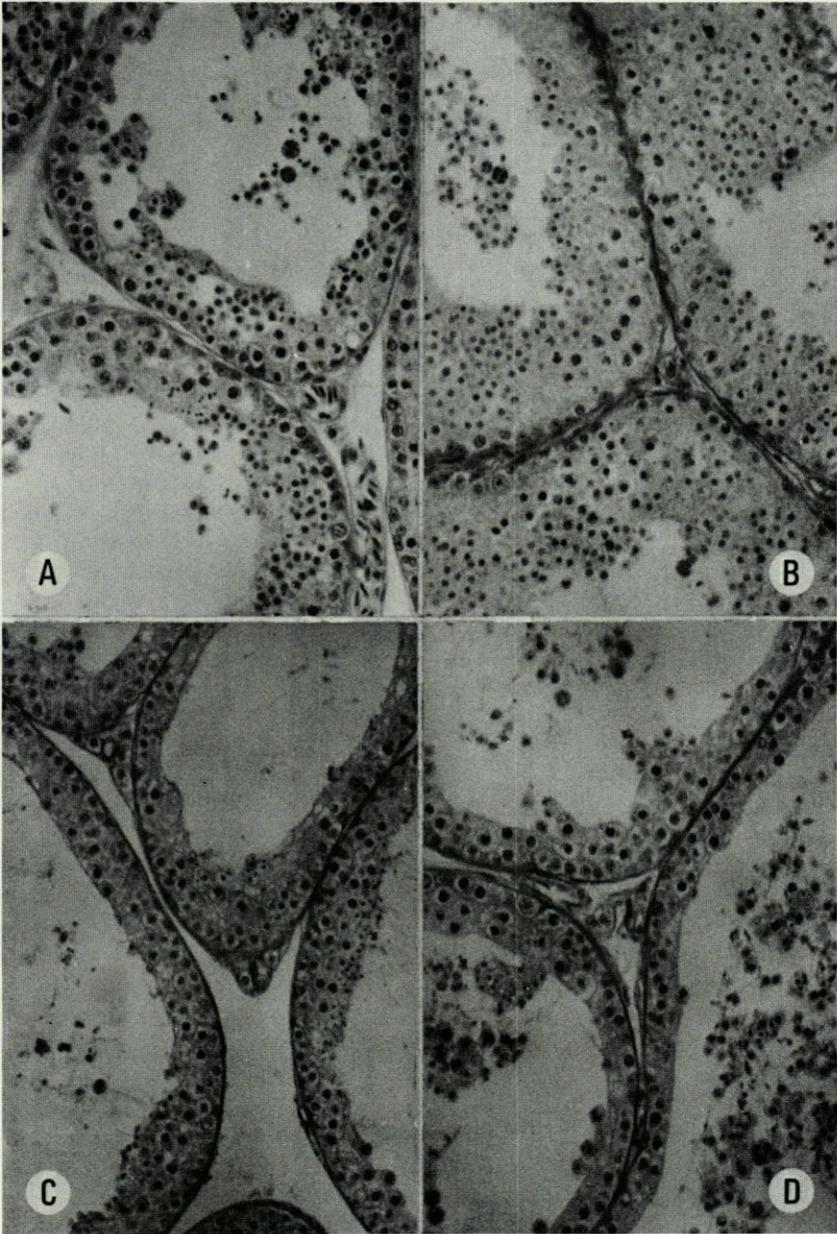
PLANCHE I. — Evolution de la lignée séminale. Grossissement 250 diamètres, filtre vert.

A — 11 mars (mâle 10). Hémalun-éosine.

B — 25 avril (mâle 1). Erythrosine-bleu d'aniline-orange G.

C — 22 juin (mâle 16). APS-hématoxyline-picro-indigo carmin.

D — 11 juillet (mâle 22). Erythrosine-bleu d'aniline-orange G.



remment à la reprise d'une spermatogenèse normale, bien qu'à un stade atypique. En effet, le début de la spermatocytogenèse d'une part, la fin de la spermiogenèse d'autre part, semblent coexister. L'épithélium séminifère, assez étroit, est principalement constitué par des spermatogonies, des spermatocytes de premier ordre et, localement, par des spermatides des tout derniers stades. La lumière, large, à peu près vide chez le mâle 16, est parsemée chez les deux autres spécimens de spermatozoïdes, de spermatides à des stades variés et de quelques spermatocytes. Les mitoses spermatogoniales sont nettement moins rares qu'en mai. Il existe d'assez nombreux spermatozoïdes et spermatides dans les *tubuli epididymis*, mais les spermatozoïdes sont encore relativement peu abondants dans le canal déférent.

Dès le 30 juillet (pl. II, A) les tubes séminifères présentent, pour la première fois, l'aspect d'une spermatogenèse active de type classique. Tous les éléments de la lignée séminale sont représentés et les spermatides dessinent, dans la lumière où on ne voit que de rares spermatozoïdes, des chandeliers réguliers. Les mitoses spermatogoniales semblent devenues rares, il existe de nombreux spermatozoïdes dans les *tubuli epididymis* et le canal déférent, dilaté, en est de nouveau bourré. Le 9 septembre, la hauteur de l'épithélium séminifère du mâle 20 (pl. II, B) s'est encore accrue, mais les images de mitose spermatogonale sont très rares, les spermatides dominent plus nettement et, surtout, on rencontre de nouveau dans la lumière des éléments variés, depuis les spermatozoïdes jusqu'aux spermatocytes de premier ordre, pour la plupart d'apparence normale.

La spermatogenèse du mâle 11, autopsié le 9 octobre, s'est manifestement très ralentie. Si tous les éléments de la lignée séminale coexistent dans l'épithélium séminifère, celui-ci est peu élevé et, dans la lumière large, on ne trouve que quelques spermatozoïdes et des spermatides à des stades variés. Il n'y a pratiquement plus d'image de mitose spermatogonale.

PLANCHE II.

A et B : Evolution de la lignée séminale. Grossissement 250 diamètres, filtre vert.

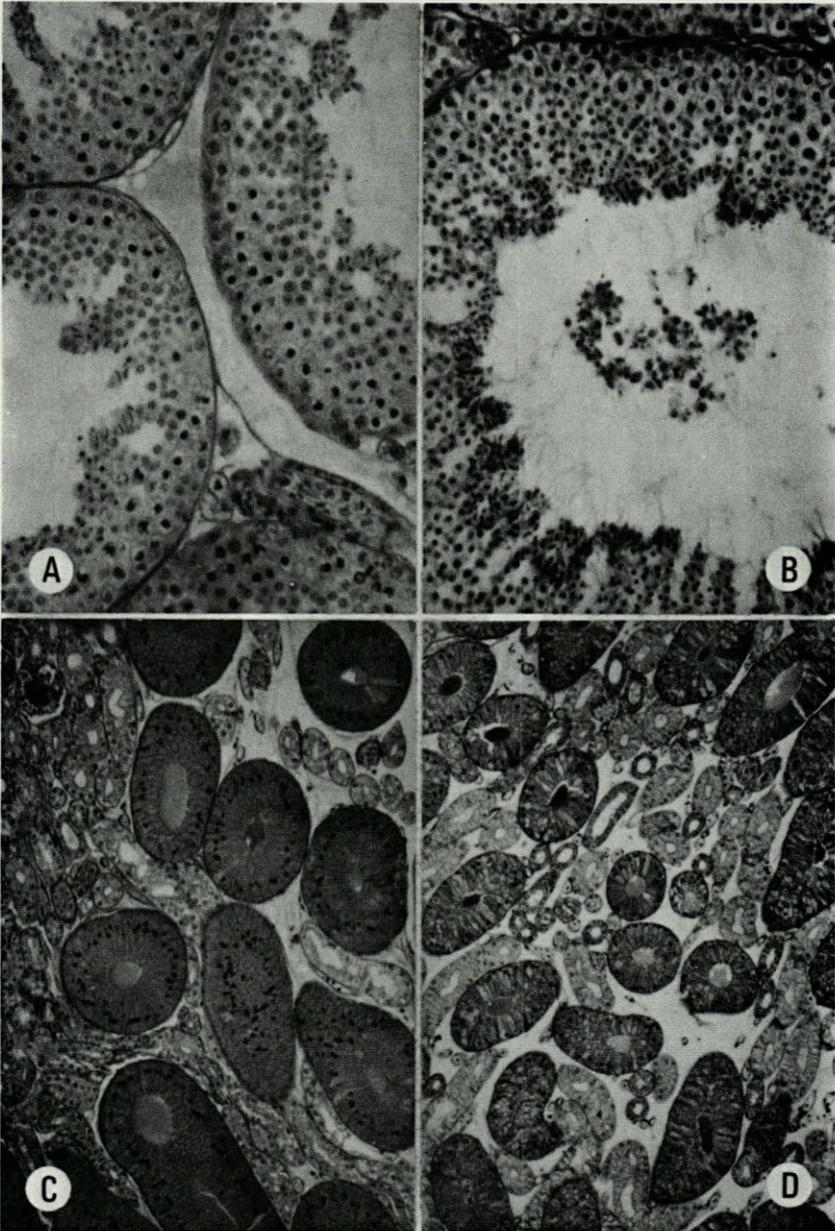
A — 30 juillet (mâle 40). Hématoxyline-picro-indigo carmin.

B — 9 septembre (mâle 20). APS-hématoxyline-picro-indigo carmin.

C et D : Evolution du segment sexuel du rein. Grossissement 100 diamètres, filtre vert, APS-hématoxyline-picro-indigo carmin.

C — 30 juillet (mâle 40). Segment sexuel du rein déjà hypertrophié.

D — 22 juin (mâle 16). Segment sexuel du rein au cours de la brève période d'involution relative.



La figure 1 illustre les variations saisonnières du diamètre des tubes séminifères correspondant à l'évolution de la lignée séminale qui vient d'être décrite. Celle-ci est donc caractérisée, chez *Vipera aspis* en montagne, par une activité spermatogénétique intense de juillet à septembre, une faible reprise en avril et au début de mai, suivie par une spermiogénèse plus ou moins abortive. Toutefois, durant la vie active à l'exception d'une courte période suivant la fin de l'hivernage, on peut toujours trouver

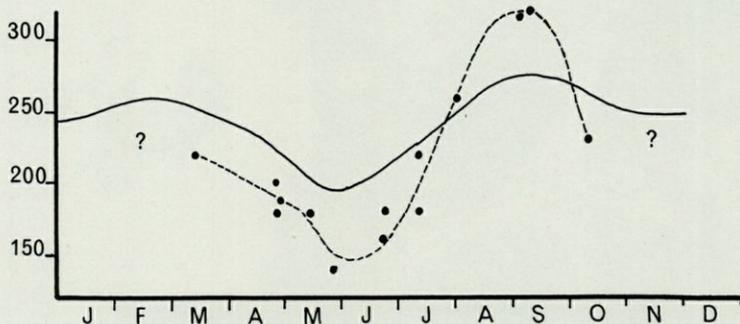


FIG. 1. — Variations saisonnières du diamètre des tubes séminifères de *Vipera aspis* en plaine et en montagne.

En abscisses : temps en mois.

En ordonnées : diamètre des tubes séminifères, en μ .

— Vipères de plaine, dans l'Ouest de la France.

---- Vipères des Pyrénées. Les points correspondent aux mesures individuelles.

quelques spermatozoïdes dans les tubes séminifères et si le nombre des mitoses spermatogoniales varie beaucoup selon les saisons, elles ne sont jamais complètement absentes. Il existe des spermatozoïdes dans le canal déférent durant toute l'année; néanmoins, à la fin de juin et au début de juillet, ils sont beaucoup moins nombreux. Cette raréfaction, qui va de pair avec une nette diminution du diamètre du canal déférent, a lieu alors que la spermiogénèse n'est pas complètement arrêtée et malgré l'absence d'accouplement depuis au moins un mois. Il y a donc un phénomène d'élimination dont l'examen de nos préparations ne permet pas d'élucider le mécanisme.

Segment sexuel du rein.

Le segment sexuel du rein, seul caractère sexuel secondaire facile à mesurer, subit d'importantes variations saisonnières, puisque son diamètre moyen passe de 80-90 μ à la fin de juin à

155 μ au début de septembre. L'accroissement semble très rapide en juillet et il existe apparemment une très légère régression au début de l'automne, après le maximum de la fin de l'été. Nous ignorons l'évolution du segment sexuel du rein pendant l'hivernage, mais il n'y a probablement pas de grands changements, puisque son diamètre moyen, de 135 μ le 9 octobre, reste compris entre 125 et 140 μ en mars et avril. L'involution, assez progressive, commence semble-t-il aussitôt après les premiers accouplements et le diamètre minimal est atteint à la fin de juin (figure 2).

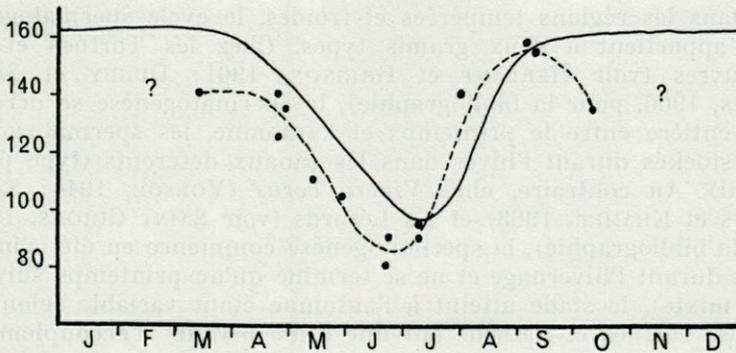


FIG. 2. — Variations saisonnières du diamètre du segment sexuel du rein de *Vipera aspis* en plaine et en montagne.

En abscisses : temps en mois.

En ordonnées : diamètre du segment sexuel, en μ .

— Vipères de plaine, dans l'Ouest de la France.

---- Vipères des Pyrénées. Les points correspondent aux mesures individuelles.

En dépit de ces variations du diamètre du segment sexuel et de la hauteur de son épithélium, l'aspect des cellules change très peu au cours de l'année. Le produit de sécrétion se présente sous la forme de grosses granulations sphériques, érythrophiles, ne contenant pas de mucines acides histochimiquement décelables, mais donnant fortement les réactions des protides. Une légère réactivité à l'APS traduit apparemment la présence d'une faible composante glyco-protidique. Rappelons que chez les femelles et les immatures, la portion des tubes urinifères correspondant au segment sexuel des mâles adultes ne dépasse pas 50 μ de diamètre et est exclusivement composée de cellules muqueuses.

Discussion.

Dans les régions subtropicales et intertropicales (voir WILHOFT, 1963 et MAYHEW et WRIGHT, 1970, pour la bibliographie des Lézards,

SAINT GIRONS et PFEFFER, 1971, pour celle des Serpents), certains Reptiles mâles ont une activité sexuelle continue, mais de nombreuses espèces gardent une reproduction saisonnière. Dans ce dernier cas, la spermatogenèse est toujours prénuptiale, c'est-à-dire se déroule pendant les mois qui précèdent immédiatement la période d'accouplement, bien que la date de cette dernière varie beaucoup selon les espèces et les régions. Le segment sexuel du rein, c'est-à-dire le seul caractère sexuel secondaire présent chez tous les Squamates, est généralement indifférencié et muqueux pendant toute la période de repos sexuel.

Dans les régions tempérées et froides, le cycle spermatogénétique appartient à deux grands types. Chez les Tortues et les Couleuvres (voir HERLANT et GRIGNON, 1961; DUGUY et SAINT GIRONS, 1966, pour la bibliographie), la spermatogenèse se déroule toute entière entre le printemps et l'automne, les spermatozoïdes étant stockés durant l'hiver dans les canaux déférents (type post-nuptial). Au contraire, chez *Vipera berus* (VOLSOE, 1944; SAINT GIRONS et KRAMER, 1963) et les Lézards (voir SAINT GIRONS, 1963, pour la bibliographie), la spermatogenèse commence en été, s'interrompt durant l'hivernage et ne se termine qu'au printemps suivant (type mixte), le stade atteint à l'automne étant variable selon les espèces. Tortues et Lézards ont une seule période d'accouplement, à la fin du printemps, et le segment sexuel du rein des Lézards est complètement involué pendant la majeure partie de l'année. Outre une période d'accouplement vernale précoce, beaucoup de Serpents présentent une brève activité sexuelle automnale et le segment sexuel du rein, toujours différencié, ne régresse guère qu'en juin-juillet. Les zones de type méditerranéen plus ou moins aride, à été chaud mais hiver frais, représentent une région de transition où cohabitent des espèces ayant des types de cycles sexuels différents et parfois quelque peu intermédiaires.

En ce qui concerne l'évolution de la lignée séminale, *Vipera aspis* représente un cas un peu particulier. En effet, au moins dans l'Ouest de la France (SAINT GIRONS, 1957; DUGUY, 1963), si la multiplication des spermatogonies reprend au début de l'été, comme dans le type mixte, de très nombreux spermatozoïdes sont déjà formés à l'automne et la spermiogenèse vernale, au lieu d'être rapide et régulière, ainsi que cela se passe chez *Vipera berus* et les Lézards, présente un caractère atypique et se prolonge bien après la période d'accouplement. En fait, la spermatogenèse tend à être plus ou moins continue chez cette espèce, bien que l'aspect des tubes séminifères varie de façon significative selon les saisons.

La figure 1, représentant les variations saisonnières du diamètre des tubes séminifères, illustre clairement les différences du

cycle spermatogénétique de *Vipera aspis* en plaine et en montagne. Dans les Pyrénées, l'activité vernale est plus faible, tandis qu'au contraire la spermatogénèse estivale est à la fois plus brève et plus intense. L'étude de l'épithélium séminifère confirme pleinement cette impression. En effet, le stade de spermatogénèse vernale est plus bref en montagne et la spermiogénèse devient vite abortive. Manifestement, l'immense majorité des spermatozoïdes utilisables pour la fécondation des femelles est formée durant l'été, entre la mi-juillet et la fin de septembre. Si l'on en juge par l'aspect des tubes séminifères lors des premières sorties, l'hivernage correspond à une spermatogénèse peut-être encore plus ralentie qu'en plaine, mais non fondamentalement différente.

Ces adaptations à des conditions de vie particulières ne rapprochent pourtant pas le cycle spermatogénétique de *Vipera aspis* dans les Pyrénées de celui que présente *Vipera berus* dans les Alpes. Chez cette dernière espèce, la spermatogénèse est nettement divisée en deux périodes, spermatocytogénèse en été, spermiogénèse au printemps. Avec une saison de vie active également brève, *Vipera aspis* en montagne accélère au contraire la spermatogénèse estivale, tandis que l'activité vernale diminue. Par certains côtés, ce cycle se rapproche de la spermatogénèse postnuptiale et estivale des Couleuvres holarctiques. Toutefois, la période d'involution relative des tubes séminifères, en juin, reste très caractéristique du cycle de type mixte, celui de *Vipera berus* et des Lézards. La comparaison de l'évolution de la lignée séminale de *Lacerta muralis* dans les Pyrénées et en plaine (SAINT GIRONS et DUGUY, 1970), montre également une plus grande activité spermatogénétique estivale en montagne; mais, dans ce cas, la période de repos est un peu plus précoce (juin, au lieu de juillet en plaine) et la spermiogénèse vernale tout aussi intense. La présence constante de spermatozoïdes dans le canal déférent est un phénomène commun aux Vipères aspics de plaine et de montagne, que l'on ne retrouve ni chez *Vipera berus*, ni chez les Couleuvres ou les Lézards, mais qui a été signalé chez *Agkistrodon contortrix* (FITCH, 1960). Cependant, en plaine, la période de raréfaction des spermatozoïdes est un peu plus tardive qu'en montagne (juillet, au lieu de fin-juin et début-juillet).

En raison du petit nombre de spécimens autopsiés, les légères différences que l'on constate dans l'évolution du segment sexuel du rein chez les Vipères de plaine et de montagne (figure 2), ne sont peut-être pas très significatives. Le maximum du début de septembre démontre clairement que l'absence d'accouplement d'automne dans les Pyrénées dépend des conditions écologiques et non de l'état physiologique des mâles. Effectivement, des Vipères des Pyrénées maintenues en captivité dans l'Ouest de la France,

ont fait montre d'une vive motivation sexuelle à la fin du mois d'octobre. La légère régression automnale, constatée chez un seul spécimen, demanderait à être confirmée, car en règle générale l'hivernage n'exerce guère d'influence sur la taille du segment sexuel du rein. Le fait qu'une légère involution se manifeste dès les premiers accouplements de printemps correspond à ce que nous avons constaté en plaine, bien que le phénomène paraisse un peu plus rapide en montagne. Enfin, il semble également que le stade d'involution maximale soit un peu plus précoce dans les Pyrénées que dans l'Ouest de la France, tout comme la reprise ultérieure du développement. Toutefois, même si elles sont bien réelles, ces différences demeurent minimes.

Par ce caractère également, *Vipera aspis* de montagne se rapproche beaucoup plus des formes de plaine que de *Vipera berus* dans les Alpes. Chez cette dernière espèce l'absence d'accouplement automnal — caractère apparemment spécifique — se traduit par un bien moindre développement du segment sexuel du rein à cette époque, le stade de véritable hypertrophie n'étant atteint qu'au début du printemps.

L'évolution du segment sexuel du rein des Lézards est d'un tout autre type, puisque la période d'hypertrophie est limitée au printemps, l'organe revenant à un stade indifférencié et muqueux le reste du temps. Toutefois, en comparant le cycle de *Lacerta muralis* en plaine et en montagne, nous avons également constaté une involution un peu plus précoce du segment sexuel dans les Pyrénées et ceci malgré un début plus tardif de la période d'activité sexuelle vernale.

CYCLE SEXUEL DES FEMELLES.

Sur les 15 femelles qui ont été autopsiées, 6 se trouvaient à divers stades de la reproduction et 9 au repos sexuel. Toutefois, parmi ces dernières, 3 n'avaient peut-être pas tout à fait atteint la maturité sexuelle, souvent très tardive chez *Vipera aspis*. Aussi admettrons-nous que dans la région étudiée les femelles ont en moyenne un cycle sexuel biennal et c'est à partir de cette notion que nous décrirons l'état du tractus génital des animaux autopsiés.

La première femelle capturée, le 12 mai, présente déjà des spermatozoïdes dans la partie inférieure de l'oviducte (tube vaginal); leur abondance et le fait qu'ils soient encore groupés en une masse compacte indique un accouplement récent, datant probablement de moins d'une semaine. Le plus grand follicule

ovarien mesure 15 mm de long et le diamètre moyen des glandes utérines est de 35 μ .

Deux femelles autopsiées les 20 et 22 mai sont à un stade un peu plus avancé. Les spermatozoïdes ont gagné les fausses glandes tubulaires de la trompe, la longueur des plus grands follicules ovariens est comprise entre 28 et 30 mm et le diamètre des glandes utérines atteint respectivement 42 et 45 μ . L'ovulation est certainement assez proche.

La première femelle gestante date du 22 juin et, compte tenu du développement des embryons, on peut admettre que la ponte ovulaire a eu lieu une quinzaine de jours auparavant. Tous les follicules ovariens de plus de 5 mm sont en cours d'atréxie et, aux endroits où elles ne sont pas comprimées par les œufs, on peut voir les glandes utérines en cours de régression. Une femelle à un stade plus avancé de la gestation a été capturée le 30 juillet et une troisième le 3 septembre. Les embryons de cette dernière semblaient assez proches du terme et la date de la parturition peut être approximativement fixée entre le 15 et le 25 septembre.

Le 16 mai nous avons capturé une femelle au repos sexuel. C'était un animal maigre dont le plus grand follicule ovarien mesurait 5 mm et le diamètre des glandes utérines 12 μ seulement. 4 femelles autopsiées entre le 14 et le 30 juillet présentent un aspect assez homogène. Les plus grands follicules ovariens mesurent entre 7 et 9 mm et le diamètre des glandes utérines varie de 13 à 22 μ . Enfin, chez un animal du 5 septembre, si le plus grand follicule ovarien ne dépasse pas 8 mm, l'accroissement des glandes utérines dont le diamètre atteint 28 μ indique une stimulation notable, comparable en fait à celle que l'on connaît chez les Vipères de plaine en oestrus d'automne. Toutefois, il n'y a pas de spermatozoïdes dans le tractus génital.

Les caractères cytologiques de l'ovaire, des glandes utérines et de l'épithélium de revêtement de l'oviducte, aux différents stades du cycle reproductif, ont été longuement décrits chez *Vipera aspis* dans des articles antérieurs (SAINT GIRONS, 1957, 1959). Comme les animaux de montagne ne présentent, de ce point de vue, aucune particularité notable, il nous semble inutile de répéter ces descriptions.

La figure 3 résume les données exposées ci-dessus et les conclusions que nous en tirons en ce qui concerne le cycle sexuel, biennal, des Vipères dans les Pyrénées. Deux remarques s'imposent toutefois au sujet de la vitellogenèse. En premier lieu on doit tenir compte du fait que la mesure de la longueur du plus grand follicule ovarien, choisie pour des raisons pratiques, ne donne pas une idée exacte de l'intensité de la vitellogenèse. Ainsi,

un follicule de 15 mm de long ne pèse guère que 20 cg, alors que les follicules de 30 mm dépassent 200 cg. En second lieu, la présence de follicules de 9 mm de long en juillet suggère que l'année où les Vipères ne se reproduisent pas, la vitellogenèse estivale est un peu moins faible qu'on ne pourrait le croire d'après l'unique spécimen de septembre.

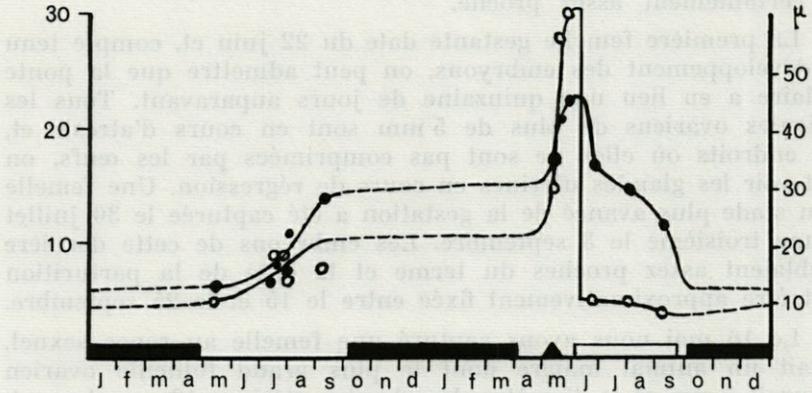


FIG. 3. — Variations saisonnières de la longueur du plus gros follicule ovarien et du diamètre des glandes utérines de *Vipera aspis* dans les Pyrénées, au cours du cycle sexuel biennal.

En abscisses : temps en mois.

En ordonnées : longueur du plus gros follicule ovarien, en mm (à gauche) et diamètre des glandes utérines, en µ (à droite).

● Mesure individuelle des glandes utérines.

○ Mesure individuelle du plus gros follicule ovarien.

▲ Période d'accouplement.

□ Durée de la gestation.

■ Durée de l'hivernage.

Parmi les Vipères en cours de reproduction, le nombre des grands follicules ovariens est, respectivement, de 1-9 et 8, celui des embryons de 5-7 et 4, ce qui correspond à une moyenne de 5,7. La présence d'un unique grand follicule ovarien est un phénomène assez exceptionnel, d'autant qu'il s'agissait d'une Vipère de forte taille. Compte tenu de ce fait, nous serions tenté d'admettre que le nombre moyen de jeunes par portée se situe probablement entre 6 et 7.

Discussion.

Parmi les Serpents ovovivipares de la région holarctique, on connaît de nombreux exemples de populations où les femelles ne

se reproduisent que tous les deux ans (voir VIITANEN, 1967, pour la bibliographie). Dans la plupart des cas, ce phénomène ne se présente qu'à la limite septentrionale de l'aire de répartition de l'espèce, ou en altitude, mais il n'est nullement exclu qu'un cycle biennal ne soit la règle chez certains Serpents. Si l'on compare les cycles biennaux aux cycles annuels des espèces correspondantes, on constate que les premiers sont caractérisés par un accouplement vernal plus tardif, en raison de la prolongation de l'hivernage, et par des naissances également plus tardives, du fait sans doute de la température estivale moins élevée; au contraire, la date de l'ovulation reste à peu près constante. Dans la plupart des cas, l'essentiel de la vitellogenèse se produit au printemps, durant les mois qui précèdent immédiatement l'ovulation, les femelles se contentant de reconstituer leurs réserves de corps gras l'année où elle ne se reproduisent pas. Toutefois, chez *Crotalus viridis* (RAHN, 1942; GLISSMEYER, 1951) et *Crotalus atrox* (TINKLE, 1962), la croissance des follicules ovariens a lieu durant l'été et l'automne de cette année de repos sexuel.

Les variations régionales du cycle reproductif des femelles sont particulièrement bien connues chez *Vipera berus*. Un cycle annuel a été décrit au Danemark (VOLSOE, 1944), un cycle biennal en Finlande (VAINIO, 1931; VIITANEN, 1967) et dans les Alpes suisses (SAINT GIRONS et KRAMER, 1963). En ce qui concerne *Vipera aspis*, le cycle annuel semble fréquent dans une grande partie de la France (ROLLINAT, 1934), mais les femelles ne se reproduisent plus que tous les 2 ans en moyenne dans le Sud de la Loire-Atlantique (SAINT GIRONS, 1957; DUGUY, 1963) et seulement tous les 3 ou 4 ans dans le centre de ce département, à l'extrême limite Nord-Ouest de l'aire de répartition de l'espèce (SAINT GIRONS, 1952, 1957).

Le cycle biennal que nous avons constaté chez *Vipera aspis* dans les Pyrénées se rapproche beaucoup de celui qui a été décrit chez *Vipera berus* dans les Alpes. Dans les deux cas, l'hivernage des femelles dure du début d'octobre à la fin d'avril ou au début de mai, la période d'accouplement vernal est courte, l'ovulation a lieu au début de juin et la parturition au cours de la deuxième quinzaine de septembre, très peu de temps avant la fin de la vie active; en outre, l'année où les femelles ne se reproduisent pas, l'augmentation à la fin de l'été du diamètre des glandes utérines et de la hauteur de l'épithélium de revêtement de l'oviducte est le signe d'une certaine reprise de l'activité sexuelle. Toutefois, il n'y a pas d'accouplement automnal chez *Vipera berus* et, avec moins de certitude, il semble en être de même chez *Vipera aspis* en montagne.

Au contraire, le cycle sexuel des Vipères des Pyrénées ne ressemble guère à celui de leurs congénères de plaine, même si la comparaison ne porte que sur des populations qui se reproduisent également tous les 2 ans. Dans le Sud de la Loire-Atlantique, par exemple, l'accouplement vernal a lieu 6 semaines plus tôt qu'en montagne et il existe une deuxième période d'accouplement, au début d'octobre; seules les dates de l'ovulation et de la parturition sont assez analogues. A la limite Nord-Ouest de l'aire de répartition de l'espèce, *Vipera aspis* ne se reproduit plus que tous les 3 ou 4 ans. Pourtant, la période de vie active des femelles est plus longue que dans les Pyrénées : l'accouplement vernal a lieu un mois plus tôt, l'ovulation à la même date et la parturition souvent un peu plus tard. L'accouplement automnal est irrégulier et peut manquer certaines années. Manifestement, en montagne, le déficit thermique est dû à la brièveté de la vie active, alors que dans l'Ouest de la France c'est la faible insolation estivale qui en est la cause. Notons en passant que si le rythme de reproduction des femelles, donc le coefficient de natalité annuel de la population, varie en fonction des conditions écologiques, le nombre des jeunes par portée reste relativement constant. La moyenne obtenue pour des populations à cycle annuel, à cycle biennal et à cycle triennal est, respectivement, de 6,69 - 6,22 et 6,72. Les chiffres obtenus dans les Pyrénées (5,7 ou 6,8, selon que l'on tient compte, ou non, de l'animal pourvu d'un seul grand follicule ovarien) sont du même ordre de grandeur; le petit nombre des données sur lesquelles ils reposent ne permet cependant pas de leur attribuer une valeur autre qu'indicative.

De toute évidence, dans les régions tempérées et froides, le cycle sexuel des Reptiles femelles dépend étroitement des conditions écologiques et plus particulièrement de la température, par le biais de l'insolation, au point que les différences de milieu jouent un rôle plus important sur la reproduction que les différences spécifiques, ce qui n'est pas le cas chez les mâles. L'étude faite sur *Lacerta muralis* dans différents biotopes (SAINT GIRONS et DUGUY, 1970) confirme ce point de vue. En plaine, dans la région de La Rochelle, les femelles ont 3 pontes annuelles successives, chiffre qui tombe à 2 au Nord de la Loire (loin, pourtant, de la limite septentrionale de l'espèce) et à 1 dans les Pyrénées vers 1 800 m d'altitude (Orédon).

CONCLUSIONS

Manifestement, dans les limites de l'aire de répartition de *Vipera aspis*, les variations climatiques n'exercent qu'une influence assez faible sur le cycle annuel des mâles. En montagne, malgré la brièveté de la période de vie active, un accouplement vernal beaucoup plus tardif et la suppression de l'accouplement automnal, l'évolution de la lignée séminale et celle des caractères sexuels secondaires ne diffèrent que peu de ce qui a été constaté en plaine. Tout au plus peut-on noter une intensité accrue de la spermatogenèse estivale et une involution un peu plus précoce du segment sexuel du rein à la fin du printemps.

Au contraire, les cycles reproductifs des femelles dépendent assez étroitement des facteurs externes, notamment de la température; seule la date de l'ovulation reste assez constante. L'étude des animaux de montagne ne fait que confirmer ces données déjà bien établies, mais il est intéressant de constater que dans les Pyrénées, jusqu'à plus de 2 000 m d'altitude, les femelles sont encore capables de se reproduire tous les deux ans, alors qu'elles ne le font que tous les trois ans en moyenne en plaine, à la limite Nord-Ouest de leur aire de répartition. La période de vie active est pourtant beaucoup plus brève en montagne, mais il semble que l'intensité de l'insolation dans la zone subalpine compense la durée de l'enneigement.

RÉSUMÉ

L'auteur a étudié le cycle annuel de *Vipera aspis* dans les Pyrénées centrales. Entre 1 500 et 1 900 m d'altitude, la durée de la vie active des mâles est de 6 mois 1/2 (mi-mars au début d'octobre), celles des femelles de 5 mois 1/2 (fin avril au début d'octobre), mais la période d'alimentation dure seulement 4 mois environ dans les deux sexes. L'accouplement a lieu au début de mai, l'ovulation au début de juin et la parturition fin septembre. Dans ces conditions, les femelles ne peuvent se reproduire que tous les deux ans et leur cycle sexuel se rapproche de celui de *Vipera berus* dans les Alpes. Au contraire, le cycle sexuel des mâles reste du même type que celui de *Vipera aspis* en plaine.

SUMMARY

The author studies annual cycle of *Vipera aspis* in Central Pyrénées. Between 1500 and 1900 m in height, the duration of active life in males is 6 1/2 months (from the middle of march to the beginning of october), in females 5 1/2 months (from the end of april to the beginning of october). The both sexes feed during only about 4 months. Mating takes place at the beginning of May, ovulation at the beginning of June and hatching at the end of September. The females may reproduce only every two years and sexual cycle is quite near the cycle of *Vipera berus* in the Alpes. On the contrary, the male sexual cycle is nearly the same as the cycle of *Vipera aspis* in plain.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor hat den Jahreszyklus von *Vipera aspis* in den zentralen Pyrenäen studiert. Zwischen 1500 und 1900 m Höhe dauert das aktive Leben bei Männchen 6 1/2 Monate (Mitte März bis Anfang Oktober), das der Weibchen 5 1/2 Monate (Ende April bis Anfang Oktober), aber die Ernährungsperiode beträgt bei beiden Geschlechtern nur etwa 4 Monate. Die Begattung findet im Mai statt, Ovulation Anfang Juni und Geburt Ende September. Unter diesen Bedingungen können sich die Weibchen nur alle 2 Jahre fortpflanzen und ihr Geschlechtszyklus ist ähnlich jenem von *Vipera berus* in den Alpen. Dagegen bleibt der Geschlechtszyklus der Männchen der gleiche wie bei *Vipera aspis* in der Ebene.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNSTROM, J., 1943. Till kändedom om huggormen *Vipera berus berus* (Linné). *Medd. Göteb. Mus. Zool. Avd.*, 103 : 1-34.
- DUGUY, R., 1963. Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis*. *Vie Milieu*, 14 : 311-443.

- DUGUY, R., 1972. Notes sur la biologie de *Vipera aspis* dans les Pyrénées. *Terre Vie*, 26 : 98-117.
- DUGUY, R. et H. SAINT-GIRONS, 1966. Cycle annuel d'activité et reproduction de la Couleuvre vipérine, *Natrix maura* (L.). *Terre vie*, (4) : 423-457.
- FITCH, H.S., 1960. Autecology of the copperhead. *Univ. Kans. Publs Mus. nat. Hist.*, 13 : 85-288.
- GLISSMEYER, R.H., 1951. Egg production of the great basin rattlesnake. *Herpetologica*, 7 : 24-27.
- HERLANT, M. et G. GRIGNON, 1961. Le lobe glandulaire de l'hypophyse chez la Tortue terrestre (*Testudo mauritanica* Dumér.). *Archs Biol. Liège*, 72 : 97-151.
- MAYHEW, W.W. et S.J. WRIGHT, 1970. Seasonal changes in testicular histology of three species of the Lizard genus *Uma*. *J. Morph.*, 130 : 163-186.
- RAHN, H., 1942. The reproductive cycle of the prairie rattler, *Crotalus viridis*. *Copeia*, (4) : 233-240.
- ROLLINAT, R., 1934. La Vie des Reptiles de la France centrale. Delagrave édit., Paris, 340 p.
- SAINT GIRONS, H., 1952. Ecologie et éthologie des Vipères de France. *Annls Sci. nat., Zool.* (11° ser.), 14 : 263-343.
- SAINT GIRONS, H., 1957. Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* (L.) dans l'Ouest de la France. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 91 : 284-350.
- SAINT GIRONS, H., 1959. Données histochimiques sur les glucides de l'appareil génital chez les Vipères, au cours du cycle reproducteur. *Annls Histochem.*, 4 : 235-243.
- SAINT GIRONS, H., 1963. Spermatogenèse et évolution cyclique des caractères sexuels secondaires chez les Squamata. *Annls Sci. nat., Zool.* (12° ser.), 5 : 461-476.
- SAINT GIRONS, H., 1966. Le cycle sexuel des Serpents venimeux. *Mem. Inst. Butantan*, 33 : 105-114.
- SAINT GIRONS, H. et R. DUGUY, 1970. Le cycle sexuel de *Lacerta muralis* L. en plaine et en montagne. *Bull. Mus. natn Hist. nat., Paris*, (2° ser.), 42 : 609-625.
- SAINT GIRONS, H. et E. KRAMER, 1963. Le cycle sexuel chez *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue suisse Zool.*, 70 : 191-221.
- SAINT GIRONS, H. et P. PFEFFER, 1971. Le cycle sexuel des Serpents du Cambodge. *Annls Sci. nat., Zool.*, (13° sér.), 4 : 543-572.
- TINKLE, D.W., 1962. Reproductive potential and cycles in female *Crotalus atrox* from northwestern Texas. *Copeia*, (2) : 306-313.
- VAINIO, I., 1931. Zur Verbreitung und Biologie der Kreuzotter, *Vipera berus* (L.), in Finnland. *Ann. Zool. Soc. Vanamo*, 12 : 1-19.
- VIITANEN, P., 1967. Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus berus* (L.), in southern Finland. *Ann. Zool. Fenn.*, 4 : 472-546.

- VOLSOE, H., 1944. Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spolia zool. Mus. haun*, 5: 1-157.
- WILHOFT, D.C., 1963. Gonadal histology and seasonal changes in the tropical Australian Lizard, *Leiopisma rhomboidalis*. *J. Morph.*, 113: 185-194.

Reçu le 3 mars 1972.