

PREMIERES OBSERVATIONS
SUR LE COMPORTEMENT DE CHASSE
ET DE CAPTURE
CHEZ LES VIPERES ET LES COULEUVRES

par Guy NAULLEAU,

*Laboratoire de Psychophysiologie,
Faculté des Sciences de Nancy.*

Dans le comportement de chasse et de capture chez les Serpents des stimulations sensorielles variables interviennent selon les conditions de milieu et de situation.

D'après ABERCROMBY (1922) la vision des Ophidiens n'est pas bonne à la lumière du jour même chez les Serpents diurnes possédant une pupille ronde, et ceux qui chassent leurs proies au lieu de les guetter au passage se servent surtout de leur langue pour les déceler.

En outre, certaines recherches modernes ont bouleversé les théories évoquées dans l'*Erpétologie générale* (1854) de DUMERIL et BIBRON. Alors que ces deux auteurs négligeaient le rôle de l'olfaction chez les Serpents, BAUMANN (1929) démontre au contraire, à la suite d'expériences faites chez *Vipera aspis*, que seuls les sens chimiques interviennent dans la recherche des proies. Ses expériences furent faites dans une caisse cubique de 1 m de côté, ayant comme sol du petit gravier renouvelé après chaque expérience. BAUMANN disposa quatre petites cages grillagées de $7 \times 2,5$ cm de haut à 20 cm dans chaque coin de la caisse. Une proie (vivante ou morte) pouvait être cachée dans l'une ou l'autre de ces cages. Les expériences se divisent en deux grandes catégories : ou bien l'auteur cache une proie morte ou vivante dans une des quatre cages sans laisser de traces sur le gravier ; ou bien, il fait des traces avec des proies, vivantes ou mortes, mordues ou non, sur le gravier conduisant à une cage où il laisse la proie ou la retire.

NOBLE et CLAUSEN (1936) ont mis en évidence sur

deux Colubridés américains, *Storeria dekayi* et *Thamnophis sirtalis*, le rôle important que jouait l'olfaction pour détecter et suivre des traces odorantes. Pour étudier l'importance de l'odorat et essayer d'en déterminer son organe essentiel, des pistes odorantes, tracées à l'aide de vers de vase écrasés, ont été présentées aux Colubridés auxquels on avait sectionné les pointes de la langue, caché les yeux, bouché les narines, cautérisé l'organe de Jacobson, etc...

A la suite de ces expériences, les auteurs américains admettent que ni les yeux, ni la langue, ni l'organe de Jacobson ne sont absolument indispensables à un serpent pour rechercher sa nourriture ou pour suivre une piste odorante. Les narines seules sont responsables de ce comportement.

SAINT GIRONS (1952), ne donne, dans sa thèse sur l'« Ecologie et l'Éthologie des Vipères de France » que très peu de précisions sur le comportement de chasse des vipères. En 1955, il a publié, par contre, quelques observations sur la reconnaissance des proies chez les Serpents, à la suite d'expériences faites en terrarium extérieur de 3×3 m.

Bien que le travail de BAUMAN (1929) porte sur le même sujet que le nôtre, nous avons jugé bon d'étudier le problème dans de meilleures conditions expérimentales. La grosse critique que l'on peut faire à BAUMANN porte moins sur la réalisation des expériences et ses résultats que sur les conditions dans lesquelles elles ont été faites. En effet, tout éthologiste sait que le comportement des animaux est en relation étroite avec les conditions du milieu dans lequel on les étudie. Cette notion est particulièrement importante pour les serpents lorsqu'on étudie chez eux un comportement lié à leur nourriture, car ces animaux se nourrissent mal en captivité et peuvent donc se comporter différemment que dans la nature. SAINT GIRONS (1952) a déjà insisté sur les modifications du comportement en captivité et il mentionne même que c'est vis-à-vis de la nourriture que se manifeste le plus l'influence de la captivité.

Il faut donc éviter au maximum de perturber les animaux sur lesquels sont effectués les expériences. Et BAUMANN en mettant à chaque essai ses Vipères dans une caisse spéciale les perturbe certainement. La plupart des trajets des Vipères notés sur ses figures le prouvent : on voit l'animal fréquenter le plus souvent les bord de la caisse. Or ce comportement anormal se manifeste dans tous les cas chez les Vipères lors des premiers jours de

leur captivité, quelle que soit la grandeur de la cage ou du terrarium et aussi lorsque des individus habitués à une certaine cage sont mis dans une autre, même identique.

*

**

Méthodes expérimentales et matériel utilisé. — Il est bien évident que l'étude du comportement de chasse dans la nature est impossible. Mais il a été remarqué (SAINT GIRONS, 1952) que dans des terrariums suffisamment grands les réactions des Vipères sont les mêmes qu'en liberté. C'est pourquoi les expériences dont nous allons parler ont été réalisées en terrarium extérieur carré (6 × 6 m). Ce terrarium a été aménagé de façon à être le plus semblable possible au biotope naturel des animaux (voir fig. 1). Par ailleurs nos expériences n'ont été commencées que lorsque les Serpents mis en terrarium étaient tout à fait habitués à leur nouveau milieu.

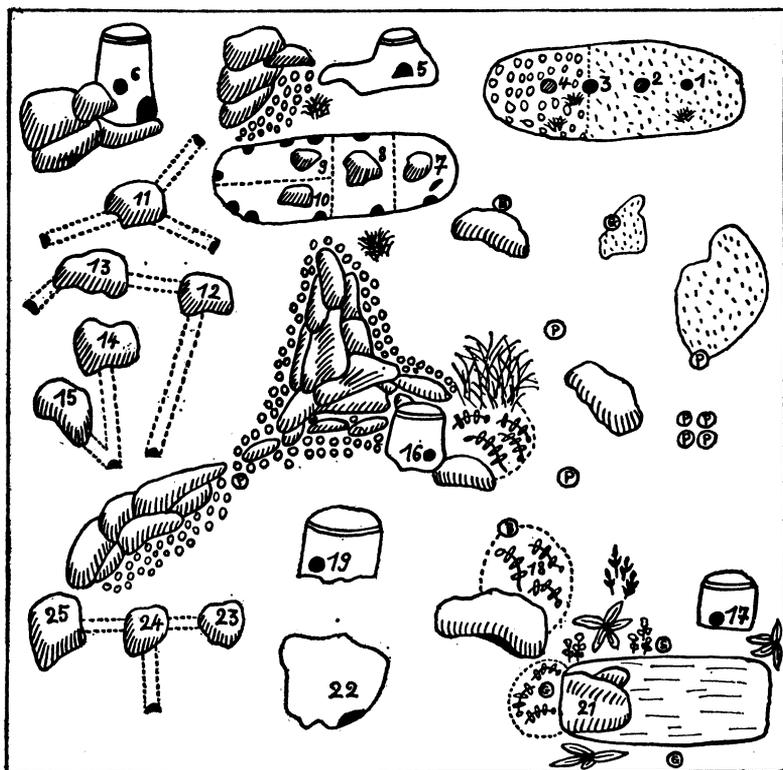
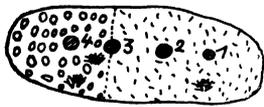


Figure 1. — Aspect général du terrarium utilisé 6 m × 6 m



Talus d'une quarantaine de centimètres de haut comprenant 4 abris faits de pots de fleurs renversés auxquels on a agrandi le trou du fond. Ces abris 1.....4 sont recouverts d'une pierre plate que nous n'avons pas représentée pour la commodité du schéma.



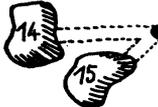
Abris faits de pierres cimentées ; les demi-cercles noirs correspondent aux entrées : 7.....9 sont des pierres que l'on peut soulever pour regarder dans chaque abri.



Représentation schématique des pierres.



Souche creuse avec un couvercle que l'on peut soulever pour regarder à l'intérieur de l'abri. Le demi-cercle ou le cercle noir correspond à l'entrée.



14 et 15 : pierres recouvrant des abris creusés dans le sol, en pointillé les galeries qui y conduisent et en noir leur entrée.



Touffe de bruyère schématisée.



Endroits herbeux ; ailleurs le terrarium est recouvert d'une couche de graviers et de sable, par endroit des tas de pierres et quelques plantes qui sont indiquées dans la légende.



Bassin d'une quarantaine de centimètres de profondeur maximum avec, à gauche, une pente douce sur laquelle on a mis des pierres (21).



Cercles représentant les troncs d'arbustes avec une lettre à l'intérieur indiquant leur nature :

B : buis ; G : genêt ; P : pin ; S : sapin.



Plaque de fougère polypode. *Polypodium vulgare*.



Touffe de petit houx. *Ruscus aculeatus*.



Touffe de scolopendre. *Scolopendrium officinale*.



Touffe de *Sedum telephium*.

Chaque Serpent utilisé possédait une marque qui est figurée dans le texte par un chiffre entre parenthèses après l'animal considéré.

Nos observations ont porté sur *Vipera aspis* et *Vipera berus*. Nous avons présenté à nos Serpents des Souris (vivantes ou mortes, grises ou blanches) pour étudier leur comportement en fonction de la nature et de l'état des proies présentées.

Pour perturber au minimum les Vipères nous en avons d'abord mis en présence de Souris vivantes, libres dans le terrarium. Des pistes déterminées ont ensuite été tracées à l'aide de souris attachées par une patte de derrière avec une ficelle fixée à une canne à pêche de 3 m. Ce dispositif permet de déplacer les proies à volonté.

Pour mettre en évidence le rôle de la vue dans la reconnaissance et la capture des proies, nous avons verni les yeux de deux Vipères (un mâle de *Vipera berus* et une femelle de *Vipera aspis*) avec de la peinture noire. Notons que ces Vipères aveuglées retrouvaient leur vision normale à la première mue suivant cet aveuglement expérimental.

Nous avons présenté des proies variées aux Vipères pour analyser le comportement de ces dernières dans différentes conditions. Pour étudier plus précisément le rôle des différents sens dans la poursuite des proies nous avons utilisé quelques artifices expérimentaux : des souris placées dans des flacons fermés hermétiquement ou par des couvercles perforés furent présentées aux Vipères.

A titre de comparaison, nous avons fait quelques observations sur le comportement de chasse chez *Natrix natrix* et *Natrix viperinus*. Nous avons présenté un leurre (une rainette en caoutchouc moussé) à une *Natrix viperinus* pour étudier les réactions de cette dernière.

Comportement des Vipères devant des proies vivantes. — Nous distinguerons les cas suivants :

1° *Comportement des Vipères devant des Souris grises libres dans le terrarium.* Les réactions sont toujours sensiblement les mêmes : tout en restant immobile, la Vipère observe la Souris se déplaçant à proximité d'elle, et sort lentement sa langue à plusieurs reprises. Deux phénomènes peuvent alors se produire suivant l'attitude que prend la Souris :

Si la Souris se rapproche de la Vipère, celle-ci reste immobile, lovée, prête à se détendre. Dès que le Rongeur passe à sa portée, elle se détend et mord.

Si la Souris s'éloigne, au contraire, de la Vipère, celle-ci s'élançe à sa poursuite et la suit de près. Cette poursuite rapide est surtout visuelle, et les deux trajets (celui effectué par la Souris et celui effectué par la Vipère) sont très voisins (fig. 2, trajet S - 1). Au cours de cette poursuite, la Vipère porte la tête haute et après avoir rejoint sa proie, elle la mord immédiatement.

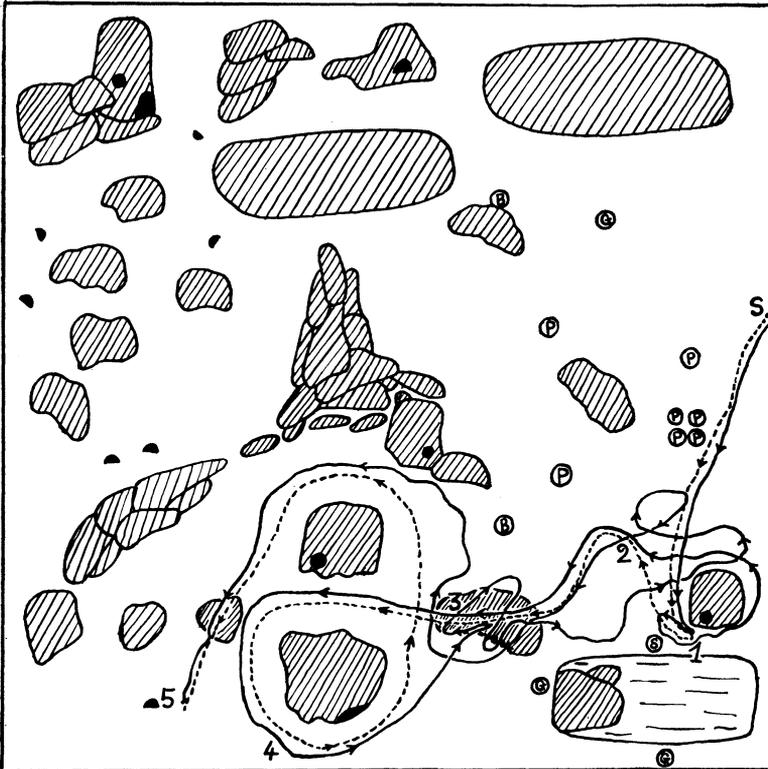


Figure 2. — Trajets suivis par une *Souris grise* morte après envenimation (en pointillé) et le mâle Aspik (3) (en trait plein). De S en 1 poursuite visuelle (en 1, 1^{re} morsure), de 1 en 2 à l'aide de la langue (en 2, 2^e morsure), de 2 en 3 poursuite visuelle, de 3 en 5 à l'aide de la langue. La Vipère étant arrivée en 4 au contact de la Souris, on traîne celle-ci jusqu'en 5 en recoupant la piste précédente. On remarque les nombreux essais et erreurs de la Vipère à l'intersection des 2 pistes avant que la Vipère ne retrouve la bonne direction et arrive en 5 au contact de la Souris.

Durée du parcours de la Vipère pour aller de S en 5 : 20 mn.

Après la morsure, la Vipère s'immobilise, tandis que la Souris s'éloigne plus ou moins aisément suivant la

rapidité de l'envenimation et la quantité de venin injecté. La Vipère ainsi immobile sort lentement sa langue par intermittence, et par moment elle ouvre et referme la gueule en faisant jouer ses crochets. Ce comportement s'observe après toute morsure. Au bout d'un temps variable (de quelques secondes à quelques minutes) elle se met lentement à la recherche de la Souris mordue. La langue joue ici le plus grand rôle. La Vipère suit un parcours sinueux qui s'écarte peu de part et d'autre de la trace laissée par le Rongeur (fig. 4, trajet 2 - 3). Dans ce déplacement guidé par l'odorat la Vipère porte sa tête très près du sol. Les mouvements de langue intermittents et réguliers sont devenus plus rapides. Souvent d'ailleurs les pointes de la langue touchent le sol ou les obstacles sur lesquels la Souris est passée (cailloux, herbes, etc...). Les sens chimiques interviennent alors sans que l'on puisse bien les dissocier et leur attribuer un rôle particulier.

Arrivée au contact de la Souris, la Vipère la touche très soigneusement de sa langue, et souvent en fait un ou plusieurs tours complets. Si la Souris est morte ou même agonisante, la déglutition commence presque instantanément ; si elle est encore bien portante, elle s'éloigne précipitamment de la Vipère qui réagit en la mordant une nouvelle fois au départ ou bien, la poursuit à vue comme précédemment et dès qu'elle rattrape sa proie, elle la mord. Puis le phénomène précédent se renouvelle. Ainsi, une Souris peut être mordue plusieurs fois consécutives après quoi le comportement de morsure va se trouver inhibé même si la Vipère n'a pas avalé la proie qu'elle poursuivait.

Plusieurs Souris peuvent ainsi être présentées à une Vipère, mordues et retirées immédiatement. Cette expérience ne peut se renouveler que quelques fois. Le nombre des morsures est un facteur individuel. Il apparaît alors un comportement nouveau ; la Vipère essaie de déglutir la Souris même si celle-ci est encore bien portante et sa fuite ne déclenche jamais de morsure. L'état actuel de nos recherches ne nous permet pas d'expliquer ce comportement particulier, peut-être est-il lié à la quantité de venin contenu dans les glandes ?

2° *Comportement des Vipères devant des Souris blanches libres dans le terrarium.* En présence de Souris blanches vivantes, les Vipères se comportent sensiblement de la même manière. Cependant, quelques individus prennent peur à première vue ; même si ces Vipères sont en état de se nourrir, elles fuient alors les

Souris blanches. Mais si l'on insiste et que l'on place ces Rongeurs sur la retraite des Vipères, celles-ci, après les avoir détectées à l'aide de leur langue, finissent par s'y intéresser et même s'en nourrissent. La couleur de la proie (la couleur blanche est inhabituelle dans les conditions naturelles) joue certainement un rôle dans son acceptation par les Vipères. Il faut remarquer que les Vipères qui se sont déjà nourries d'une Souris blanche ne sont plus perturbées lorsqu'on leur en représente une à nouveau. La première réaction de fuite devant une Souris blanche est donc une réaction strictement visuelle ; mais la réaction olfactive et gustative qui suit, domine et devient prépondérante. Ainsi, le premier sens qui intervient dans la reconnaissance des proies par les Vipères est donc la vue, mais les sens chimiques jouent un rôle plus important car, c'est d'eux que dépend l'acceptation finale de la proie.

3° Comportement des Vipères devant des proies vivantes auxquelles on impose des parcours déterminés. Une Vipère poursuit rapidement à vue une Souris vivante que l'on traîne devant elle. Si on fait sortir la Souris du champ visuel de la Vipère en la traînant à une vitesse telle que le Serpent ne puisse la suivre ou en la faisant passer derrière un obstacle (pierre, arbuste, souche, etc...) le comportement change alors complètement ; la poursuite devient lente, hésitante et les mouvements de langue, rares ou même inexistantes lors de la poursuite visuelle, deviennent plus nombreux et prépondérants. La Vipère cherche la piste laissée par la Souris, mais elle ne peut suivre la trace que sur un petit parcours. Jamais elle n'arrive au contact de la Souris vivante à l'aide des seuls sens chimiques, même si le Rongeur est très proche, mais caché à sa vue. *La vue joue donc le rôle principal dans la poursuite des proies vivantes non encore mordues.*

Les Vipères perçoivent beaucoup plus le mouvement que la proie elle-même. En effet, si au cours du déplacement d'une Souris devant une Vipère on immobilise subitement le Rongeur, le Serpent s'arrête aussitôt dans sa poursuite, hésite et utilise vainement sa langue pour retrouver la Souris. Mais tant que la Souris est immobilisée, la Vipère ne peut la retrouver — même si le Rongeur est encore dans son champ visuel. Ceci nous montre que c'est bien le mouvement de la proie que perçoit la Vipère. Elle ne reprend sa poursuite que lorsqu'on déplace à nouveau la Souris.

Après l'envenimation de la Souris vivante à la suite

de la morsure, le comportement de la Vipère change complètement. Après avoir mordu une première fois la Souris, la Vipère est capable de suivre la piste laissée par le Rongeur. Dans ce cas, les sens chimiques (par l'intermédiaire de la langue) deviennent prépondérants, tandis que la vue n'est plus indispensable pour la découverte de la proie. On peut alors imposer des parcours complexes à la Souris. La Vipère arrive toujours à retrouver sa proie à l'aide de sa langue au bout d'un temps plus ou moins long. Ce temps est fonction de la complexité et de la longueur du trajet suivi par la Souris.

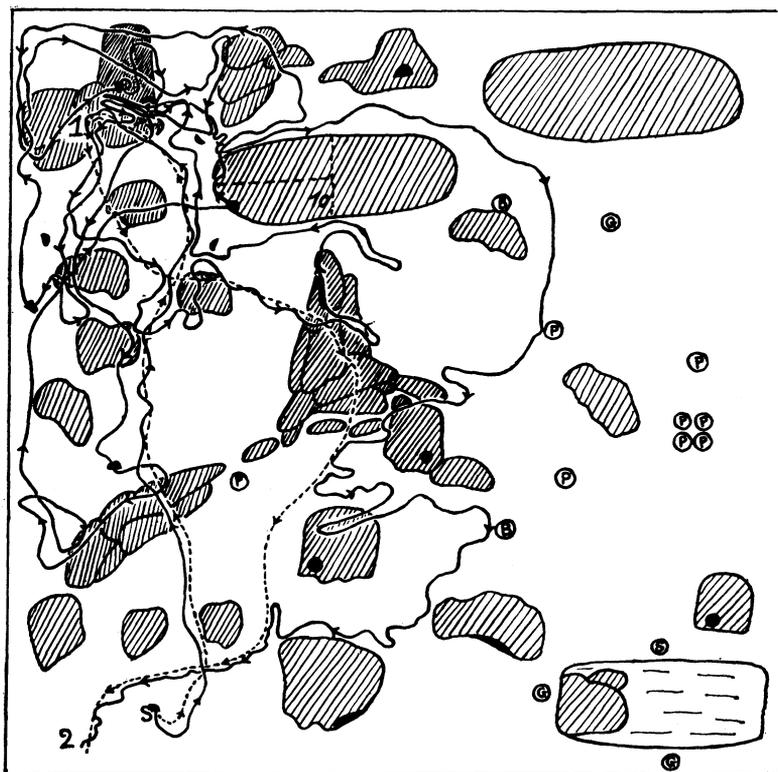


Figure 3. — En S on présente une *Souris blanche fraîche* tuée après envenimation à la femelle Aspïc (1). En pointillé : trace laissée par la Souris traînée sur le sol ; en trait plein : parcours suivi par la Vipère. On traîne d'abord la Souris de S en 1. La Vipère suit très bien la piste à l'aide de sa langue et après un parcours sinueux classique arrive en 1 au contact de la Souris. On traîne alors la Souris de 1 en 2 en recoupant 2 fois la piste précédente. On remarque les essais et erreurs de la Vipère aux intersections des 2 pistes avant de retrouver la bonne piste et d'arriver en 2 au contact de la Souris.

Il faut cependant signaler que les Vipères ont quelques difficultés à retrouver la bonne piste lorsque les traces laissées par la Souris s'entrecroisent (voir fig. 2 et 3). Le Serpent ne retrouve alors sa proie qu'après de nombreux essais et erreurs. Il semble qu'il ne puisse pas discerner *le sens de la piste* odorante laissée par la Souris. On pourrait pourtant penser que, plus le passage de la proie est récent, plus l'odeur est forte, et par conséquent plus la détection est facile. Les expériences faites en entrecroisant les pistes prouvent qu'il n'en est rien.

4° *Comportement des Vipères devant des proies mortes.* Comme précédemment, les Vipères poursuivent à vue des proies mortes envenimées. Une grosse différence est toutefois à noter, si la Souris sort du champ visuel de la Vipère, celle-ci n'a aucune difficulté pour la retrouver en utilisant ses sens chimiques grâce aux mouvements de langue, bien que la proie n'ait pas été mordue auparavant par cette Vipère. Ce n'est donc pas seulement la morsure qui détermine la poursuite à l'odorat et au goût. Un autre facteur intervient. Nous le préciserons plus loin.

5° *Comportement des Vipères aveuglées expérimentalement en face des proies.* Si l'on agite des souris vivantes ou mortes à proximité des Vipères aveuglées, elles sont détectées et mordues. Parfois même la Vipère est capable de localiser très exactement les mouvements et la position de la proie malgré la suppression de sa vue.

Si l'on traîne rapidement la proie mordue sur le sol devant la Vipère celle-ci la suit de très près (3 ou 4 cm) malgré sa cécité (fig. 4, tracé supérieur S - 2). Cette poursuite est tout à fait analogue à celle d'une Vipère normale et ne s'accompagne pas de mouvements de langue. Lorsque la Souris est traînée trop vite, la Vipère ne peut la suivre, la poursuite devient plus lente et s'effectue à l'aide de mouvements de langue.

Lorsque l'on traîne rapidement la Souris devant la Vipère et qu'on l'arrête brusquement, le Serpent passe par-dessus sa proie : la partie antérieure de l'Aspic reposant sur le Rongeur. La Vipère s'arrête alors aussitôt, retourne sa tête en arrière et retrouve la Souris en s'aidant de sa langue.

Cette poursuite rapide pourrait résulter du bruit fait par la proie traînée sur le sol puisque la vue et la langue n'interviennent pas. Une expérience simple prouve qu'il n'en est rien. Un leurre (ici un morceau de toile de sac mis devant le museau de la Vipère) que l'on traîne

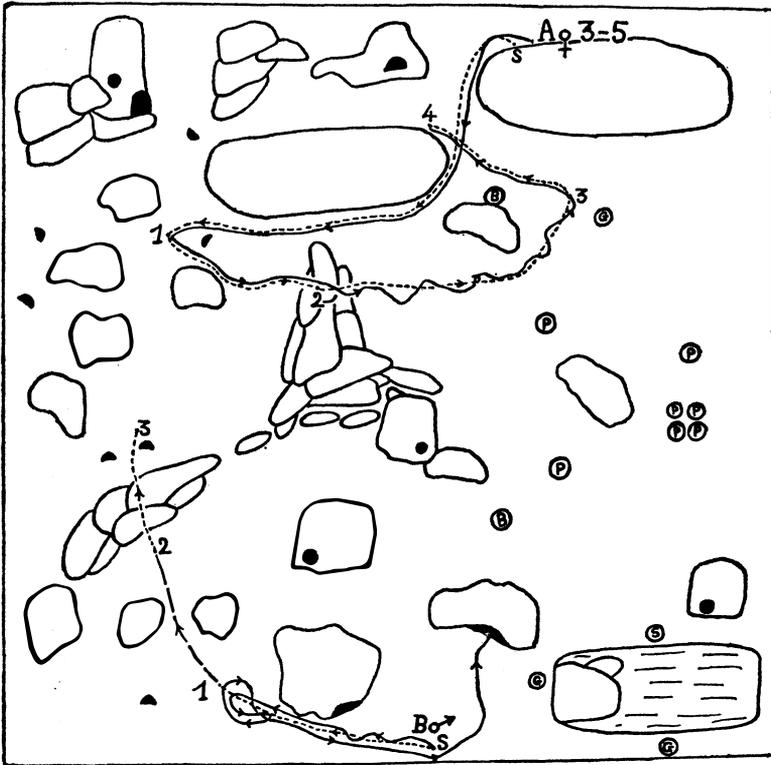


Figure 4. — Tracé supérieur. — En pointillé, tracé laissé par une *Souris grise morte* après envenimation, que l'on traîne sur le sol (S.....4).

En trait plein, chemin suivi par la femelle *Aspic* (1) aveuglée expérimentalement.

En S la *Souris* mordue par la *Vipère* est traînée jusqu'en 2, rapidement la *Vipère* suit de très près (la tête restant à 3 ou 4 cm de la *Souris*) sans aucun mouvement de langue. De 2 en 3 la *Souris* est traînée plus vite que la *Vipère* ne peut la suivre, c'est alors la poursuite classique à l'aide de la langue, avec un parcours sinueux. Lorsque la *Vipère* est en 3, au contact de la *Souris*, de 3 en 4, on effectue la même expérience que de S en 2.

Tracé inférieur. — On présente une *Souris grise morte* après envenimation au mâle *Berus* qui la mord en S. On traîne la *Souris* sur le sol de S en 1 (en pointillé) puis on la soulève pour qu'elle ne touche plus le sol, de 1 en 2 (trait interrompu), de 2 en 3 nous la traînons à nouveau sur le sol. Le parcours qu'effectue la *Vipère* (en trait plein) se fait à l'aide de la langue.

comme précédemment n'est jamais suivi par la *Vipère*. L'odorat doit donc jouer seul, puisque la langue ne sort pas à l'extérieur. D'ailleurs, les mouvements de la *Vipère* sont, dans ce cas, beaucoup plus précis et rapides que

lorsqu'elle utilise sa langue pour détecter une proie et la suivre.

6° *Comportement des Vipères avant la déglutition.*
Dans la nature, on peut remarquer que la plupart des proies ingérées par les Vipères sont avalées la tête la première. En terrarium nous avons essayé d'étudier ce comportement et les repères sensoriels utilisés. Lorsqu'une Vipère normale va déglutir une Souris, elle commence par la toucher soigneusement de sa langue et en fait ainsi le tour. Puis, après cette reconnaissance olfactive, gustative et même tactile de la proie, la déglutition commence toujours à partir de la tête.

Des Vipères aux yeux vernis eurent un comportement différent. La même reconnaissance eut lieu grâce aux mouvements de la langue, mais la déglutition commença par n'importe quelle partie de la proie. La Vipère peut alors essayer de déglutir la Souris à partir du milieu du corps, de l'arrière, etc... et ce n'est que par hasard que la déglutition commence par la tête. Ces observations nous montrent que la reconnaissance de la tête de la proie avant la déglutition semble liée à des perceptions visuelles. L'olfaction, le goût, et même le toucher ne jouent qu'un rôle restreint ou nul.

Dans une autre série d'expériences on sectionna la tête d'une Souris et on ramena la peau sur la section avant de la donner à déglutir à une Vipère normale. Après la reconnaissance olfactive, gustative et tactile classique, la Vipère chercha vainement la tête, puis, après un certain temps d'exploration, essaya de déglutir la Souris par la partie antérieure (base du cou).

La déglutition est pénible et la Vipère est obligée de s'y prendre à plusieurs fois. A chaque reprise, elle cherche de nouveau l'emplacement de la tête. Après de nombreux essais elle déglutit généralement la Souris en commençant par la base du cou. La tête de la proie joue par conséquent un grand rôle dans la déglutition. Ainsi deux phénomènes bien distincts entrent en jeu avant la déglutition : 1° une reconnaissance olfactive, gustative et tactile à l'aide de la langue dont dépend l'acceptation définitive de la proie, et 2° une détermination visuelle de la tête de la proie, point de départ de la déglutition.

7° *L'identification de différentes proies par les Vipères et le comportement qui en résulte.* Jusqu'ici nous nous sommes contentés de présenter aux Vipères des Souris dans différentes conditions et d'analyser le comportement des Reptiles. Dans une autre série d'expériences

on présente aux Vipères des proies variées que l'on agite. Comme précédemment nous avons effectué nos expériences avec des Vipères normales (possédant tous leurs sens) et avec des Vipères aveuglées.

Expériences effectuées avec des Vipères normales.
On déplace une *Souris grise morte* après envenimation par une autre Vipère ; le mâle Aspic (2) la suit à vue et la mord aussitôt. Il en est de même pour une *Souris blanche vivante*.

On présente ensuite un *Lézard vert vivant*, la Vipère suit ses mouvements qui déclenchent chez elle une poursuite visuelle. Les mouvements de langue n'interviennent que lorsque la Vipère est très près du Lézard (à 2 ou 3 cm) mettant en jeu les sens chimiques. La Vipère se met en position d'attaque mais au moindre mouvement de sa tête, le Lézard mord violemment la tête de l'Aspic qui s'écarte. Si on recommence une seconde fois l'expérience, le même phénomène se reproduit. En présentant une troisième fois le Lézard, la Vipère le fuit toujours.

On remplace alors le Lézard par une *Grenouille verte vivante*, la Vipère suit ses mouvements tout en se rapprochant d'elle. Cette poursuite est encore visuelle et ce n'est que très près que la langue intervient. L'intérêt de la Vipère se borne à l'observation de la Grenouille et jamais il n'y a morsure.

En recommençant les expériences avec le mâle Aspic (3) les réactions sont identiques.

De ces observations on peut tirer quelques conclusions :

— Toute proie (vivante ou morte) animée d'un certain mouvement devant une Vipère est d'abord observée et suivie à vue. Dans une deuxième phase où la proximité intervient, les sens chimiques entrent en jeu grâce aux mouvements de langue. C'est de ces derniers sens que dépend l'acceptation ou le refus définitif de la proie.

SAINT GIRONS (1955) avait déjà signalé, chez les Vipères et les Coronelles, l'intérêt passager de ces serpents pour des proies inhabituelles mobiles (Amphibiens) sans donner beaucoup de détails.

Dans les expériences précédentes, il n'a été question que de poursuite ou de détection visuelle, la langue n'intervenant que tardivement. Nous allons maintenant examiner la poursuite à l'aide des sens chimiques en fonction de différentes proies.

Le mâle Aspic (2) suit très bien la trace d'une *Souris grise morte* (après envenimation) traînée sur le sol. Arri-

vée au contact du Rongeur, la Vipère le reconnaît et tente de le déglutir. On y substitue un *Troglodyte mort* (non envenimé). L'Aspic tourne autour et après reconnaissance à l'aide de sa langue, le délaisse.

On traîne ce même Troglodyte devant un mâle *Berus*, l'Ophidien suit aussi la piste, retrouve l'oiseau, effectue la reconnaissance classique, puis l'abandonne.

Si l'on présente un Troglodyte dans les mêmes conditions au mâle Aspic (3), le Serpent suit la trace, reconnaît l'Oiseau et le déglutit à partir de la tête. Ainsi, une même proie peut avoir plusieurs significations et entraîner des comportements différents suivant les individus. Ces différences de comportement résultent peut-être de différences de l'état de motivation interne (faim plus ou moins intense) des Vipères observées.

Nous remarquons que les Vipères peuvent très bien suivre la trace laissée par des proies non envenimées ; par conséquent, le venin (ou plutôt son odeur) n'interviendrait pas dans la quête à l'odorat et au goût comme les expériences précédentes auraient pu le laisser supposer. Cette poursuite à l'aide de la langue semble plutôt liée à l'état de la proie ; une proie morte (envenimée ou non) est très bien suivie, tandis qu'une proie vivante ne l'est jamais qu'après morsure.

Expériences effectuées avec des Vipères aveuglées expérimentalement. On traîne successivement devant la femelle Aspic (3) une *Souris blanche* vivante qu'elle vient de mordre, une *Souris tuée* par une autre Vipère vingt-quatre heures auparavant et un *Troglodyte mort non envenimé* (voir fig. 5). L'Aspic suit très bien la trace de ces trois proies à l'aide de sa langue.

On met ensuite très près du museau de la Vipère une *Grenouille verte vivante* : non seulement le serpent s'en désintéresse mais il la fuit. Il apparaît alors un comportement curieux : l'Aspic se frotte alternativement le côté de la tête sur le sol comme pour se débarrasser de la peinture noire qui recouvre ses yeux et retrouver ainsi la vue. Il faut écarter l'hypothèse de l'intervention du venin cutané du Batracien, car une Vipère normale ne manifeste pas ce comportement devant une Grenouille, comme nous l'avons vu plus haut. En ce qui concerne la poursuite chimique, le comportement des vipères aveuglées expérimentalement est semblable à celui des vipères normales.

Conditions dans lesquelles des proies sont poursuivies par les Vipères. Pour voir dans quelles conditions une proie laisse une trace odorante qui peut être suivie par une

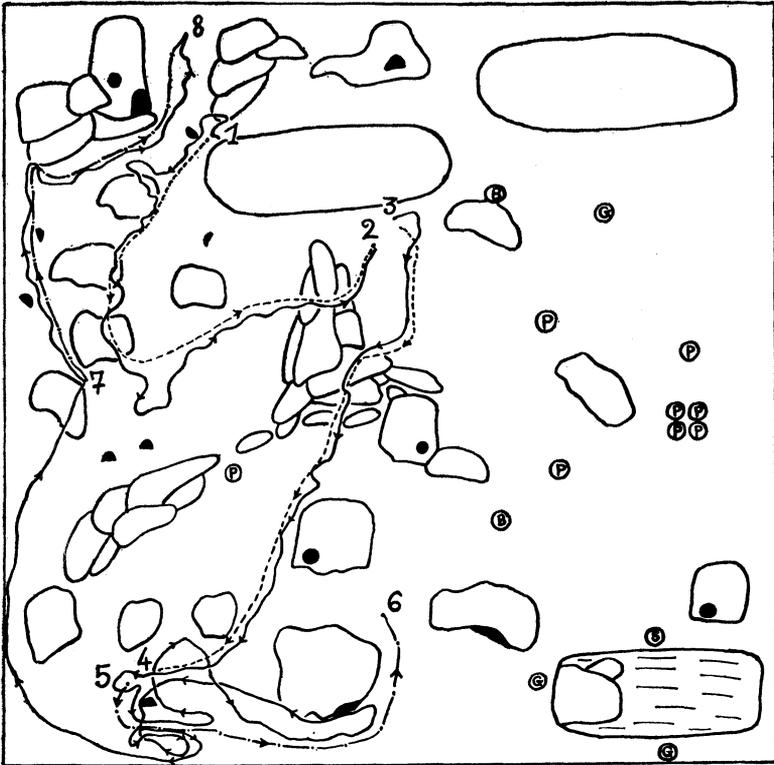


Figure 5. — En 1, on présente une *Souris blanche* vivante à la femelle d'Aspic (3), aveuglée expérimentalement, qui la mord. Puis la *Souris* mordue, encore vivante, est traînée jusqu'en 2 (en pointillé). L'Aspic suit la trace à l'aide de sa langue (en trait plein). En 3 on substitue à la proie précédente une *Souris blanche* morte après envenimation, on la traîne de 3 en 4 (en pointillé).

L'Aspic suit encore la trace à l'aide de sa langue, et va jusqu'en 4 (en trait plein). En 5 on substitue un *Trogodyte* mort (non envenimé) à la *Souris*, on le traîne jusqu'en 6 (trait interrompu intercalé de pointillé). La *Vipère* commence à suivre la piste (trait plein) mais la délaisse vite. En 7, sur sa retraite on remplace le même *Trogodyte* que l'on traîne jusqu'en 8 et la *Vipère* suit très bien la piste à l'aide de sa langue. Cette fois-ci arrivée au contact de l'oiseau, elle effectue la reconnaissance olfactive, gustative et tactile avant que la déglutition ne commence.

Vipère, nous avons réalisé différentes expériences. Devant le mâle *Berus*, on traîne sur le sol une *Souris* grise tuée par lui quelques instants auparavant, on continue en la soulevant sur une certaine distance et on la traîne à nouveau (fig. 4). La *Vipère* ne suit la piste que sur la première partie du parcours, ce qui nous montre qu'une proie ne laisse une trace odorante que par contact ; il faut qu'elle

touche le sol où des objets naturels (végétation, cailloux, etc...).

On agite une *Souris grise tuée* par une autre Vipère devant le mâle Aspic (3), il ne s'y intéresse pas. On lui présente alors une *Souris blanche vivante* : la Vipère la suit lorsqu'on la déplace devant elle. Si on représente alors à la Vipère la *Souris grise morte*, elle est aussitôt mordue. On la traîne sur le sol (1,80 m) et on continue la piste avec la *Souris blanche vivante* non mordue (1,50 m). La Vipère suit très bien les deux pistes successives et arrive à l'endroit où l'on a arrêté la *Souris vivante*.

Ceci nous montre qu'une proie vivante est plus attractive qu'une proie morte, même si cette dernière est mise expérimentalement en mouvement. Mais alors qu'une proie vivante (non envenimée) ne peut pas être retrouvée à l'aide des sens chimiques, une proie morte (envenimée ou non) l'est très bien.

Une Vipère qui a mordu une proie morte peut suivre une *Souris vivante* non envenimée à l'aide de sa langue. Il y a peut-être une certaine sensibilisation de la Vipère du fait qu'elle a mordu une fois ou plutôt une motivation plus intense. Une proie vivante laisse donc bien une piste odorante mais qui n'est suivie que dans des conditions bien particulières, et de nombreuses expériences supplémentaires doivent être effectuées pour qu'on puisse les énoncer.

Nous avons utilisé certains artifices expérimentaux pour étudier plus précisément *le rôle des différents sens dans la chasse et la capture des proies*.

On met une *Souris blanche vivante* qui intéresse le mâle Aspic (2) dans un flacon fermé d'un couvercle perforé : la *Souris* remuant à l'intérieur, la Vipère mord deux fois consécutives sur le flacon. La même expérience est répétée avec le mâle *Berus*, mais cette fois le flacon est fermé hermétiquement. La Vipère n'a jamais tenté de mordre le flacon contenant la souris et il n'est suivi que sur une très petite distance.

Nous traînons une *Souris blanche vivante* devant le mâle Aspic (3) ; comme nous l'avons vu plus haut la vue joue le plus grand rôle dans cette poursuite. Nous enfermons la *Souris* dans un flacon hermétique et nous la traînons devant la Vipère ; cette dernière ne suit alors le flacon que lorsqu'il passe sur la trace précédente de la *Souris* (voir fig. 6).

Comme nous l'avons déjà observé à maintes reprises précédemment, ces expériences confirment que la vue,

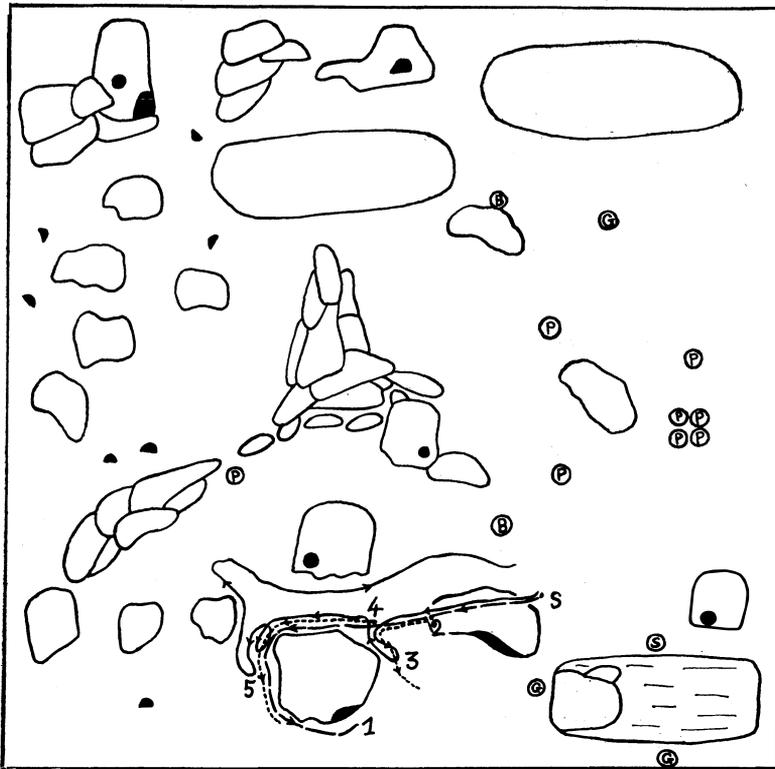


Figure 6. — En S on présente une *Souris blanche vivante* au mâle Aspice (3), on la traîne sur le sol de S en 1 (en trait interrompu). La Vipère suit la *Souris* à vue et de très près jusqu'en 2. Ensuite la Vipère essaye de suivre la piste à l'aide de sa langue mais n'y arrive pas et l'abandonne très vite. On enferme alors la *Souris* dans un flacon bien bouché et on la présente à la Vipère en 2, on traîne le flacon sur le sol (en pointillé), la Vipère suit jusqu'en 3 (en trait plein) et abandonne. On refait la même expérience à partir de 4, on traîne le flacon contenant la *Souris* sur le sol (en pointillé), la Vipère suit jusqu'en 5 (en trait plein), puis abandonne et regagne son abri.

chez les Vipères, n'est pas suffisante pour la recherche et la capture des proies vivantes non envenimées. La poursuite uniquement à l'aide de la langue ne s'effectue que sur un petit parcours, elle est toujours difficile et jamais elle n'aboutit à la découverte de la proie vivante, même si celle-ci est relativement près. Les yeux et les sens chimiques interviennent simultanément dans le comportement de chasse des proies vivantes non encore mordues.

Quelques observations sommaires sur le comportement de chasse chez d'autres Serpents (Colubridés). Nos

observations sont ici beaucoup moins nombreuses. Mais cependant nous avons pu remarquer quelques phénomènes intéressants.

Observations chez Natrix natrix (Couleuvre à collier). On observe le mâle (1) chassant dans l'eau du bassin, en terrarium. Après avoir avalé un Poisson (Vairon) il inspecte minutieusement le fond en sortant de temps en temps sa langue. Dans l'eau d'ailleurs, cet organe joue un plus grand rôle dans la recherche des proies que sur terre, la vue semblant beaucoup moins bonne.

Sur terre on présente une jeune Grenouille verte à cette même Couleuvre qui s'y intéresse aussitôt. La Grenouille s'éloigne en trois bonds de la Couleuvre qui s'élançe à sa poursuite. C'est une quête rapide qui s'effectue la tête haute, sans mouvements de langue, et où la vue seule semble jouer un rôle. Sur le chemin suivi par la Grenouille se trouve une jeune touffe de Silène de grosseur et de couleur analogues à celle de l'Amphibien. La Couleuvre dans sa poursuite aperçoit cette touffe qu'elle confond avec la Grenouille puisqu'elle l'attaque par deux fois consécutives. Puis le Serpent continue sa prospection et retrouve la Grenouille qui est saisie aussitôt par une brusque détente de la tête, sans reconnaissance préalable à l'aide de la langue.

Ces observations nous laissent penser que la méthode de chasse de la Couleuvre à collier est différente suivant qu'elle s'effectue sur le sol ou dans l'eau. Dans le premier cas la vue semble jouer un rôle prépondérant dans la recherche et la capture des proies. Dans le second cas la vue et les sens chimiques par l'intermédiaire de la langue entrent en jeu simultanément. Dans l'eau d'ailleurs la vue semble beaucoup moins bonne qu'à l'air libre.

Observations faites chez Natrix viperinus (Couleuvre vipérine). Le mâle vipérine (3) étant tapi à l'intérieur d'une souche, on lui présente une jeune grenouille verte. Dès que la Grenouille se trouve à portée de la Couleuvre, celle-ci l'observe sans aucun mouvement de langue et le moindre déplacement du Batracien détermine la capture de la part de la Vipérine. On peut aussi faire suivre la Grenouille par la Couleuvre. Cette poursuite, toujours courte, se fait à vue ; elle est rapide, sans qu'aucun mouvement de langue n'intervienne. La Vipérine abandonne très vite sa proie ; même très près d'elle (à 1 ou 2 cm) la Vipérine ne sort jamais sa langue et la vue demeure primordiale. Lorsque la Grenouille saute hors de son champ visuel, la Vipérine ne la cherche pas, ni à l'odorat,

ni à la vue ; elle se retire à l'endroit où elle était à l'origine. Il semble bien que cette couleuvre soit incapable de suivre une piste odorante et que la vue joue le rôle principal dans la recherche et la capture des proies, tout au moins sur le sol. De plus, la Vipérine ne poursuit pas ses proies avec ardeur, comme nous l'avons vu précédemment chez la Couleuvre à collier et elle semble chasser surtout à l'affût.

Dans l'eau, qui est le biotope habituel de chasse de la Vipérine, le comportement vis-à-vis des proies est différent, comme nous l'avons constaté dans un petit vivarium au Laboratoire. Nous y avons mis des épinoches et épinochettes auxquelles nous avons coupé les rayons épineux des nageoires dorsales et pectorales pour éviter que nos serpents ne se blessent. Le mâle Vipérine (6) chassant les Poissons dans l'eau s'approche doucement sur le fond caillouteux en l'explorant minutieusement à l'aide de sa vue et de quelques mouvements de langue. Puis il s'immobilise, sort sa langue le plus possible et la maintient longtemps à l'extérieur en faisant vibrer ses deux pointes. Les poissons s'approchent de cette langue en mouvement et même essaient de la capturer. C'est alors que la Vipérine se détend brusquement et capture une Epinoche par le milieu du corps ; elle sort de l'eau avec sa proie et, sur les pierres, réussit à l'avaloir à partir de la queue. Dans l'eau la recherche des proies ne s'effectue donc pas uniquement à vue, les sens chimiques interviennent aussi. La langue serait-elle utilisée comme un leurre pour la capture des proies qui s'y laissent très bien prendre, et même plusieurs fois consécutives ?

La capture des épinoches se fait au hasard, souvent par le milieu du corps et la Vipérine a des difficultés à déglutir sa proie, même si celle-ci est petite. En général la Couleuvre ne parvient pas à avaler le Poisson dans l'eau car il se débat sans cesse et le Serpent ne peut prendre appui nulle part. La Vipérine sort alors de l'eau avec sa proie pour aller sur les pierres où, pour la déglutir, elle se frotte dessus en essayant de pousser le Poisson pour qu'il pénètre. Chez la Couleuvre vipérine la tête de la proie et sa recherche avant la déglutition n'ont pas l'importance que l'on a vue chez les Vipères, la déglutition se faisant indifféremment par la tête ou la queue.

La Vipérine étant dans l'eau, sa tête à l'extérieur, on lui présente un leurre, une Rainette verte en caoutchouc mousse (type de leurre utilisé pour la pêche au Brochet), à laquelle on a enlevé les hameçons. On pose ce leurre sur l'eau et on le met en mouvement. La Couleuvre le suit

attentivement des yeux sans faire de mouvements de langue et l'attaque aussitôt à plusieurs reprises. Une fois même, les dents de la Vipérine sont restées plantées dans la Grenouille en caoutchouc quelques instants. Après plusieurs attaques successives, le leurre ne l'attire plus d'aucune façon. Cela confirme ce que nous avons déjà vu, à savoir que chez la Vipérine le comportement de chasse à l'air libre ne dépend que de la vue.

Nous remarquons chez ces deux Colubridés des phénomènes de comportement semblables qui peuvent être groupés en deux parties bien distinctes : 1° un comportement de chasse sur le sol où la vue joue le plus grand rôle, sinon l'unique rôle, et 2° un comportement de chasse dans l'eau où la vue et les sens chimiques par l'intermédiaire de la langue interviennent simultanément.

Discussion et conclusions. Ces premières observations nous ont permis de dégager quelques phénomènes du comportement de chasse et de capture chez les Serpents et elles nous montrent la façon complexe dont les récepteurs sensoriels sont utilisés dans la prédation.

Nos résultats sont en contradiction avec ce qu'a dit ABERCROMBY (1922), à savoir que la vision des Ophidiens n'est pas bonne à la lumière du jour. Nous pouvons dire, au contraire, que la vision diurne joue un rôle important dans la prédation, dans les conditions expérimentales où nous nous sommes placés. Il faut cependant signaler que les Serpents voient mal les formes, mais suivent, par contre, très bien les mouvements. La vision atteint son maximum d'importance chez les Ophidiens diurnes à pupille ronde (Colubridés), ce qui ne veut pas dire que les Serpents nocturnes ou crépusculaires à pupille elliptique (Vipéridés) ne voient pas à la lumière du jour. Il faut malgré tout laisser la place qui leur est due aux sens chimiques (olfaction et goût), ainsi qu'au toucher, sens qui se manifestent surtout par l'intermédiaire de la langue. NOBLE et CLAUSEN (1936) avaient d'ailleurs déjà très bien mis en évidence le rôle de l'olfaction chez deux Colubridés américains. Il faut dire que la vision et les sens chimiques jouent simultanément un rôle dans la prédation chez les Serpents, ce qui n'exclut pas la prédominance de celle-là ou de ceux-ci, dans le comportement de chasse des Ophidiens suivant la biologie et le rythme d'activité (nocturne ou diurne) des espèces considérées.

Le comportement des Vipéridés et des Colubridés étudiés vis-à-vis des proies qu'on leur présente, est en effet différent. La chimiosensibilité est plus importante

chez les Vipéridés, tandis que chez les Colubridés c'est la vision qui joue le rôle principal (au moins à l'air libre). Ceci est peut-être dû au type d'yeux différents chez les deux familles. En effet, ROCHON-DUVIGNAUD (1931) remarque que les Vipéridés avec une pupille ovale ont une vision crépusculaire ou même nocturne, tandis que les Colubridés avec une pupille ronde ont une vision diurne.

Ces premières expériences, voisines de celles de BAUMANN (1929) mais effectuées dans des conditions totalement différentes, nous donnent souvent des résultats qui ne concordent pas avec ceux de l'auteur allemand. De plus, nous nous sommes plus étendus sur le comportement des vipères devant les proies vivantes avant la morsure. Nous avons également fait quelques expériences sur le comportement des vipères devant différentes espèces de proies. Nous avons aussi commencé à examiner plus en détail la déglutition, et les comportements qui y sont liés. Enfin, nous avons fait, à titre de comparaison, quelques expériences chez deux Colubridés.

Bien que la langue n'intervienne pas, ou très peu, dans la poursuite de proies vivantes non envenimées, la vue n'est pas suffisante pour que les Vipères retrouvent leurs proies. La tête de la Vipère reste toujours très près de la proie. Il est possible qu'il existe une chimiosensibilité dépendant des narines qui, dans ce cas, joueraient un rôle.

Les Vipères sont incapables de suivre sur une grande distance la trace d'une proie vivante menant à la découverte de celle-ci sans qu'elles l'aient mordue au préalable — ceci même lorsque les Vipères ne s'étaient pas nourries depuis longtemps.

La vue joue le rôle principal dans la poursuite des proies vivantes non mordues. Après la morsure des proies (mortes ou vivantes), ce sont les sens chimiques qui ont la plus grande importance, comme l'avait déjà remarqué BAUMANN.

Des proies mortes non envenimées, sont bien suivies à l'aide de la langue, ce qui écarte le rôle du venin dans cette détection. L'état de la proie (vivante ou morte) semble le facteur le plus important qui détermine le comportement des Vipères. Une proie vivante est plus attractive qu'une proie morte, même si on met cette dernière en mouvement. De nombreuses expériences sont encore nécessaires pour élucider ces différences de comportement et les facteurs qui en sont responsables.

Nous avons étudié le comportement des Vipères avant

la déglutition de leur proie. Tout d'abord il y a chez la Vipère une reconnaissance olfactive, gustative et sans doute aussi tactile de la proie à l'aide de la langue. Puis le Serpent cherche aussitôt la tête de sa proie, par où commencera la déglutition. Si la vue est supprimée expérimentalement, la chimiosensibilité ne peut la remplacer et la déglutition se fait alors au hasard.

Chez les Vipères, une proie a une signification différente et variable avec chaque individu. La signification de la proie dépend de ce que SAINT-GIRONS (1955) a appelé « la motivation interne », qui est fonction des besoins de l'animal en nourriture. Cet état dépend aussi de différents facteurs, dont les plus importants sont sûrement d'ordre physiologique.

RÉSUMÉ

Chez *Vipera*, toute proie (vivante ou morte) agitée devant le Serpent est observée et suivie à vue ; ce n'est que très près que les sens chimiques entrent en jeu grâce aux mouvements de langue. C'est de ces derniers sens que dépend l'acceptation ou le refus définitif de la proie. La signification des proies chez les Vipères ne dépend que de leur motivation interne.

Les proies ne laissent de pistes odorantes que par contact avec le sol ou différents objets naturels (pierres, souches, végétation, etc...). Lorsque les traces laissées par les proies s'entrecroisent, les Vipères ne peuvent pas discerner le sens des pistes odorantes et elles ne retrouvent leurs proies qu'après de nombreux essais et erreurs.

La vue intervient d'abord dans la poursuite des proies vivantes non encore mordues et joue le rôle principal ; après morsure, le rôle des sens chimiques devient prédominant.

La poursuite à l'aide de la langue semble liée à l'état de la proie. Une proie morte (envenimée ou non) peut être uniquement suivie à l'aide de la langue par sa trace, tandis qu'une proie vivante (bien que plus attractive) ne peut être suivie par sa trace qu'après morsure.

Chez les Vipères, deux phénomènes bien distincts entrent en jeu *avant la déglutition* : 1° une reconnaissance olfactive, gustative et tactile à l'aide de la langue dont dépend l'acceptation définitive de la proie, et 2° une reconnaissance visuelle de la tête de la proie, point de départ de la déglutition.

Dans les conditions naturelles, c'est-à-dire lorsque les

proies sont vivantes, le comportement de chasse des Vipères dépend de deux phénomènes bien distincts : 1° *avant la morsure*, une poursuite où les mouvements de langue sont rares ou nuls et dans laquelle la vue joue le plus grand rôle. Cette poursuite est rapide et la tête de la Vipère, portée haute au-dessus du sol, reste toujours très près de la proie. Les deux parcours, celui de la Souris et de la Vipère sont plus ou moins superposables. Il faut rappeler que la Vipère voit mieux les mouvements de la proie que la proie elle-même ; 2° *après une première morsure* le rôle de la langue devient prépondérant. La poursuite est lente et s'effectue avec de nombreux mouvements intermittents de la langue. Le trajet parcouru par la Vipère est toujours sinueux, mais s'écarte peu de part et d'autre de la trace laissée par la Souris.

Chez *Natrix natrix* et *Natrix viperinus* la prédation peut être divisée en deux parties : 1° un comportement de chasse sur le sol où la vue joue le plus grand rôle, sinon l'unique, et 2° un comportement de chasse dans l'eau où la vue et la langue interviennent simultanément.

Un leurre en caoutchouc mousse figurant une Rainette (*Hyla arborea*) agité sur l'eau devant *Natrix viperinus* détermine le même comportement qu'une proie naturelle chez cette Couleuvre.

AUTEURS CITES

- ABERCROMBY A.-F. (1922). — The senses of a snake. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 28 : 812.
- BAUMANN F. (1929). — Experimente über den Geruchssinn und den Beuteerwerb der Viper (*Vipera Aspis L.*), *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 10 : 36-119.
- DUMERIL M.-C. et BIBRON G. (1854). — Erpétologie générale. Volume 7.
- NOBLE G.K. et CLAUSEN H.-J. (1936). — The aggregation behaviour of *Storeria dekayi* and other snakes, with especial reference to the sense organs involved. *Ecol. Monog.* 6 : 269-316.
- ROCHON-DUVIGNAUD A. (1931). — Les yeux des Reptiles. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris 1931 : 399-422.
- SAINT-GIRONS H. (1952). — Ecologie et Ethologie des Vipères de France. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, II^e série, 14 : 263-343.
- SAINT-GIRONS H. (1955). — Quelques observations sur la reconnaissance des Proies chez les Serpents, *Terre et Vie*, 1955 : 159-167.