

NOTES SUR L'ÉCOLOGIE ET LA STRUCTURE
DES POPULATIONS DES LATICAUDINÆ
(SERPENTS, HYDROPHIDÆ)
EN NOUVELLE CALEDONIE *

par H. SAINT GIRONS,
*Laboratoire d'Ecologie du Muséum National
d'Histoire Naturelle.*

En 1962, notre ami et collègue J.M. Bassot nous signalait la présence d'importantes concentrations de Laticaudinæ sur quelques îlots des environs de Nouméa (Nouvelle Calédonie). Au cours d'une mission récente dans le Sud Pacifique, il nous a semblé intéressant de profiter de ces conditions favorables pour tenter une étude un peu plus approfondie de l'écologie de ces Serpents amphibies. En effet, contrairement aux Hydrophinæ qui sont de véritables Serpents marins, extrêmement spécialisés, vivipares et incapables de se déplacer sur le sol, les représentants du genre *Laticauda* ont un aspect presque normal et sont vus fréquemment à terre ; ovipares, ils doivent d'ailleurs y déposer leurs œufs.

L'étude a été effectuée au cours de deux séjours en Nouvelle Calédonie, du 16 au 31 juillet, puis du 6 au 12 septembre 1963 et comprend plusieurs temps : 1° une exploration rapide des îles et îlots qui parsèment le lagon, entre Nouméa et l'îlot du Grand Taenia situé à 63 km à l'Ouest-Nord-Ouest, dans la baie de Saint Vincent ; 2° des observations intensives, le recensement et le marquage d'une petite population sur l'îlot du Petit Taenia où nous avons campé six jours ; 3° des observations discontinues et exclusivement diurnes d'une grande population sur l'îlot du Signal (ou Te Ndu), situé à proximité de Nouméa

* Ce travail a pu être effectué grâce à une mission du Centre National de la Recherche Scientifique. Sur place, l'Institut Français d'Océanie a grandement facilité nos recherches et nous tenons à remercier tout particulièrement M. ROTSCHE de l'aide efficace qu'il nous a accordée.

et où 100 spécimens ont été marqués ; 4° en septembre, la recherche des animaux marqués sur les deux îlots et diverses observations, pendant vingt-quatre heures consécutives, du comportement des Serpents du Petit Taenia.

Un certain nombre de dissections et de prélèvements histologiques ont été faits : 4 en juin 1961, par J.M. Bassot, 9 en juillet et 6 en septembre 1963. La plus grande partie des observations a été effectuée sur *Laticauda colubrina* (Schneider), espèce qui est, de beaucoup, la plus abondante. A la fin de chaque paragraphe, nous

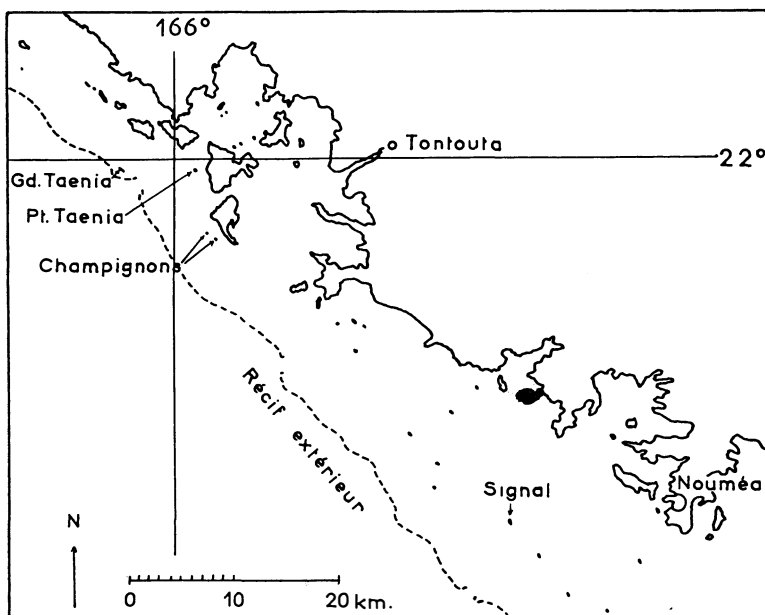


Figure 1. — Nouvelle Calédonie : le lagon à l'Ouest de Nouméa.

résumerons rapidement les données concernant *Laticauda laticauda* (L.). Les Serpents ont été marqués selon la méthode utilisée par de nombreux Ichthyologistes : une marque allongée, en plastique jaune vif et portant un numéro à l'encre noire, est fixée par un gros fil de nylon à la partie supérieure de la queue. Ce système ne semble nullement gêner les animaux et il est très visible, surtout dans l'eau. Toutefois, contrairement à ce qui se passe chez les Poissons, le nylon ne s'enkyste pas ; la petite plaie reste propre, mais a tendance à s'agrandir. Au bout d'un mois et demi, un seul spécimen avait perdu sa marque et

sa queue présentait une encoche révélatrice. Cependant, il est très probable qu'après deux à six mois toutes les marques seront tombées, ce qui ne permettra plus de reconnaître le Serpent de loin ni de voir son numéro, donc le lieu de marquage.

RESULTATS

MORPHOLOGIE EXTERNE ET SYSTÉMATIQUE

Deux espèces voisines et très semblables de *Laticauda* cohabitant en Nouvelle Calédonie, il était nécessaire de pouvoir les reconnaître facilement, d'où cette étude sommaire de leurs caractères distinctifs (tableaux 1 et 2).

Ces données sont trop peu nombreuses pour qu'un calcul des moyennes ait grande signification. Le dimorphisme sexuel est pourtant bien visible et analogue à celui que l'on rencontre chez la majorité des Serpents : chez les mâles, le corps est proportionnellement plus court que chez les femelles, avec un nombre de plaques ventrales moindre et, inversement, la queue est plus longue, avec davantage de plaques sous-caudales. Le pourcentage moyen de la longueur de la queue, par rapport à la longueur de la tête et du corps, est 14,4 % chez les mâles et 10,5 % chez les femelles. Nous retrouvons des chiffres très voisins avec les nombreuses mesures qui ont été prises sur les animaux vivants, malgré une bien plus grande dispersion due au manque de précision de la méthode. On peut également retenir de ces données que la longueur maximale des femelles (tête et corps) est nettement plus élevée que celle des mâles (112 cm au lieu de 89 cm).

On distingue généralement *L. laticauda* de *L. colubrina* (Malcolm Smith, 1926) par une taille maximale plus grande, des préfrontales contiguës (et non séparées par une petite plaque supplémentaire) et 19 rangées d'écaillés autour du corps (au lieu de 21 à 25). Le nombre des plaques ventrales et sous-caudales est généralement donné sans indication de sexe et, dans ces conditions, il semble analogue chez les deux espèces.

D'après nos données, il se pourrait que *L. laticauda* présente, pour chaque sexe, un nombre nettement supérieur de plaques ventrales et, au contraire, moins de plaques sous-caudales. On constate d'ailleurs que le pourcentage de la longueur de la queue, par rapport à celle de la tête et du corps, est légèrement inférieur chez *L. laticauda* : 13,8 % chez les mâles et 9,4 % chez les femelles. La présence d'un spécimen pourvu de 21 ran-

TABLEAU I. — *Laticauda colubrina* (Schneider)

		Long. corps (cm)	Long. queue (cm)	% Long. queue	Poids (g)	Nombre de ventrales	Nombre de sous- caudales	Rangées de dorsales	Nombre d'anneaux noirs
Femelle	2	93	9,7	10,4	440	224	30	21	30
»	3	105	10,5	10	635	227	30	21	28
»	4	82	9	11	310	222	29	21	31
»	11	97	10,2	10,5		226	32	21	29
Mâle	6	74	10,7	14,4	220	214	40	21	50
»	7	65	9,2	14,1	165				
»	10	76	11,2	14,7		217	40	21	52

TABLEAU II. — *Laticauda laticauda* (L.)

		Long. corps (cm)	Long. queue (cm)	% Long. queue	Poids (g)	Nombre de ventrales	Nombre de sous- caudales	Rangées de dorsales	Nombre d'anneaux noirs
Femelle	1	113,5	10,8	9,5	392	241	33	21	44
»	8	124	11,5	9,3		240	33	19	42 et 43
Mâle	5	92	12,5	13,6	193	239	43	19	39
»	9	82	11,5	14		237	45	19	46

gées d'écaillés dorsales, au lieu des 19 rangées habituelles, montre que ce critère est sujet à une certaine variabilité. Par contre, un autre caractère, non signalé à notre connaissance, peut servir à différencier les deux espèces : le nombre des anneaux noirs (en comptant celui qui couvre la partie médiane de la tête) est de 39 à 46 chez *L. laticauda* et seulement de 28 à 32 chez *L. colubrina*. Malgré le petit nombre de spécimens, la différence est significative. Ajoutons encore que tous les *L. laticauda* que nous avons vu présentaient une teinte bleue entre les anneaux noirs, alors que la majorité des *L. colubrina* adultes étaient orange. Toutefois, les teintes de bon nombre de spécimens de cette dernière espèce variaient du rouge au bleuâtre, en passant par le jaune et le blanc. Les jeunes étaient tous bleu ou blanc.

HABITAT ET DISTRIBUTION LOCALE DE *LATICAUDA COLUBRINA* ET *L. LATICAUDA*

Autant qu'une exploration rapide de la côte ouest, entre Nouméa et la baie de Saint Vincent, permette d'en juger, les rivages de la Nouvelle Calédonie et des îles plus ou moins grandes à relief accentué qui parsèment le lagon ne recèlent pas de colonies importantes de *Laticauda*, bien que l'on puisse voir partout, aussi bien sur le sable que dans les rochers, quelques spécimens isolés. En plongée, les *Laticauda* sont couramment rencontrés dans toutes les formations récifales du lagon et même aux abords immédiats du grand récif extérieur.

Sur les « champignons » (microrécifs circulaires fossiles, surélevés de quelques mètres au-dessus du niveau actuel de la mer, dont la base est marquée d'un profond sillon d'érosion surmonté d'une corniche en surplomb et le sommet couvert d'une végétation halophile rampante) la densité des Serpents augmente énormément. On en voit qui nagent entre le champignon et le petit récif intérieur qui l'entoure, d'autres qui montent ou descendent le long des corniches surplombantes mais rugueuses, d'autres enfin qui restent immobiles ou circulent lentement sur le sommet arrondi de l'îlot.

Un troisième type d'île est fréquent dans le grand lagon, au voisinage de Nouméa : ce sont les petits îlots de sable. Généralement ovales, d'un grand diamètre de une ou plusieurs centaines de mètres, ils sont couverts d'une végétation buissonnante et parfois même arborescente. La plupart d'entre eux n'abritent que de rares *Laticauda* isolés, mais certains sont habités par de véritables « colonies » de Serpents. Au mois de juillet, on ne

trouve ces rassemblements que sur la partie « sous le vent » de l'îlot, orientée au Nord-Ouest, et à condition que des plaques de corail mort permettent l'accès facile soit à une région rocheuse, soit à un petit talus de sable consolidé où des terriers puissent être creusés. Parmi les 5 îlots de ce type qui ont été visités, 2 seulement présenteraient cet ensemble de conditions favorables, Signal et le Petit Taenia. Dans la région prospectée, les pêcheurs ne connaissent pas d'autres colonies importantes de *Laticauda*.

Pour donner, d'emblée, une idée de la densité des Serpents dans ces différents biotopes, précisons qu'un après-midi de marche sur la côte de la Nouvelle Calédonie où le rivage des grandes îles, permet d'apercevoir entre zéro et une dizaine d'individus. En deux heures, passées autour et sur un « champignon », nous avons vu 7 *Laticauda* nageant, 12 grim pant ou descendant le long des parois et 24 dans la végétation du sommet (où leur nombre réel devait être supérieur à une centaine). La population de l'îlot du Petit Taenia était de 244 jeunes et adultes, entassés sur moins de 50 m² ; celle de l'îlot du Signal de plusieurs milliers de Serpents, sur une superficie de 2 000 à 3 000 m².

OBSERVATIONS EFFECTUÉES SUR L'ÎLOT DU PETIT TAENIA EN JUILLET

L'îlot, ovale, mesure environ 100 × 200 m. Sableux, peu élevé, couvert d'une abondante végétation buissonnante (on trouvera une liste de la flore de Signal et du Petit Taenia dans Guillaumin, 1963.), il est entouré de l'habituel petit récif intérieur. La haute mer détermine, sur son pourtour, un petit talus de sable consolidé, sauf à l'extrémité méridionale où la plage est jonchée de plaques de corail mort qui atteignent les premiers buissons. Seul le bord occidental de cette région rocheuse est abrité du vent. Au cours de six jours d'observations intenses, nous n'avons vu aucun Serpent hors d'une bande étroite, longue de 50 m environ dont 15 m de rochers et 35 m de sable. A cet endroit, la petite falaise était littéralement truffée d'excavations profondes de 20 à 50 cm. La plus grande partie de la population était rassemblée sur moins de 20 m, comprenant 4 à 5 m de rochers et la zone de sable immédiatement voisine.

Structure des populations. — Cette localisation très stricte a rendu possible la capture de toute la colonie de Serpents, à très peu de chose près sans doute puisqu'à la fin de l'opération une heure de recherches attentives

n'a permis de retrouver que 2 jeunes spécimens. Tous les individus ont été mesurés et sexés, avant d'être relâchés. Les 244 Serpents se répartissent de la façon suivante, d'après le sexe et la longueur de la tête et du corps :

TABLEAU III. — Nombre d'individus de *Laticauda colubrina*, selon la taille (longueur de la tête et du corps) et le sexe dans la colonie de l'îlot du Petit Taenia.

	Jeunes	Subadultes et Adultes			Total
	30 à 45 cm	50 à 65 cm	65 à 80 cm	80 à 110 cm	
Femelles	31	19	17	27	94
Mâles	39	111			150
Total	70	174			244

De toute évidence, les lots homogènes de mâles et de femelles de taille inférieure à 45 cm sont constitués de jeunes de l'année et la représentation graphique des résultats (fig. 2) indique clairement la présence d'une période de reproduction. L'étude histologique ultérieure a montré que les mâles de plus de 50 cm étaient matures (segment sexuel du rein hypertrophié et spermatogenèse active). Au mois de juillet, la vitellogenèse n'étant qu'à ses débuts et l'accouplement n'ayant pas encore eu lieu, aucune certitude ne peut être obtenue quant à l'âge de la maturité sexuelle des femelles. Pourtant, le début de développement de l'oviducte d'animaux de 55 cm tend à faire croire qu'ils vont s'accoupler avant d'atteindre deux ans. Comme chez beaucoup de Serpents, il est très possible que ce premier œstrus se déroule en l'absence de vitellogenèse.

TABLEAU IV. — Pourcentage des individus de *Laticauda colubrina*, selon la taille et le sexe, dans la colonie de l'îlot du Petit Taenia.

	Jeunes	Subadultes et Adultes	Total
Femelles	12,7 %	25,8 %	38,5 %
Mâles	16 %	45,5 %	61,5 %
Total	28,7 %	71,3 %	100 %

Le rapport des sexes est nettement en faveur des mâles à la naissance (ou plutôt chez les jeunes de quatre à huit mois) et davantage encore chez les adultes. L'examen du polygone de fréquence en fonction de la taille (fig. 2), permet de pousser plus loin l'analyse. Une pre-

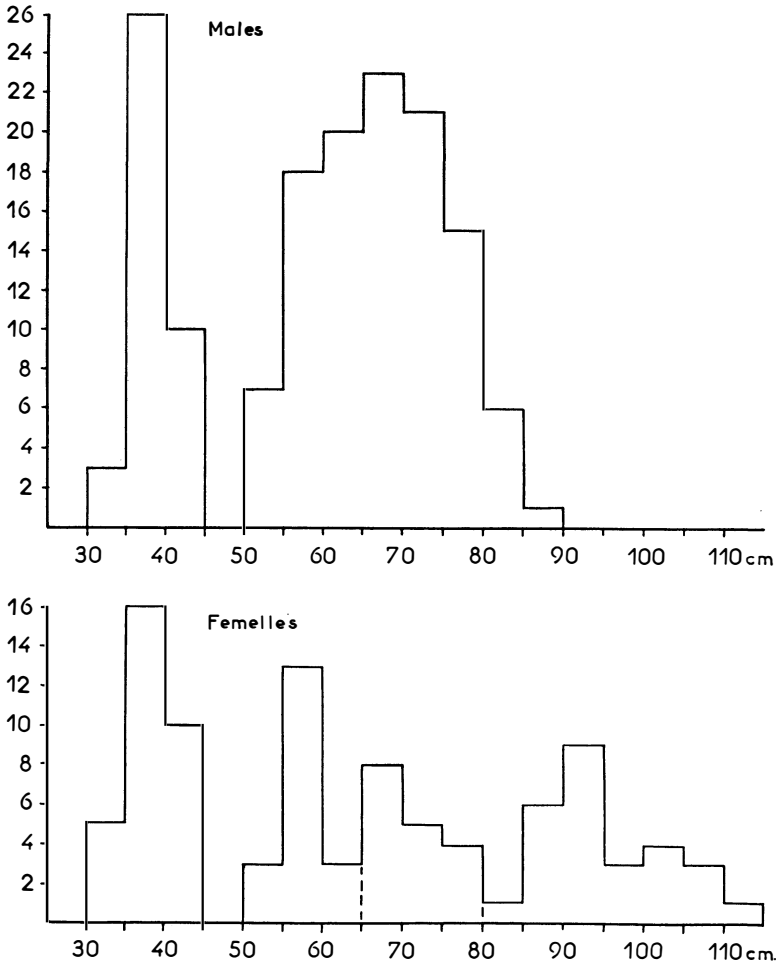


Figure 2. — *Laticauda colubrina* : structure de la population terrestre de la colonie de l'îlot du Petit Taenia, en fonction de la taille et du sexe, le 22 juillet. En abscisses : longueur de la tête et du corps, en cm. En ordonnées : nombre d'individus.

mière remarque s'impose : si les deux sexes ont pratiquement la même taille à six mois, la croissance des

mâles se ralentit beaucoup plus tôt que celle des femelles, à tel point que chez les premiers il est impossible de reconnaître les différents groupes annuels après un an. Chez les femelles il semble possible, avec une marge d'incertitude assez faible, de différencier dans les mêmes conditions au moins deux groupes annuels dont les polygones de fréquence, bien que réunis à leur base, sont encore nettement distincts. Selon toute vraisemblance, les femelles mesurant 50 à 65 cm sont âgées de dix-huit mois, celles de 65 à 80 cm de deux ans et demi, les animaux de plus de 80 cm étant âgés de plus de trois ans et demi.

Il n'est pas tout à fait légitime de comparer des animaux d'années différentes ; de plus, les groupes annuels se chevauchent légèrement. Malgré ce double facteur d'incertitude, il est intéressant de calculer l'ordre de grandeur de la diminution numérique des trois premiers groupes annuels, c'est-à-dire la mortalité annuelle brute. Celle-ci est voisine de 38 % entre six et dix-huit mois et de 10,5 % entre dix-huit et trente mois.

TABLEAU V. — Nombre d'individus de *Laticauda laticauda*, selon la taille et le sexe, dans la colonie de l'îlot du Petit Taenia.

	Jeunes	Subadultes et Adultes	Total
	35 à 50 cm	55 à 125 cm	
Femelles	6	11	17
Mâles	6	14	20
Total	12	25	37

Laticauda laticauda ne représente qu'une très petite partie de la population totale de Serpents de l'îlot du Petit Taenia : 37 individus, soit un peu plus de 13 %. Un aussi petit nombre de spécimens ne permet guère d'étudier la structure de la population mais, dans l'ensemble, les chiffres concordent assez bien avec ceux que nous avons trouvés chez *L. colubrina*. Seule différence sensible et peut-être significative, le rapport des sexes est nettement plus proche de 1 chez *L. laticauda* (54 % de mâles au total, au lieu de 61,5 %). Mais, chez les adultes, les mâles semblent encore dominer assez nettement.

Comportements des Serpents. — Après l'extrême densité des *Laticauda* dans le petit domaine qu'ils occupent

à terre, le phénomène qui frappe le plus l'observateur débarquant est leur indifférence presque absolue devant une présence humaine. Il est facile de marcher au milieu des Serpents sans provoquer d'autre réaction qu'un bref arrêt et parfois un changement de direction des spécimens qui étaient en train de se déplacer. Seul le contact direct et surtout la contention provoquent des réactions de fuite, sans aucune tentative de morsure. Il n'en est pas de même des Serpents surpris en eau peu profonde ou lorsqu'ils débarquent ; dans les deux cas ils fuient rapidement et disparaissent dans les coraux. Il est généralement difficile d'approcher, en canot, des spécimens nageant à la surface de l'eau sans les faire plonger. Le comportement « terrestre » apparaît dès que l'animal est à quelques décimètres (au plus 1 ou 2 m) de l'eau.

Contrairement à la plupart des Reptiles, les *Laticauda* ne semblent pas avoir un rythme nyctéméral d'activité bien défini. De jour comme de nuit, certains individus se déplacent lentement, d'autres sont immobiles dans une touffe d'herbes, d'autres encore reposent en tas à l'entrée des terriers, tout au moins l'hiver et par temps couvert. Lorsque l'insolation devient possible, le comportement change. Au mois de juillet, la lutte contre le froid domine nettement et les Serpents recherchent l'insolation, sans toutefois s'étendre sur le sable nu de la plage. Par quelques rares après-midi chaudes, nous avons observé la recherche de l'ombre, dans des touffes d'herbe, sous les buissons ou, le plus souvent, dans les abris. A ce moment, la température cloaquale des Serpents était régulièrement comprise entre 28 et 29° C. A deux reprises, à l'aube, la température du sol, comme celle des animaux, fut voisine de 12° ; le comportement n'était apparemment pas perturbé. Les *Laticauda* nagent et chassent d'ailleurs dans une eau dont la température, au voisinage du rivage, était, en juillet, comprise entre 17 et 19°.

Les déplacements de la terre à la mer, ou inversement, semblent relativement peu nombreux. L'observation des traces sur le sable qui permettent de distinguer aisément le sens du déplacement et, dans une moindre mesure, la taille de l'animal, a donné les résultats suivants : entre 11 hautes mer consécutives, 11 animaux sont descendus à l'eau (dont 4 jeunes et 7 adultes) et 10 sont remontés à terre (dont 4 jeunes et 6 adultes). L'observation directe, surtout diurne, montre que les traces sur le sable ne représentent qu'une assez faible partie des déplacements totaux car les Serpents, de toute évidence, préfèrent circuler parmi les rochers. En juillet, nous avons vu 13 spécimens entrant ou sortant de l'eau, dont 9 par les rochers et 4 seu-

lement par le sable. En tenant compte des observations de septembre, nous tablerons sur 3,3 déplacements au total pour 1 trace sur le sable. Nous aurions donc, en juillet, pour l'intervalle compris entre 11 hautes mer consécutives, un total de 69 déplacements, soit près de 7 par marée. Au taux moyen de 3,5 descentes à l'eau par marée, il faudrait un peu plus d'un mois pour que chacun des 233 Serpents aille à la mer. Bien entendu, ces chiffres ne donnent qu'un ordre de grandeur très approximatif, mais ils permettent des comparaisons avec les observations ultérieures. Ils montrent, en outre, que les déplacements vers la terre et vers l'eau sont en nombre à peu près égal.

A aucun moment les *Laticauda* n'ont manifesté le moindre intérêt les uns pour les autres, qu'il s'agisse d'une ébauche de comportement sexuel ou social. Ceci ne prouve pas obligatoirement qu'il n'y ait aucune inter-attraction (ou appétition sociale), mais démontre clairement l'absence de toute intolérance intraspécifique.

Dans l'ensemble, le comportement de *L. laticauda* est le même que celui de l'espèce précédente. Toutefois, leur localisation dans la colonie est un peu différente : les deux espèces cohabitent dans les terriers de la petite falaise de sable, mais sur la zone rocheuse *L. laticauda* stationne nettement plus près de la mer. On le rencontre presque seul sur 1 ou 2 mètres, puis mélangé à *L. colubriformis* et, enfin, sous les premiers buissons, cette dernière espèce est pratiquement seule. Aucune manifestation d'intolérance inter-spécifique n'a été constatée.

OBSERVATIONS EFFECTUÉES SUR L'ÎLOT DU SIGNAL EN JUILLET

L'îlot du Signal est beaucoup plus grand que celui du Petit Taenia et le biotope habité par les *Laticauda* est assez différent. Sur les quelques 300 m de rivage orientés au Nord-Ouest où l'on rencontre les Serpents, les plaques de corail mort atteignent les premiers buissons et il n'y a évidemment pas de petit talus de sable. A une distance comprise entre 10 et 35 m de la ligne de haute mer, des blocs de rochers sont entassés au milieu de petites clairières couvertes de touffes d'herbe. Les *Laticauda* se tiennent soit entre ou sous les rochers, soit parmi les touffes d'herbe. Leur densité est nettement moindre qu'au Petit Taenia, mais la surface occupée plusieurs dizaines de fois supérieure. Peu avant notre arrivée, une ou deux centaines de Serpents avaient été massacrés et rassemblés en un tas nauséabond, mais les survivants étaient innombrables.

En juillet, pendant nos 3 visites exclusivement diurnes, le temps était frais et la plupart des individus s'exposaient au soleil lorsqu'il y en avait. En raison sans doute de la plus grande superficie disponible, ils n'étaient que rarement groupés, ce qui dénote une inter-attraction faible ou nulle et probablement même une tendance à un comportement solitaire lorsqu'aucun facteur écologique de groupement n'intervient. Les températures maximales observées ont été les suivantes : T° du sol au soleil = 28° C ; T° d'un Serpent en déplacement = 27° ; T° d'un Serpent immobile sur le sol, au soleil = 28°. Lorsque le temps n'était pas couvert, le nombre d'individus rentrés sous les rochers était infime. 100 spécimens adultes ont été marqués selon la méthode habituelle.

En raison de la plus grande largeur de la bande de terrain occupée par les Serpents à l'îlot du Signal, la localisation particulière de *L. laticauda* est plus nette qu'au Petit Taenia. Nous n'en avons pas vu un seul spécimen dans une zone de rochers au milieu des clairières herbeuses qui abritait plus de la moitié de la population de *L. colubrina*. Nous avons eu l'impression, également, que *L. laticauda* se déplaçait moins et restait davantage sous les roches.

OBSERVATIONS EFFECTUÉES EN SEPTEMBRE

Notre passage avait surtout pour but de rechercher les spécimens marqués, mais un certain nombre d'observations complémentaires ont pu être effectuées, en ce qui concerne notamment la thermorégulation et la répartition locale.

Sur l'îlot du Petit Taenia, la zone occupée par les *Laticauda* s'est extrêmement agrandie et, si la densité la plus forte reste à l'endroit habituel, on peut rencontrer de nombreux individus sur le tiers Nord-Ouest de l'îlot. Cette dispersion n'a pas facilité le recensement de la population et 81 adultes seulement ont pu être examinés, dont 56 mâles et 25 femelles. 19 étaient marqués, dont 14 mâles et 5 femelles. Un autre mâle présentait les traces caractéristiques d'une marque arrachée et un morceau de plastique a été retrouvé sur l'herbe. D'après le numéro et les dimensions de l'animal s'y rapportant, il peut s'agir du Serpent précédent et nous tablerons sur un total de 20 spécimens marqués et retrouvés.

Sur l'îlot du Signal, la répartition des *Laticauda* ne s'est pas sensiblement modifiée, mais plusieurs spécimens ont été vus circulant dans des buissons à une assez grande distance du rivage et les rassemblements paraissaient

moins importants. 68 adultes ont été examinés (beaucoup ne pouvaient être atteints, parce que logés sous les rochers), dont 4 seulement portaient une marque. Aucune trace de marque arrachée n'a été trouvée.

Une ébauche de rythme nyctéméral d'activité a pu être observée. Au début de la matinée, les Serpents s'exposent au soleil, tout comme en juillet. Par la suite, le nombre des individus en déplacement diminue, beaucoup rentrant partiellement dans les abris ou s'immobilisant dans une touffe d'herbe. Durant les heures chaudes, une série de contrôles thermiques a donné les résultats suivants : T° du sol au soleil = 34 à 38° ; T° des Serpents hors des abris, en déplacement ou non = 30 à 33° (moyenne de 16 mesures = 31,2°) ; T° des Serpents partiellement à l'ombre, au bord des abris = 28 à 30,5° (moyenne de 12 mesures = 28,7°). Après le coucher du soleil — et contrairement à ce que l'on pouvait observer en juillet — la plupart des Serpents rentrent dans les abris, parfois profondément. A 10 heures du soir, la température au fond des terriers creusés dans le talus de sable consolidé variait de 21 à 24°, alors que la température du sol à l'extérieur était de 16°. Durant la deuxième partie de la nuit, ces différences s'atténuent (nous avons trouvé, respectivement, 17 à 18° et 14°) et à ce moment on rencontre un grand nombre de *Laticauda* au dehors, dont beaucoup en déplacement. Ces températures plus hautes qu'en juillet permettent de définir approximativement le maximum volontairement toléré (33°), ainsi que l'optimum (29 à 30°), tous les deux assez peu élevés. A l'époque, la température de l'eau était comprise entre 20 et 21°.

En ce qui concerne les déplacements de la terre vers la mer et inversement, 24 heures d'observations à peu près continues au Petit Taenia donnent les résultats suivants : traces sur le sable, entre 3 marées hautes : 4 descentes à l'eau (dont 1 jeune et 3 adultes) et 6 montées à terre (dont 2 jeunes et 4 adultes) ; observations directes : 7 spécimens vus entrant ou sortant de l'eau, dont 5 par les rochers et 2 par le sable. En gardant le rapport général de 3,3 déplacements pour 1 trace sur le sable, nous obtenons 16,5 déplacements par marée, chiffre très supérieur à celui du mois de juillet. Au taux moyen de 8,2 descentes à l'eau par marée, il ne faudrait plus que 2 semaines pour que toute la population change de biotope.

DISSECTIONS

Etat sexuel. — Chez *Laticauda colubrina*, 7 adultes (3 mâles et 4 femelles) ont été disséqués le 25 juillet,

4 adultes (2 mâles et 2 femelles) et 4 jeunes adultes (2 mâles et 2 femelles), le 10 septembre. Nous pouvons joindre à cette liste 1 mâle et 1 femelle, disséqués et fixés par J.M. BASSOT le 10 juin de l'année précédente. La période étudiée s'étend donc sur 4 mois, ce qui est nettement insuffisant pour donner une image correcte du cycle sexuel.

Chez les mâles, les testicules sont en pleine spermatogenèse et tous les éléments de la lignée séminale sont abondamment représentés. De plus, le canal déférent est rempli de spermatozoïdes. Par comparaison avec ce que l'on sait d'autres Serpents, il peut s'agir soit d'une spermatogenèse hivernale, soit d'une spermatogenèse continue. Le segment sexuel du rein donne des indications à peine plus précises. Dans tous les cas, il est bien différencié et même légèrement hypertrophié. Son diamètre moyen varie, selon les individus, de 133 à 155 μ . Chez les Serpents étudiés jusqu'à présent, le stade de repos correspond à un diamètre de 100 μ , celui de pleine activité à un diamètre de 200 μ ou un peu plus.

Chez les femelles, les ovaires contiennent de 14 à 20 ovules nettement plus gros que les autres et destinés à la prochaine ponte. En juillet, le diamètre du plus grand follicule est, pour les différents individus, de 8 - 9,1 - 9,8 et 16 mm. En septembre, les chiffres obtenus sont 10,8 - 15,5 et 16,3 mm. Autant qu'on en puisse juger, il s'agit là d'un début de vitellogenèse. On distingue, parmi les ovules de taille variable, des restes de corps jaunes dont l'état démontre que la ponte est ancienne, 3 mois au moins avant la fin de juillet et probablement nettement plus. Tous les oviductes sont au repos et aucun spermatozoïde n'a été vu dans le tube vaginal (où ils sont stockés pendant plusieurs mois chez certains Serpents), ni dans les réceptacles séminaux de la trompe (où ils ne remontent habituellement que peu avant l'ovulation). La femelle de juin est dans un état comparable à celui des spécimens de juillet, avec des follicules ovariens de 8,4 mm.

Chez *Laticauda laticauda*, 3 mâles ont été disséqués en juin, juillet et septembre. Le testicule est dans le même état que chez *L. colubrina*, mais le segment sexuel du rein est nettement involué et son diamètre moyen varie, selon les spécimens, de 81 à 108 μ . Chez 2 femelles de juillet et septembre, les follicules ovariens sont peu développés et les plus gros sont tous compris entre 6 et 10 mm de long. Au moins chez les mâles, il semble bien que la période de repos sexuel soit plus marquée chez *L. Laticauda* que chez l'autre espèce.

Alimentation. — Parmi les adultes disséqués, 4 ont été choisis parce qu'ils avaient manifestement une proie dans l'estomac. 5 Poissons ont été trouvés, que nous n'avons malheureusement pas pu déterminer. Deux, toutefois, étaient sans conteste des Téléostéens Apodes. A l'exception d'une seule, toutes les proies étaient de forte taille et la plus grosse, une « Anguille » (1) en assez bon état, pesait 236 g. Le poids du Serpent qui l'avait ingéré était (une fois soustrait celui de la proie) de 398 g, pour une longueur du corps de 105 cm. On voit que, contrairement à l'opinion répandue, les *Laticauda* sont parfaitement capables de déglutir de grosses proies ; s'ils ne mordent pas, ce n'est certainement pas parce que leur bouche est trop petite.

Le régime de *L. colubrina* se compose vraisemblablement de tous les Poissons de coraux susceptibles d'être capturés, les Apodes étant probablement parmi les plus grosses espèces qui se logent dans les anfractuosités. Nous n'avons personnellement aucune expérience des méthodes de chasse de ces Serpents, mais J.M. Bassot a observé, à des profondeurs allant jusqu'à 12 m, quelques spécimens qui fouillaient méthodiquement toutes les anfractuosités des coraux. Signalons encore qu'à proximité des grosses colonies de *Laticauda*, les fonds de coraux, faciles à observer à marée basse jusqu'à une profondeur de 2 à 3 m, ne grouillent nullement de Serpents. En fait, les rares spécimens que nous avons vus dans ces conditions quittaient la terre ou s'y rendaient et se déplaçaient rapidement. Sur les îlots, les *Laticauda* ne prêtent aucune attention aux nombreux petits Lézards (des Scincidés) qui circulent autour d'eux.

Chez *L. laticauda*, une petite « Anguille » a été trouvée dans l'estomac de la femelle autopsiée en juillet.

Les dissections sont trop peu nombreuses pour qu'il soit possible de tenter une statistique, mais, de toute évidence, les Serpents à terre n'ont pas tous une proie dans l'estomac et nous avons vu sortir de l'eau des spécimens plutôt maigres. Par contre, aucun animal en train de digérer n'a été vu descendant à la mer. 131 mises à l'eau forcées ont été effectuées à différentes reprises, notamment après les marquages. Sur 29 *Laticauda* des deux espèces ayant une grosse proie visible dans l'estomac, tous sans exception sont ressortis immédiatement de l'eau et ceci

(1) Ce terme, couramment employé en Nouvelle Calédonie, comprend en réalité les Anguilles proprement dites, les Congres et les Murènes, ces deux derniers étant les plus fréquents dans les anfractuosités des coraux.

autant de fois que nous les y remettons. Pour les 92 adultes qui ne présentaient pas de proie visible dans l'estomac, les résultats sont les suivants : 24 retours rapides (mais généralement non immédiats) ; 38 retours après un circuit plus ou moins long ; 30 disparitions provisoires ou non (sur 11 individus marqués, 6 ont été retrouvés douze à quinze heures plus tard).

*
**

DISCUSSION

STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS. — Le nombre des études portant sur la structure et la dynamique des populations de Serpents (croissance et maturité sexuelle, sex-ratio, fécondité, mortalité et déplacements) commence à être assez élevé. La plupart d'entre elles portent sur des espèces des régions tempérées de l'hémisphère Nord (Klauber, 1937 ; Volsoe, 1944 ; Seibert et Hagen, 1947 ; Fitch, 1949 ; Heyrend et Call, 1951 ; Carpenter, 1952 ; Petter-Rousseaux, 1953 ; Saint Girons, 1957 ; Fukada, 1961), mais Kopstein (1938) et Bergman (1943 à 1962) ont fourni une abondante documentation sur les Serpents terrestres et marins de Java.

La croissance des jeunes, chez *Laticauda colubrina*, et l'âge de la maturité sexuelle (un an et demi chez les mâles, un an et demi ou deux ans et demi chez les femelles) correspondent à ce qui a été observé chez beaucoup de Serpents indonésiens. Seuls certains Colubridae et notamment les Natricinae, semblent plus précoces. Dans les régions tempérées, la maturité sexuelle survient généralement entre deux ans et demi et quatre ans et demi chez les mâles, souvent un peu plus tard chez les femelles. En général, Boidae, Elapidae et Viperidae sont moins précoces que les Colubridae. Chez *Laticauda colubrina*, les mâles et les femelles ont la même taille à six mois et il est probable que le taux de croissance des deux sexes est voisin jusqu'à dix-huit mois. Ensuite, s'il reste toujours assez élevé, comme le montre la grande différence de taille entre des individus ayant tous atteint leur maturité sexuelle, le taux de croissance se ralentit beaucoup plus chez les mâles et il en résulte un important dimorphisme sexuel. La croissance continue des adultes est la règle chez les Reptiles et un net dimorphisme sexuel en faveur des femelles est assez fréquent chez les Serpents (bien que l'inverse se présente parfois), mais ces

deux phénomènes sont particulièrement nets chez *Laticauda colubrina*.

Tous les cas connus (Forbes, 1940 ; Klauber, 1936 ; Volsoe, 1944) montrent que le rapport des sexes à la naissance est voisin de 1 chez les Serpents. Pour les adultes, le sex-ratio peut varier selon l'époque des captures (Saint Girons, 1952 ; Bergman, 1954) mais, en tenant compte de ce facteur, il semble aussi voisin de 1 chez la plupart des espèces, un peu inférieur (moins de 50 % de femelles) chez quelques-unes, notamment des Crotalidae (Klauber, 1936 ; Julian, 1951). Les femelles ne sont qu'exceptionnellement plus nombreuses que les mâles chez les Serpents terrestres, mais le fait a été noté chez *Natrix vittata* où Bergman (1950) trouve 43 % de mâles chez 436 spécimens. En ce qui concerne les Hydrophidae, Bergman (1943) cite 36 % de mâles chez *Thalassophis anomalus* et des chiffres voisins de 50 % ou non significatifs chez 5 autres espèces. Chez *Laticauda colubrina* les mâles sont très nettement plus nombreux que les femelles dans la population étudiée : 61,5 % pour l'ensemble de la population, 63,5 % pour les adultes, 55,7 % pour les jeunes de six mois. Klauber (1936) explique le plus grand nombre de mâles chez certains Crotalidae par une mortalité plus grande des femelles adultes, mortalité qui est liée plus ou moins directement à la reproduction. Cette explication est peut-être valable en ce qui concerne *Laticauda colubrina*, mais une autre hypothèse — qui n'exclut d'ailleurs pas la précédente et la complète — peut être avancée : les femelles passeraient plus de temps dans l'eau que les mâles, ce qui diminuerait leur nombre relatif dans les populations à terre et augmenterait leur mortalité puisque les prédateurs semblent uniquement marins. Le nombre des jeunes étudiés est trop faible pour que l'excès de mâles soit réellement significatif. Mais s'il en était ainsi, l'explication la plus vraisemblable serait une mortalité embryonnaire plus grande des femelles et non une prédation sélective au cours des premiers mois.

Nous ne possédons malheureusement guère de données en ce qui concerne la fécondité de *Laticauda colubrina*, mis à part le fait que la vitellogenèse semble intéresser de 15 à 20 follicules ovariens chez les femelles très adultes. Il est difficile de comparer ce chiffre avec celui fourni par d'autres Serpents, la fécondité variant d'une façon considérable d'une espèce à l'autre et les Hydrophinae étant vivipares. Dans les conditions les moins favorables (15 œufs par ponte, une seule ponte annuelle et pas de reproduction des femelles récemment matures), les 44 grandes femelles du Petit Teania donneraient au

moins 660 œufs par an. Comme il ne reste que 70 jeunes à six mois, cela suppose en tout cas une mortalité considérable durant l'incubation et les premiers mois. Chez les espèces vivipares, la mortalité au cours de la gestation a pu être calculée et est faible, moins de 10 % en général ; mais on ne possède aucune donnée chez les espèces ovipares dans les conditions naturelles. Par contre, plusieurs études ont permis de connaître la mortalité des jeunes au cours des six premiers mois, mortalité qui est généralement comprise entre 50 et 70 % et est due, soit à la prédation soit, dans certains cas, à la sous-alimentation. Ce dernier facteur ne semble pas jouer dans le cas présent, car tous les jeunes nous ont paru en très bon état. La mortalité des jeunes de plus de six mois et des adultes a pu être étudiée dans de bonnes conditions chez plusieurs espèces terrestres : elle est généralement située entre 30 et 40 % pour les premiers, entre 15 et 25 % pour les seconds. Chez *Laticauda colubrina*, la décroissance numérique des groupes annuels de femelles fournit un taux de mortalité de 38 % entre six et dix-huit mois et de 10,5 % entre dix-huit et trente mois. Ce dernier chiffre est faible, mais il ne faut pas oublier qu'à part l'homme les Laticaudinae de la Nouvelle Calédonie semblent n'avoir aucun ennemi terrestre — nous n'en avons pas trouvé et leur comportement à terre l'indique — et que leur venin très toxique les protège dans une certaine mesure des Poissons carnivores. D'après les pêcheurs, on trouve parfois des Laticaudinae dans l'estomac des grosses espèces, mais ils sont probablement à l'abri de la majorité des Poissons de coraux.

De toute évidence, comme le prouvent les déplacements des Serpents vers la mer et inversement, nous n'avons recensé qu'une partie de la colonie de l'îlot du Petit Taenia. Selon la méthode classique, la proportion des recaptures d'animaux marqués pourra donner des indications intéressantes sur la population totale. 100 adultes ont été marqués en juillet ; 20 d'entre eux ont été repris en septembre, sur 81 Serpents examinés. La population

totale d'adultes serait donc de $\frac{100 \times 81}{20} = 405$, au lieu

de 174 recensés à terre en juillet. Le calcul de l'erreur

standard (pour $\sigma = \frac{1}{81} \times \frac{20}{81} \times \frac{81 - 20}{81} = 0,048$)

montre qu'il y a 95 chances sur 100 pour que la population totale d'adultes soit comprise entre 292 et 665, chiffres qui sont ramenés à 339 et 563 si l'on admet que la marge

d'erreur réelle est égale à une fois et non à deux fois l'erreur standard (Dreux, 1963). Avant de tirer les conclusions de ces résultats, il est nécessaire d'examiner la validité de la méthode dans ce cas particulier. Plusieurs facteurs sont favorables : il est bien évident qu'en un mois et demi, une mortalité voisine de 10 % par an n'a pas pu modifier sensiblement la population. De même, l'arrivée de nouveaux jeunes dans la classe des adultes peut être exclue, en raison de la lenteur de la croissance et du hiatus qui existe entre le groupe des jeunes (30 à 45 cm) et ceux que nous appelons adultes, c'est-à-dire les individus de plus de 50 cm. Restent les possibilités d'immigration et d'émigration.

Certains Serpents sont erratiques (*Cerastes cerastes*, *Cerastes vipera*, *Crotalus cerastes* et peut-être de nombreux Hydrophinae) et se déplacent chaque jour au hasard (Saint Girons et Saint Girons, 1959). D'autres, qui représentent probablement l'immense majorité, restent fidèles à un domaine d'étendue variable qu'ils ne quittent (en dehors de brèves excursions alimentaires ou sexuelles) que sous des pressions extérieures impératives ; dans ce dernier cas, immigration et émigration se sont toujours révélées très faibles dans un laps de temps inférieur à deux mois. Au moins durant l'hiver, *Laticauda colubrina* semble appartenir à ce type, pour les raisons suivantes :

1° En juillet, les Serpents qui abordent, tant au Petit Taenia qu'à Signal, le font toujours en face de la colonie, comme il est facile de le constater grâce aux traces sur le sable. Cela suppose une connaissance approfondie des fonds de coraux dans un diamètre étendu puisque, nous l'avons vu, la chasse ne s'effectue nullement à proximité de la colonie.

2° Les *Laticauda* doivent digérer à terre, mais aussi y pondre et les emplacements propices ne semblent pas nombreux. Les femelles sont donc obligées d'y revenir chaque année, tout comme les Tortues marines qui parcourent des centaines de kilomètres pour déposer leurs œufs toujours sur la même plage (Carr et Ogren, 1960).

3° Le nombre des Serpents qui quittent la terre pour la mer, chaque jour, n'est pas considérable. Mais au taux moyen de 3,5 départs par marée en juillet et de 8,2 en septembre, la population terrestre toute entière aurait disparu en 2 à 5 semaines. Si ces excursions de chasse n'étaient pas suivies d'un « retour au gîte », le chiffre de 20 recaptures au bout de six semaines (sur 81 spécimens examinés seulement), serait incompréhensible.

En raison de la fréquence des déplacements terre-mer

et inversement, on peut également admettre que le brassage des individus marqués parmi l'ensemble de la population à terre et dans l'eau, a été suffisant après un mois et demi.

Il est très possible que la durée relative des périodes de chasse en mer et des périodes de digestion, puis de jeûne et de mue, à terre, varie au cours de l'année ; dans ce cas, la proportion des individus sur l'îlot et dans l'eau se modifierait aussi. La beaucoup plus grande dispersion des Serpents sur le Petit Taenia, en septembre, ne nous a pas permis de comparer l'importance des populations terrestres de ce mois avec celles de juillet, mais nous serions tenté de croire que la proportion d'animaux à terre est plus faible en saison chaude. En principe, ce phénomène ne devrait pas introduire de causes d'erreur dans le calcul de la population totale. En raison de leur petite taille les jeunes de six mois n'ont pas été marqués, mais toutes les observations laissent croire que leur biologie, à cette saison, est analogue à celle des adultes et que le pourcentage d'individus à terre doit être du même ordre.

Il semble donc que nous puissions admettre, avec quelque vraisemblance, que les Serpents recensés en juillet sur l'îlot du Petit Taenia représentent un peu moins de la moitié de la population totale de cette colonie.

Les marquages et recaptures effectués sur l'îlot du Signal présentent un bien moindre intérêt. Après trois demi-journées d'observation, nous estimions que la population d'adultes à terre devait être de l'ordre de 1 000 Serpents. Le calcul montre qu'avec 100 individus marqués et 4 reprises sur 68 spécimens examinés en septembre, la population totale d'adultes doit être de 1 700. Mais l'erreur standard est très élevée, puisque les chiffres extrêmes sont 871 et 35 416. Retenons donc simplement que la population terrestre d'adultes du Signal est très importante et probablement même supérieure à la première estimation.

CYCLES ALIMENTAIRES. — Chez les Serpents, les connaissances en ce qui concerne les cycles alimentaires sont minces. Dans les pays tempérés, ceux-ci durent de un à trois mois et sont très généralement liés à la mue (Rollinat, 1934 ; Saint Girons, 1955). L'animal mue, puis chasse (et le fait d'avoir une proie dans l'estomac ne l'empêche nullement de rechercher encore d'autre nourriture) et, enfin, cesse de se nourrir dans les jours ou les semaines qui précèdent une nouvelle mue. On peut même distinguer, en semi-liberté, de longues périodes

pendant lesquelles seules les proies « préférées » sont acceptées et de brèves périodes pendant lesquelles la nourriture est recherchée très activement ; à ce moment, la liste des proies possibles augmente beaucoup. La durée de la période de jeûne obligatoire est relativement faible dans les pays tempérés (de l'ordre de 20 à 25 % de la durée du cycle alimentaire) et supérieure à celle de la période de grande activité de chasse. D'autre part, elle ne dépend pas de la quantité de nourriture ingérée antérieurement, mais de la durée totale des cycles alimentaires qui sont plus courts en été qu'au printemps. Les périodes de jeûne sont souvent plus longues chez les mâles que chez les femelles et des observations effectuées chez *Cerastes cerastes* en captivité (Saint Girons, 1962) montrent que la différence entre les deux sexes peut être très sensible (1). Dans les régions inter-tropicales, où le long jeûne hivernal des pays tempérés n'existe pas, il semble que les cycles alimentaires soient plus brefs et les périodes d'alimentation proportionnellement plus courtes. Chez la Vipère africaine *Causus rhombeatus*, Woodward (1933) a décrit un cycle presque mensuel et lié, non seulement à la mue, mais aussi à la reproduction. Chez les femelles, l'animal mue puis au bout de quatre à cinq jours, pond. Vient ensuite une période d'alimentation de dix à douze jours pendant laquelle il absorbe de 4 à 6 *Bufo regularis*. Puis la Vipère cesse de se nourrir pendant onze à dix-huit jours et mue de nouveau.

Il est certain que les *Laticauda* ne fréquentent pas les colonies seulement pour digérer et qu'ils s'y trouvent également pendant toute la période où ils ne sont pas motivés pour la chasse. La faible fréquence des déplacements terre-mer et inversement, ainsi que la rareté des Serpents aux environs de la colonie, montrent que les séjours dans l'eau ne correspondent pas à de courtes tournées quotidiennes, mais à de longues excursions à grande distance. Des arrêts temporaires sur d'autres îlots ou sur le grand récif sont probables. Autour des deux « champignons » de corail que nous avons observés, nous avons été frappés par le grand nombre de Serpents de toutes les tailles que l'on voyait nager ou qui entraient ou sortaient de l'eau, comparé à la petite population qui se tenait au repos sur le sommet ; de plus, nous n'y avons pas vu de mues, alors qu'elles jonchaient le sol

(1) Une plus longue durée des périodes de chasse des femelles chez *L. colubrina* est donc très possible et expliquerait qu'à terre on trouve nettement moins de femelles que de mâles, phénomène qui semble s'accroître en septembre.

autour des colonies du Petit Taenia et de Signal. Il est vraisemblable que les *Laticauda* profitent des coraux émergés pour se reposer, au cours de leurs longues excursions de chasse, et peut-être même pour activer la digestion d'une proie volumineuse capturée au début de la période d'alimentation, mais ils ne devraient pas y rester longtemps. Bien que nous n'en ayons pas la preuve, nous serions tenté de croire que les nombreux Serpents qui fréquentent les 2 champignons étudiés proviennent de la colonie du Petit Taenia, dont ils sont éloignés, respectivement, de 5 et 6,8 km.

En général, la durée des cycles alimentaires des Serpents est d'autant plus courte que la température est plus élevée. Le nombre beaucoup plus grand de déplacements par marée, en septembre, par rapport à juillet, semble indiquer que c'est le cas chez *Laticauda colubrina* ; nous avons vu que le changement de biotope de toute la population terrestre qui demanderait environ trente-trois jours lors des premières observations, n'en exigerait plus qu'un chiffre voisin de quatorze à notre deuxième passage. La valeur absolue de ces deux chiffres est très sujette à caution, mais leur rapport est une indication sérieuse. On sait que la durée de la digestion qui n'est qu'un des éléments de la durée du cycle alimentaire mais y contribue toutefois, est fonction de la température, sans doute selon la loi de Van t'Hoff-Arrhénius. Au-dessus d'une certaine température, approximativement comprise entre 15 et 25° selon les espèces, l'activité des enzymes digestives devient capable de devancer les processus de putréfaction de la proie et d'intoxication consécutive du Serpent. A une température plus élevée, l'assimilation compense les dépenses dues au métabolisme, au-delà encore l'animal peut constituer des réserves. Dès que le Serpent est capable, grâce à sa thermo-régulation, d'atteindre sa température optimale, l'augmentation de la température mensuelle, telle que la calculent les météorologistes, n'a plus qu'une importance minime.

Nous ne disposons que de 2 données pour tenter d'estimer la durée des cycles alimentaires chez *Laticauda colubrina* : d'une part le nombre quotidien des déplacements terre-mer et inversement, d'autre part l'examen des animaux marqués et retrouvés. En ce qui concerne le premier point, nous avons vu que le temps nécessaire pour que toute la population recensée change de biotope était de plus d'un mois en juillet et d'environ deux semaines en septembre. Avec une marge d'incertitude très grande, cela nous donne tout de même une certaine idée de la durée du séjour à terre, celle de la période de

chasse en mer devant être analogue ou un peu plus longue, d'après le rapport entre la population recensée à terre et la population totale calculée. L'étude des animaux marqués montre que parmi les 17 (1) individus du Petit Taenia qui avaient une proie très visible dans l'estomac, aucun n'a été retrouvé en septembre. On peut admettre qu'en début de séjour à terre, le 25 juillet, ils ont terminé leur digestion, ont mué, puis sont retournés à l'eau, mais n'ont pas eu le temps de revenir à l'îlot. Tous ces faits nous incitent à penser que la durée totale d'un cycle alimentaire est de l'ordre de deux mois et demi en hiver et très nettement moins dès le mois de septembre, probablement un mois et demi.

THERMORÉGULATION. — Les méthodes de thermorégulation qu'utilisent les *Laticauda* durant leur séjour à terre ne diffèrent que par un point de celles de la grande majorité des Serpents : leur indifférence devant d'éventuels ennemis permet une meilleure utilisation de l'insolation, sans trop se préoccuper de la proximité d'abris ou de couvert. Dans l'ensemble, les chiffres relevés sont relativement faibles pour un Serpent intertropical,

TABLEAU VI. — Sensibilité des Reptiles à la température (en degrés centigrades).

	Minimum volontairement toléré	Optimum	Maximum volontairement toléré
<i>Régions froides</i>			
Reptiles diurnes	5	27,5	37,5
<i>Régions tempérées</i>			
Serpents	10,5	27,8	36,7
Lézards nocturnes	10	25	32
Lézards diurnes	15	32	40
<i>Régions chaudes</i>			
Serpents nocturnes	19	31	37
Serpents diurnes	24	33	37
Lézards nocturnes	21,2	28,7	33,3
Lézards diurnes	27,4	37,3	40,5
<i>Laticauda colubrina</i>	12 ou un peu moins	29 à 30	33 ou un peu plus

(1) Nous les avons sélectionnés pour cette expérience. Leur nombre relatif a d'autant moins d'importance que l'on passe par transitions insensibles des plus gros individus à des Serpents plutôt maigres qui n'ont vraisemblablement rien capturé pendant leur dernière période d'alimentation. Sur le terrain, les tentatives de classement se sont révélées impossibles.

comme le montre la comparaison avec d'autres Ophidiens (d'après Cowles et Bogert, 1944 ; Saint Girons et Saint Girons, 1956).

Il est possible, sinon probable, que la température maximale volontairement tolérée par *L. colubrina* soit un peu plus élevée en saison chaude et atteigne au moins 35°. La sensibilité thermique des deux espèces semble analogue, mais *L. laticauda* reste beaucoup plus souvent sous les roches ou au fond des terriers et donc la température moyenne d'un groupe de ces Serpents doit être nettement plus faible, tout au moins en saison froide où l'insolation joue un rôle prépondérant.

RYTHME NYCTHEMERAL. — Dans les nombreux travaux consacrés au rythme nycthémeral des Vertébrés, l'influence respective des facteurs intrinsèques et extrinsèques tient toujours une place importante lors de la discussion. Dans une revue récente consacrée aux Reptiles (Saint Girons et Saint Girons, 1956) nous étions arrivé à la conclusion que, selon les espèces, les facteurs extrinsèques les plus importants étaient la thermorégulation, la nourriture et le besoin de couvert, que l'influence des facteurs intrinsèques était plus faible chez les Serpents que chez les Lézards et que le rythme nycthémeral constaté était toujours dû à la résultante de plusieurs facteurs. Il semble que les *Laticauda* représentent, de ce point de vue, une exception ; tout au moins pendant leur séjour à terre, leur rythme nycthémeral ne semble déterminé que par la thermorégulation. En saison froide et par temps couvert, l'activité est totalement irrégulière, la nuit comme le jour. Cette indifférence devant la lumière n'est pas rare chez les Serpents et l'on connaît plusieurs espèces qui chassent le jour au printemps et en automne et la nuit pendant l'été ; mais si le rythme nycthémeral change, il reste toujours assez net et son déterminisme est plurifactoriel. Ce n'est pas le cas chez les deux espèces de *Laticauda* que nous avons étudiées.

On est évidemment mal renseigné sur le comportement des *Laticauda* en mer, mais nous en avons rencontré à grande distance du rivage aussi bien la nuit que le jour et ce fait est confirmé par tous les pêcheurs ; ceux-ci sont même unanimes pour réproucher l'habitude qu'ont ces Serpents de grimper, par le gouvernail ou le long de la chaîne de l'ancre, dans leurs bateaux durant la nuit.

CYCLE ANNUEL ET REPRODUCTION. — La principale raison d'être de ce paragraphe, presque exclusivement

composé d'hypothèses, est de susciter et, éventuellement, d'orienter, de nouvelles études.

En juillet, les colonies de *Laticauda* sont très strictement localisées, une partie importante des populations vit à terre et on constate relativement peu de mouvements vers la mer ou inversement. En septembre, les Serpents commencent à se disperser, le pourcentage des individus à terre semble diminuer et les déplacements sont beaucoup plus fréquents. Ces tendances s'accroissent-elles par la suite ?

De toute évidence, les rassemblements de saison froide ne sont pas dus à une appétition sociale, mais à des facteurs écologiques. La thermorégulation joue un rôle certain, mais il semble peu probable qu'elle soit seule en cause car d'autres biotopes, parmi la multitude d'îles plus ou moins grandes à relief accentué, d'îlots de sable et de champignons de corail, sont certainement favorables de ce point de vue. A titre d'hypothèse, nous supposons que ces colonies sont aussi des lieux de ponte ; la présence de sable facile à fouir, au-dessus de la plage elle-même, serait donc nécessaire. Cette exigence édaphique élimine automatiquement un grand nombre d'emplacements et explique de façon satisfaisante la rareté et la stricte localisation des colonies de *Laticauda*. Naissant dans ces lieux, les jeunes y reviennent par la suite, malgré l'étendue de leur terrain de chasse (ou plutôt de pêche), tout comme les Tortues marines. Mais cela ne signifie nullement que la totalité du cycle annuel s'y déroule. Nous avons déjà vu qu'au cours des périodes de chasse, de nombreux Serpents abordaient à terre pour quelques heures ou jours, dans des emplacements variés et qu'ils étaient particulièrement nombreux autour et sur les champignons de corail. Il est possible que cette tendance s'accroisse durant la saison chaude et qu'à ce moment les *Laticauda* se dispersent un peu partout.

Un phénomène analogue a été constaté chez *Cerastes cerastes*, espèce erratique au Sahara pendant l'été, mais sédentaire d'octobre à avril. Seulement cette espèce ne revient pas d'une année sur l'autre au même emplacement, alors que la rareté des colonies de *Laticauda*, jointe au grand nombre de Serpents qui s'y trouvent, laisse supposer qu'il s'y rendent régulièrement. Comme nous l'avons déjà signalé, les individus y abordent directement et ce n'est donc pas par le système des essais et erreurs qu'ils finissent par se rassembler aux endroits favorables. Mais il est possible qu'entre la saison froide et la ponte, puis après celle-ci, les *Laticauda* mènent une vie plus ou moins errante, abordant pour digérer et muer à tous les endroits

qui leur permettent d'éviter, éventuellement, une insolation excessive. Il serait facile de s'en assurer en suivant l'évolution d'une petite colonie mais, déjà, la dispersion sensible des Serpents du Petit Taenia en septembre est une indication en ce sens.

Les données que nous possédons sur les périodes de reproduction des Laticaudinae ont déjà été exposées : chez les mâles, de juin à septembre la spermatogenèse est active, le segment sexuel du rein modérément développé chez *L. colubrina* et nettement involué chez *L. laticauda* ; les femelles sont au repos sexuel et en tout début de vitellogenèse, avec des corps jaunes vieux de plus de trois mois dans l'ovaire. D'autre part, à la fin de juillet tous les jeunes sont éclos depuis au moins plusieurs semaines. D'après ces constatations, nous pouvons situer la ponte entre décembre et février, l'éclosion deux à trois mois plus tard. L'ovulation a très probablement lieu une à deux semaines avant la ponte, mais il est impossible de préciser la date de l'accouplement. Chez les Serpents des pays tempérés, il s'écoule généralement un mois et demi à deux mois entre l'insémination et la fécondation, mais on ignore s'il en est de même dans les régions inter-tropicales.

La bibliographie ne fournit aucune donnée sur le cycle sexuel d'un Serpent d'une région comparable à la Nouvelle Calédonie. Les nombreuses observations de pontes et de gestations effectuées par Kopstein (1938) et par Bergman (1943 à 1962) s'appliquent à Java dont le climat, de mousson également mais équatorial, diffère notablement de celui de la Nouvelle Calédonie. A Djakarta (6°11 Lat. Sud) la température est plus élevée et régulière, les pluies sont beaucoup plus abondantes mais la saison sèche, légèrement plus précoce et plus courte (juillet à septembre), est bien plus accentuée. Au contraire à Nouméa (22°16 Lat. Sud), les variations de température sont sensibles entre l'été et l'hiver, la pluviosité est modérée et la saison sèche (août-novembre) peu accentuée. A Java, on constate que la majorité des Colubridae ovipares terrestres se reproduisent durant toute la saison humide, chaque femelle donnant de 2 à 4 pontes. Chez les espèces ovipares moins fécondes (Boidae, Elapidae et certains Colubridae) et chez les espèces vivipares, le cycle annuel n'est pas toujours très rigide, mais il existe une tendance très nette et des éclosions (ou des parturitions) estivales, entre décembre et mars. Chez les Hydrophinae vivipares des environs de Java, le cycle sexuel semble annuel ; selon les espèces, la vitellogenèse a lieu de mars à juin, l'ovulation de mai à juillet et la parturition

de novembre à janvier ; le repos sexuel se situe donc entre janvier et mars et est assez bref. Pour des raisons d'ordre thermique, la gestation des Serpents marins semble beaucoup plus longue que celle des espèces terrestres, ce qui explique la durée de leur cycle sexuel.

En Nouvelle Calédonie, Gail et Rageau (1958) signalent une femelle gestante de *Pelamys platurus* en avril. En juillet, nous avons disséqué une femelle de la même espèce et une femelle d'*Hydrophis caeruleus* ; toutes les deux étaient au repos sexuel. Ces dates ne correspondant pas à celles que cite Bergman pour l'Indonésie. Par contre, il est possible que les Hydrophinae de Nouvelle Calédonie présentent un cycle sexuel voisin de celui des Laticaudinae : repos sexuel en hiver (sauf en ce qui concerne la spermatogenèse), vitellogenèse au printemps, ovulation au début de l'été, éclosion ou parturition en automne. L'examen d'un matériel beaucoup plus abondant sera nécessaire avant qu'il soit possible d'aborder de façon fructueuse l'étude des variations géographiques des périodes de reproduction chez les Serpents des zones inter-tropicales.



RESUME ET CONCLUSION

Les observations sont trop peu nombreuses pour constituer plus qu'une étude préliminaire, mais plusieurs points de l'écologie très particulière de *Laticauda colubrina* ont pu être mis en évidence.

L'étude de la structure des populations de cette espèce a été rendue possible par la forte densité des Serpents dans les rares « colonies » et par l'absence de réactions de fuite à terre. 244 individus, représentant à très peu de chose près la totalité de l'effectif présent sur l'îlot du Petit Taenia, ont été capturés et mesurés. 100 adultes ont été marqués. Au moins pendant les séjours à terre, les mâles sont plus nombreux que les femelles et ce phénomène est plus accentué chez les adultes que chez les jeunes. Ceux-ci représentent, à l'âge de six mois environ, 26,7 % de l'ensemble de la population. Les mâles atteignent leur maturité sexuelle à dix-huit mois, leur croissance se ralentit assez vite et il est impossible de distinguer les groupes annuels chez les adultes. La maturité sexuelle des femelles est peut-être un peu plus tardive ; leur croissance est prolongée et, au mois de juillet, on peut reconnaître, outre les jeunes de l'année, un groupe

apparemment âgé de dix-huit mois, un autre de 2 ans et demi et la masse des vieux adultes. D'après la décroissance numérique des groupes annuels, la mortalité annuelle des femelles est de l'ordre de 38 % entre six et dix-huit mois et de 10,5 % entre dix-huit et trente mois.

A terre les *Laticauda* — contrairement à ce qui se passe en mer — ne présentent aucun comportement de fuite ou d'agressivité et semblent ignorer la notion d'ennemi. Il n'y a pas non plus d'intolérance intra- ou inter-spécifique. Nous n'avons pu mettre en évidence de rythme nyctéméral inné et la thermorégulation semble seule responsable du cycle journalier qui se dessine parfois. Les basses températures gênent peu les *Laticauda* qui circulent encore à 12° C. L'optimum thermique est voisin de 29-30° et le maximum volontairement toléré supérieur à 33°.

La durée totale des cycles alimentaires (digestion et mue à terre ; chasse en mer) est supérieure à deux mois en saison froide et vraisemblablement plus courte en saison chaude. Le régime se compose exclusivement de poissons de coraux, avec une nette majorité de Téléostéens Apodes.

En hiver, les représentants à terre de *Laticauda colubrina* sont localisés dans quelques colonies surpeuplées, répondant à des conditions très strictes de morphologie et d'orientation. D'après les marquages et recaptures, il semble qu'à cette époque un peu plus de la moitié de la population soit en mer, chassant à grande distance de la colonie et se reposant accidentellement sur le grand récif, des îlots de corail mort ou même les plages et les rochers des grandes îles et de la côte. En septembre (fin de l'hiver austral) la durée des séjours à terre paraît diminuer, la localisation des colonies devient moins stricte et il n'est pas impossible que, par la suite, on assiste à une dispersion importante des Serpents. La ponte doit avoir lieu entre décembre et février, probablement à l'emplacement des colonies hivernales et il en est peut-être de même de l'accouplement dont la date est inconnue. Durant la saison froide, *Laticauda colubrina* est apparemment sédentaire, bien qu'avec un terrain de chasse très étendu ; il n'est pas impossible que cette espèce devienne plus ou moins erratique durant la saison chaude.

L'écologie de *Laticauda laticauda*, espèce beaucoup moins abondante, semble très voisine de celle de *L. colubrina*.

BIBLIOGRAPHIE

- BERGMAN R.A.M. (1943). — The breeding habits of Sea snakes. *Copeia*, 156-159.
- BERGMAN, R.A.M. (1950). — The anatomy of *Natrix vittata*. *Zoöl. Med., Leiden*, 31 : 1-24 .
- BERGMAN, R.A.M. (1951). — The anatomy of *Homalopsis buccata*. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet., Amsterdam*, 54 : 511-524.
- BERGMAN, R.A.M. (1952). — L'anatomie du genre *Ptyas* à Java. *Riv. Biol. colon.*, 12 : 1-42.
- BERGMAN, R.A.M. (1953). — The anatomy of *Cylindrophis rufus* (Laur.). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet., Amsterdam*, 56 : 650-666.
- BERGMAN, R.A.M. (1954). — *Thalassophis anomalus* Schmidt. Universidad nacional de Cordoba, Rep. Argentina, 16 p.
- BERGMAN, R.A.M. (1955). — L'anatomie de *Cerberus rhynchops*. *Arch. Néerl. Zool.*, 11 : 113-126.
- BERGMAN, R.A.M. (1955). — L'anatomie de *Enhydra schistosa*. *Arch. Néerl. Zool.*, 11 : 127-142 .
- BERGMAN, R.A.M. (1955). — The anatomy of *Xenopeltis unicolor*. *Zool. Meded.*, 33 : 209-225.
- BERGMAN, R.A.M. (1955). — L'anatomie de *Enhydris enhydris*. *Riv. Biol. colon.*, 15 : 5-29.
- BERGMAN, R.A.M. (1956). — The anatomy of *Natrix subminiata*. *Biol. jaarb. Dodonaea Gent.*, 23 : 306-326.
- BERGMAN, R.A.M. (1958). — The anatomy of the Acrochordinae I-IV. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. ; Amsterdam*, 61 : 145-184.
- BERGMAN, R.A.M. (1960). — The anatomy of some Viperidae. *Acta Morphol. Neerl.-Scand.*, 4 : 196-230.
- BERGMAN, R.A.M. (1962). — The anatomy of *Hydrophis fasciatus atriceps*. *Biol. jaarb. Dodonaea Gent.*, 30 : 389-416.
- CARPENTER, C.C. (1952). — Growth and maturity of three species of *Thamnophis* in Michigan. *Copeia*, 237-243.
- CARR, A. et OGREN, L. (1960). — The ecology and migration of sea turtles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 121 : 7-48.
- COWLES, R.B. et BOGERT, C.M. (1944). — A preliminary study of the thermal requirement of desert Reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 83 : 265-296.
- DEUX, P. (1963). — Evaluation de l'effectif d'une population par la méthode des marquages et recaptures. *La Terre et la Vie*, 110 : 367-381.
- FITCH, H.S. (1949). — Study of snake populations in central California. *Amer. Midl. Nat.*, 41 : 513-579.
- FORBES T.R. (1940). — A notes on reptilian sex ratio. *Copeia*, 132.
- FUKADA, H. (1961). — Biological studies on the Snakes. VIII. On the growth formulae of Snakes and their applications to other Reptiles. *Bull Kyoto Gakugei Univ.*, B, 17 : 16-40.
- GAIL, R. et RAGEAU, J. (1958). — Introduction à l'étude des Serpents marins (Ophidiens, Hydrophiidae) en Nouvelle Calédonie. *Bull. Soc. Pathol. exot.*, 51 : 448-459.
- GUILLAUMIN, A. (1963). — Contribution à la flore de la Nouvelle Calédonie. CXX. Plantes récoltées par M. DENIZOT. *Cahiers du Pacifique*, n° 5 : 9-17.
- HEYREND, F. LaMarr et CALL, A. (1951). — Growth and age in western striped racer and Great Basin rattlesnake. *Herpetologica*, 7 : 28-40.

- JULIAN, G. (1951). — Sex ratio of the winter populations. *Herpetologica*, 7 : 21-24.
- KLAUBER, L.M. (1936). — A statistical study of the rattlesnakes : I. Introduction ; II. Sex ratio ; III. Birth rate. *Occ. Papers San Diego Soc. Nat. Hist.*, n° 1 ; 1-24.
- KLAUBER, L.M. (1937). — A statistical study of the rattlesnakes : IV. The growth of the rattlesnakes. *Occ. Papers San Diego Soc. Nat. Hist.*, n° 3 : 1-56.
- KOPSTEIN, F. (1938). — Ein Beitrag zur Eierkunde und zur Fortpflanzung der Malaiischen Reptilien. *Bull. Raffles Mus. Singapore*, 14 : 81-167.
- PETTER-ROUSSEAUX, A. (1953). — Recherches sur la croissance et le cycle d'activité testiculaire de *Natrix natrix helvetica* (Lacépède) *La Terre et la Vie*, 100 : 175-223.
- ROLLINAT, R. (1934). — *La vie des Reptiles de la France centrale*. Delagrave, Paris, 237 p.
- SAINT GIRONS, H. (1952). — Ecologie et Ethologie des Vipères de France. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 14 : 263-343.
- SAINT GIRONS, H. (1955). — Quelques observations sur la reconnaissance des proies chez les Serpents. *La Terre et la Vie*, 102 : 159-167.
- SAINT GIRONS, H. (1957). — Croissance et fécondité de *Vipera aspis* (L.). *Vie et Milieu*, 8 : 265-286.
- SAINT GIRONS, H. (1962). — Le cycle reproducteur de la Vipère à Cornes, *Cerastes cerastes* (L.), dans la nature et en captivité. *Bull. Soc. zool. France*, 87 : 41-51.
- SAINT GIRONS, H. et SAINT GIRONS, M.C. (1956). — Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles (Lézards et Serpents). *Vie et Milieu*, 7 : 133-226.
- SAINT GIRONS, H. et SAINT GIRONS, M.C. (1959). — Espace vital, domaine et territoire chez les Vertébrés terrestres. *Mammalia*, 23 : 448-476.
- SEIBERT, H.C. et HAGEN, C.W. (1947). — Studies on populations of Snakes in Illinois. *Copeia*, 6-22.
- SMITH, M.A. (1926). — Monograph of the sea snakes (Hydrophiidae). *British Museum, London*, 130 p.
- VOLSOE, H. (1944). — Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spol. Zool. Mus. Haun. Copenhagen*, 5 : 7-172.
- WOODWARD, S.J. (1933). — A few notes on the persistence of active spermatozoa in the african night-adder, *Causus rhombeatus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 189-190.



Ci-dessus, emplacement de la colonie de *Laticauda* de l'îlot du Petit Taenia, à marée basse. On distingue nettement le talus de sable consolidé et, à droite, les plaques de corail mort. Toute la moitié gauche du talus visible sur la photographie est inhabitée.

Ci-dessous, un adulte *Laticauda colubrina* circulant à découvert. Photographies de l'Auteur.





Ci-dessus, Laticaudinae entassés dans les terriers creusés à la partie supérieure du talus de sable consolidé. Ilot du Petit Taenia.

Ci-dessous, groupe de *Laticauda colubrina* à l'ombre sous la végétation halophile. Ilot du Signal.

