

LES CRITERES D'AGE CHEZ LES REPTILES
ET LEURS APPLICATIONS A L'ETUDE
DE LA STRUCTURE DES POPULATIONS SAUVAGES *

par H. SAINT GIRONS

*Laboratoire d'Ecologie du Muséum National d'Histoire Naturelle,
Brunoy.*

Une bonne connaissance de la structure d'une population sauvage exige, d'une part que l'échantillon soit représentatif, d'autre part que l'on puisse déterminer l'âge et le sexe des individus. Sauf en ce qui concerne la détermination du sexe, il faut avouer que, jusqu'à présent, ces conditions ne se sont jamais trouvées intégralement réalisées chez les Reptiles.

Nous n'avons pas à traiter ici des méthodes d'échantillonnage. Signalons simplement que, le piégeage des Reptiles étant exceptionnel, les récoltes s'effectuent presque toujours par capture directe et peuvent donc s'assimiler à l'activité d'un prédateur diurne, de grande taille par rapport à sa proie et chassant à la vue. De ce fait, les jeunes sont presque toujours mal représentés dans l'échantillon, tandis que, parmi les adultes, le sexe le plus actif à une saison donnée se fait prendre en plus grand nombre.

Par contre, d'autres particularités biologiques des Reptiles représentent des facteurs favorables à l'étude des populations. En dehors d'une zone relativement restreinte de forêts équatoriales hygrophiles, ces animaux présentent des périodes de latence : au cours de la saison sèche dans les zones intertropicales, pendant la saison froide dans les régions désertiques et dans les zones tempérées. De plus, chez la plupart des espèces, la reproduction est limitée à une partie seulement de la période active ; souvent même il n'y a qu'une ponte par an. En conséquence, les classes d'âge sont bien séparées et on peut espérer, comme chez les Poissons, trouver des traductions morphologiques des périodes de latence.

L'observation d'animaux captifs et de spécimens marqués vivants dans la nature (voir Fukada, 1961, pour la bibliographie), a montré

(*) Rapport présenté au second colloque sur les populations animales, Paris, 28-29 mai 1965.

que, comme chez la plupart des Vertébrés poïkilothermes, la croissance des Reptiles continue jusqu'à un âge avancé, bien que son taux soit moins élevé après la maturité sexuelle. A titre d'exemple, chez des Vipéridés des régions tempérées à maturité tardive (Volsøe, 1944 ; Fitch, 1949 ; Woodbury et coll., 1951 ; Saint Girons, 1957), le taux de la croissance annuelle (longueur de la tête et du corps) varie de 32 à 48 % la première année, 28 à 35 % la deuxième année, 6 à 10 % à l'âge de la maturité sexuelle (3 ou 4 ans) et 0,4 à 2 % chez les grands adultes.

Ces mêmes techniques, ainsi que la mise en œuvre de critères d'âge dont nous parlons plus loin, ont montré que la croissance des Reptiles est aussi partiellement indéterminée. Non seulement son taux dépend, plus encore que chez les homéothermes, de l'abondance de la nourriture, mais de plus la vitesse de la digestion est fonction de la température. Ainsi, dans une même espèce, les spécimens des régions septentrionales ont à peu près le même âge, au moment de la maturité sexuelle, que leurs congénères des régions plus méridionales, mais leur taille est très inférieure (Carpenter, 1952). Enfin, dans une population apparemment homogène, les différences individuelles entre adultes du même âge et en bon état, peuvent être importantes.

UTILISATION DES ANNEAUX DE CROISSANCE.

Chez les Poissons, l'examen des écailles montre, dans de très nombreux cas, l'existence d'anneaux de croissance permettant une détermination très exacte de l'âge — à condition toutefois d'avoir des données précises sur l'éthologie de l'espèce considérée. Puisque les Reptiles présentent, eux aussi, des périodes de croissance ralentie ou même nulle, on pouvait espérer trouver chez eux l'équivalent de ces « anneaux d'âge ».

Les premières tentatives ont utilisé les marques concentriques que portent les plaques ventrales de la carapace des Tortues (Parker, 1929 ; Risley, 1933 ; Cagle, 1946 ; Miller, 1955, etc...). Les écailles des nouveau-nés sont parfaitement lisses mais, à chaque printemps, une légère ride périphérique marque la reprise de la croissance après l'hivernage (fig. 1). L'étude détaillée du phénomène, notamment l'examen de coupes fines à des âges variés et à différentes époques de l'année, n'a pas été faite. On ignore donc le mode de croissance de l'écaille, s'il se fait par le bord libre de l'ancienne plaque ou si, chaque année, une nouvelle écaille se forme sous la précédente et la déborde (Woodbury et Hardy, 1948). De toute façon, l'usure superficielle efface progressivement les marques les plus anciennes et, à un âge qui varie selon les espèces et les individus mais est généralement situé entre 4 et 10 ans, il n'est plus possible de compter le nombre total des rides. Des mesures précises de la surface unie permettent encore une estimation approximative de l'âge pendant quelques

années supplémentaires (Sexton, 1959), mais très vite l'imprécision devient excessive. Cette méthode a contribué à établir la courbe de croissance staturale de nombreuses espèces de tortues et à préciser l'âge de la maturité sexuelle. Elle n'a joué qu'un rôle modeste dans l'étude de la structure des populations.

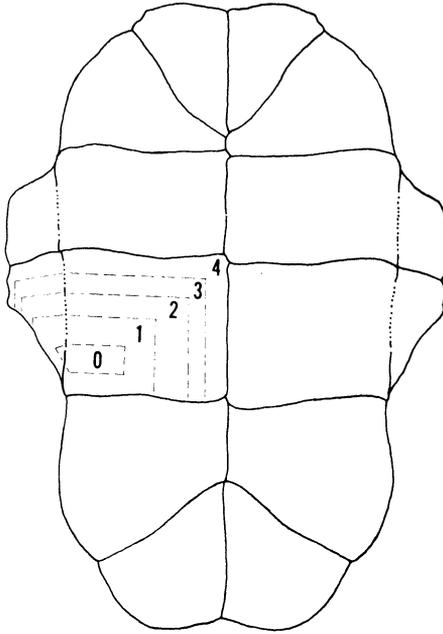


Figure 1. — Vue schématique du plastron d'une Tortue (*Chysemys picta*), montrant les anneaux de croissance. L'animal représenté ici se trouve au cours de sa quatrième saison de croissance, après son quatrième hivernage. Emprunté à Sexton, 1963

En 1939, Bryuzgin constata que la partie antérieure du ptérygo-maxillaire de divers Serpents d'Ukraine présentait une alternance de bandes très étroites et transparentes et de bandes beaucoup plus larges et opaques. Cet auteur émit l'hypothèse que les premières correspondaient à la croissance très ralentie de l'hivernage, alors que les secondes étaient dues à la croissance plus rapide de la période d'activité estivale.

Reprenant cette méthode, mais sur une base matérielle beaucoup plus large, Petter-Rousseaux (1953) a démontré la validité de l'hypothèse de Bryuzgin. Chez *Natrix natrix*, le ptérygo-maxillaire des nouveau-nés est parfaitement homogène et translucide, et il semble que son aspect ne se modifie pas durant le premier hivernage. Au cours de l'été suivant, l'os se calcifie davantage et devient plus opaque, si bien que le deuxième hivernage se marque par une ligne claire

très nette. Par la suite, ce phénomène se poursuit régulièrement et, dans les pays tempérés, on peut admettre que chacune de ces bandes étroites correspond à un an, la première s'étant formée entre 14 et 19 mois. Le bord de l'os coïncide avec une ligne claire chez les sujets sacrifiés durant l'hivernage ou immédiatement après, avec une bande sombre chez les animaux autopsiés en été. Au fur et à mesure que les sujets vieillissent, l'os augmente de volume et se calcifie davantage. L'estimation des zones de croissance devient plus difficile et nécessite un éclaircissement préalable à la glycérine ou au xylo. Mais l'épaisseur des bandes de croissance estivales ne diminue que lentement avec l'âge, si bien que celui-ci peut être déterminé avec une marge d'erreur relativement faible (de l'ordre de 10 %), jusqu'à 15 à 20 ans au moins. La principale difficulté vient de la présence éventuelle de fines lignes claires, souvent discontinues et plus marquées d'un côté que de l'autre, qui marquent parfois les bandes estivales opaques. Ce phénomène est probablement dû à une période de jeûne anormalement prolongée, soit par hasard individuel, soit à la suite d'une longue période de sécheresse privant les Couleuvres des Amphibiens qui sont leurs proies habituelles. Le travail de Petter-Rousseaux avait pour but d'établir la validité de la méthode de Bryuzgin. Il a également permis de construire une courbe de croissance très précise de *Natrix natrix* et a montré que, dans la nature, la longévité de cette espèce pouvait atteindre 19 ans. Mais l'échantillon étudié — 113 Couleuvres, dont 65 mâles, 46 femelles et 2 jeunes — n'est évidemment pas représentatif et ne permet pas d'autres conclusions en ce qui concerne la structure des populations.

Une méthode analogue a été utilisée chez *Vipera aspis* (Saint Girons, 1957). Toutefois, le ptérygo-maxillaire étant peu élargi chez cette espèce, les zones de croissance ont été examinées sur la partie postérieure, préarticulaires, de la mandibule, élargie en une palette semi-lunaire. Les résultats obtenus sont très semblables à ceux qui viennent d'être décrits, avec toutefois une période de croissance juvénile plus prolongée, ce qui correspond à une maturité sexuelle plus tardive ; le plus vieux spécimen était âgé de 18 ans. Les lignes claires entrecoupant les bandes de croissance estivales semblent beaucoup plus rares que chez *Natrix natrix*, ce qui peut être dû au régime différent de *Vipera aspis* ; en effet, cette espèce se nourrit principalement de petits Rongeurs dont l'activité n'est certainement pas modifiée par d'éventuelles périodes de sécheresse. Cette fois encore, le nombre des jeunes individus capturés ne correspond évidemment pas à leur proportion réelle dans la nature ; par contre, il est vraisemblable que, chez les adultes de plus de 7 ans, les différentes classes d'âge sont normalement représentées. Ceci a permis d'établir la mortalité annuelle, différente dans les deux populations étudiées et qui se situe au voisinage de 20 % dans la population la moins féconde (coefficient de natalité = 1,04 par unité de population adulte) et de 25 % dans la population la plus féconde (coefficient

de natalité = 1,69). Connaissant avec précision le coefficient de natalité, extrapolant le nombre d'adultes des classes d'âge de 5 et 6 ans (âge auquel les femelles commencent à se reproduire) qui sont mal représentées dans l'échantillon, il est possible de tenter une reconstitution théorique de ces populations (fig. 2). On constate que dans ce cas apparemment aussi favorable que possible, puisqu'une méthode précise de la détermination de l'âge a été utilisée chez une espèce étudiée depuis longtemps dans ce biotope, les résultats restent bien décevants, incomplets et partiellement hypothétiques.

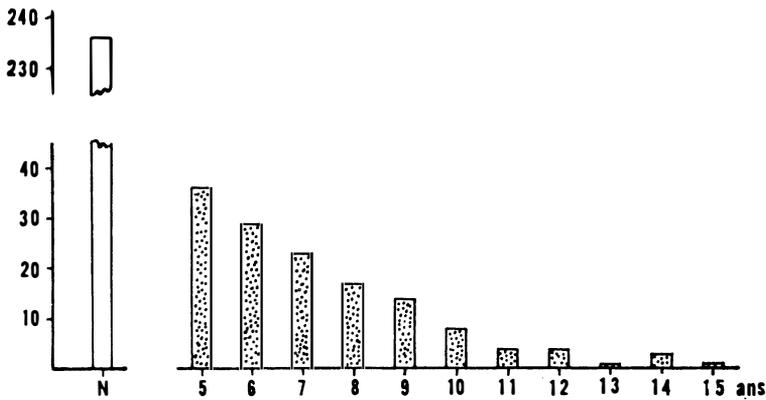


Figure 2. — Classes d'âge dans une population de Vipères aspic des 2 sexes, d'après la méthode de Bryuzgin. La classe des nouveau-nés (N) a été calculée d'après la fécondité, connue, des adultes. Les classes de 5 et 6 ans, mal représentées dans l'échantillon pour des raisons accidentelles, ont été extrapolées à partir des autres données. Comme dans les figures suivantes, les pointillés correspondent à des animaux ayant atteint leur maturité sexuelle.

En abscisses : temps, en années. En ordonnées : nombre d'individus.

L'utilisation de la méthode de Bryuzgin ailleurs que dans les régions tempérées à latence hivernale accentuée, ne pourrait se faire qu'avec une grande prudence, notamment dans les régions tropicales à double saison sèche. Un problème du même ordre s'est d'ailleurs posé pour les Poissons (voir, par exemple, Monod, 1945) et on a pu mettre en évidence de nombreux facteurs déterminant des « anneaux d'âge », annuels ou périodiques.

Théoriquement, on peut admettre que le problème des critères d'âge est résolu chez les Serpents de la région holarctique. Le seul inconvénient de la méthode de Bryuzgin est qu'elle exige la destruction de populations entières ; son emploi doit donc être assez limité. D'autre part, en dehors de l'établissement de courbes de croissance, son intérêt dépend essentiellement de la représentativité de l'échantillon étudié. Cette condition nécessaire est particulièrement difficile à remplir chez les Serpents, notamment en ce qui concerne les jeunes.

UTILISATION DES DIMENSIONS ET DE LA MATURITÉ SEXUELLE.

Ainsi que nous l'avons signalé, la reproduction annuelle de nombreux Reptiles et la lenteur relative de leur croissance, permettent souvent d'utiliser les dimensions, principalement la longueur de la tête et du corps, comme critère d'âge. En fait, la plupart des études de populations sont basées sur cette méthode, jointe à l'examen des gonades pour déterminer la maturité sexuelle, et nous nous contenterons d'en donner quelques exemples, chez les Serpents tout d'abord pour faciliter la comparaison avec les paragraphes précédents, puis chez les Lézards et chez les Tortues.

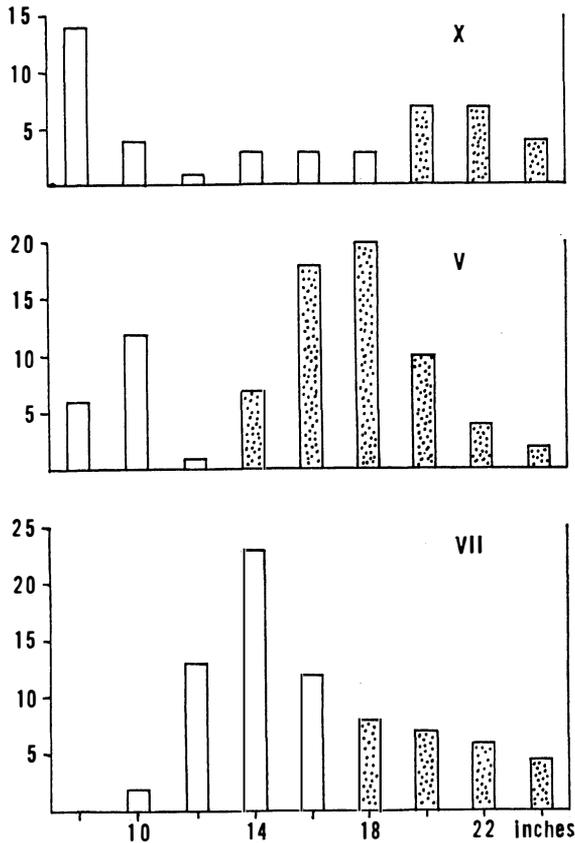


Figure 3. — Structure d'une population de Couleuvre (*Thamnophis radix*) des deux sexes, en fonction de la taille, à différentes époques de l'année. D'après Seibert et Hagen, 1947, modifié.
 En abscisses : longueur totale, en inches.
 En ordonnées : nombre d'individus.

Pendant un an, Seibert et Hagen (1947) ont chassé, de façon intensive, puis marqué et relâché, les Serpents d'une population assez dense, dans la région de Chicago. La présence d'une grande quantité d'abris artificiels (pierres plates, morceaux de métal et de ciment, etc...), régulièrement utilisés, a permis à ces auteurs de capturer des individus de toutes classes d'âge et, semble-t-il, dans des proportions naturelles. Au total, 298 spécimens de *Thamnophis radix* ont été mesurés. La structure de la population varie de façon très nette selon la saison (fig. 3) ; on distingue clairement l'apparition des nouveau-nés, à l'automne, puis la croissance progressive de cette classe d'âge qui se fond progressivement dans le groupe des adultes. Au total, chez *Thamnophis radix*, 52,7 % de la population est composé de jeunes de moins d'un an, 36,4 % d'animaux dans leur deuxième année et 12,6 % de Serpents de 2 ans et plus. Les femelles se reproduisent pour la première fois à leur deuxième printemps, soit à 1 an et demi. Au mois de juin, environ 50 % seulement de la population totale participe à la reproduction.

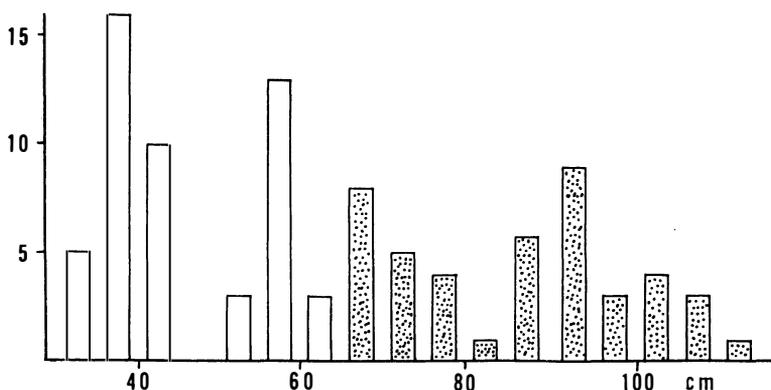


Figure 4. — Structure d'une population de femelles du Serpent marin *Laticauda colubrina*, en fonction de la taille, au mois de juillet. Le groupe des jeunes est âgé d'environ 6 mois. En abscisses : longueur de la tête et du corps. En ordonnées : nombre d'individus.

Chez un Hydrophidé ovipare de Nouvelle Calédonie. *Laticauda colubrina*, des conditions particulièrement favorables (rassemblement en colonies très localisées et absence de réactions de fuite) ont rendu possible la capture de toute une population (fig. 4). Dans les deux sexes, les jeunes de l'année (âgés d'environ 6 mois à l'époque de leur capture), se reconnaissent facilement. Chez les mâles, les autres groupes annuels sont confondus, mais chez les femelles dont le taux de croissance reste élevé après l'âge de la maturité sexuelle, il est possible de distinguer trois classes, correspondant à des animaux de 18 mois, de 2 ans et demi et de 3 ans et demi et plus. L'âge de la

maturité sexuelle est le même que chez *Thamnophis radix* mais, de toute évidence, la proportion des adultes par rapport aux jeunes est plus élevée puisque, chez les femelles, on trouve 33 % de jeunes de 6 mois, 20 % de subadultes de 18 mois et 47 % d'adultes. Compte tenu de la fécondité des femelles matures, la mortalité des jeunes au cours de l'incubation et des 6 premiers mois de la vie libre, est de l'ordre de 80 %. Chez les femelles, la mortalité annuelle est voisine de 38 % entre 6 et 18 mois et de 10,5 % par la suite.

Chez les Vipéridés holarctiques, à croissance plus lente et à maturité sexuelle plus tardive, les classes d'âge sont moins marquées. Chez *Crotalus viridis*, Klauber (1936) a pu étudier toute la population d'un abri d'hivernage, soit 841 Serpents. Les mesures, jointes à des dissections pour déterminer la maturité sexuelle, permettent de distinguer 229 jeunes de l'année, 85 individus à leur deuxième hivernage et 527 adultes, y compris les subadultes qui en sont à leur troisième hivernage et vont se reproduire pour la première fois au printemps suivant (fig. 5). La maturité sexuelle de *Crotalus viridis* est donc plus tardive que chez les deux espèces précédentes, 2 ans et demi au lieu de 1 an et demi ; toutefois, la proportion des adultes par rapport aux immatures est élevée, phénomène que l'on retrouve chez d'autres Vipéridés. Compte tenu de la fécondité, la mortalité est voisine de 87 % entre l'ovulation et le premier hivernage et de 63 % entre le premier et le deuxième hivernage.

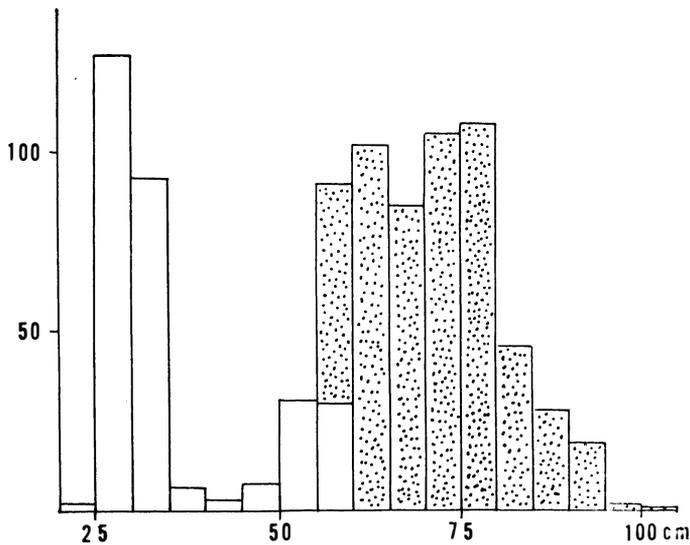


Figure 5. — Structure d'une population de Crotale (*Crotalus viridis*) des deux sexes, en fonction de la taille. D'après Klauber, 1936 et 1937.

En abscisses : longueur totale, en centimètres.

En ordonnées : nombre d'individus.

En conclusion, chez les Serpents et même dans les rares cas où l'échantillon est à la fois important et représentatif, la connaissance des dimensions et l'examen des gonades ne donne une bonne représentation de la structure des populations que chez les espèces qui présentent une seule ponte annuelle et une maturité sexuelle précoce. Dans ces conditions, il est généralement possible de distinguer les jeunes dans leur première année, les animaux dans leur seconde année qui vont se reproduire pour la première fois et enfin les vieux adultes. Chez tous les Vipéridés holarctiques et chez un certain nombre de Colubridés de ces régions, la maturité sexuelle a lieu après la deuxième année, parfois à 4 ou 5 ans. Les dimensions ne permettent plus que de différencier les jeunes de l'année du reste de la population. L'examen des gonades permet, chez les deux sexes, de reconnaître un autre groupe, celui des « adolescents » qui comprend 1, 2 ou 3 classes d'âge selon les espèces. Chez les femelles, il est encore possible de distinguer, durant l'hiver, un troisième groupe, celui des animaux qui vont se reproduire pour la première fois, dont les ovaires montrent des follicules en cours d'accroissement mais pas de corps jaunes résiduels.

Chez la majorité des Lézards holarctiques, la maturité sexuelle relativement précoce et l'importance des variations individuelles du taux de la croissance, ne permettent pas d'avoir une bonne représentation de la structure des populations. Dans une étude très approfondie d'un Scincidé américain, *Eumeces fasciatus*, Fitch (1954) distingue, au printemps, le groupe des jeunes de 6 mois (35 % des animaux capturés), le groupe des jeunes adultes de 18 mois qui vont se reproduire pour la première fois (36 %) et celui des vieux adultes (29 %), comprenant plusieurs classes d'âge. De toute évidence, le groupe des jeunes de 6 mois est mal représenté dans l'échantillon, mais le rapport entre les deux groupes suivants (établi sur 611 spécimens) doit être assez proche de la réalité. Les données de l'auteur montrent également d'importantes variations de la structure des populations d'une année à l'autre.

Le problème est plus simple chez quelques petits Lézards vivants dans les régions subtropicales et méditerranéennes dont la maturité sexuelle est précoce, mais qui ont gardé un cycle annuel. Chez *Anolis carolinensis* (Cagle, 1948), *A. limifrons* (Sexton, Heatwole et Meseth, 1963) et *Uta stansburiana* (Tinkle, 1961), de simples mesures permettent de connaître parfaitement la structure des populations. La période de reproduction est estivale, chaque femelle donnant généralement 3 pontes successives. La croissance de ce groupe de jeunes — groupe un peu hétérogène, puisqu'il existe en son sein des différences d'âge de 3 mois — est rapide. Les animaux atteignent leur maturité sexuelle au printemps de l'année suivante, après un seul hivernage, se reproduisent pendant 3 mois et les survivants semblent tous disparaître au cours du deuxième hivernage (fig. 6). Dans les régions tropicales ou équatoriales où la période de reproduction se

prolonge durant la plus grande partie de l'année, la structure des populations est beaucoup plus stable, même chez des espèces dont la précocité et la longévité sont analogues à celles qui viennent d'être décrites.

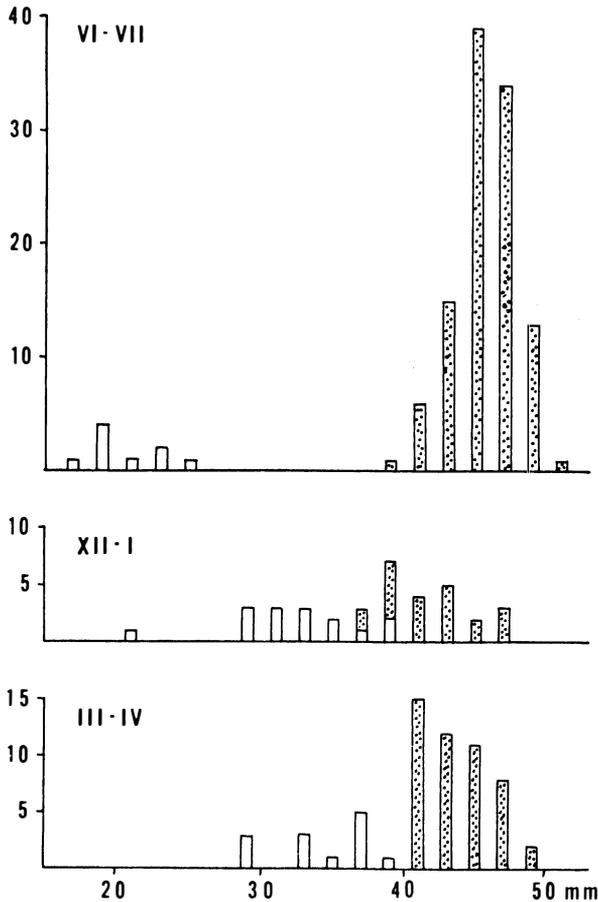


Figure 6. — Structure d'une population du Lézard *Anolis limifrons* (2 sexes réunis), en fonction de la taille, à différentes époques de l'année. D'après Sexton et al., 1963, modifié.

En abscisses : longueur de la tête et du corps.
En ordonnées : nombre d'individus.

Dans l'ensemble, chez les Lézards, les dimensions représentent un critère d'âge encore moins utilisable que chez les Serpents. Toutefois, dans quelques cas particuliers, ils permettent tout de même d'avoir une bonne représentation de la structure des populations. Ces cas particuliers correspondent à de petites espèces, à courte lon-

gévité et maturité sexuelle précoce, mais qui ont encore un cycle annuel net. Un phénomène du même ordre était d'ailleurs déjà sensible chez les Serpents, comme le montre la figure 3.

Parmi les nombreux travaux consacrés aux Tortues, surtout aux Etats-Unis, peu incluent l'étude de la structure d'une population importante. En effet, les courbes de croissance obtenues dans la nature et en captivité montrent que les variations individuelles sont très importantes, surtout au cours des premières années. Si bien que dès le moment de la maturité sexuelle (entre 4 et 15 ans, parfois plus chez certaines espèces), la taille n'est pas un bon critère de l'âge d'un animal. Dans ces conditions difficiles, l'étude de la structure des populations a peu tenté les chercheurs.

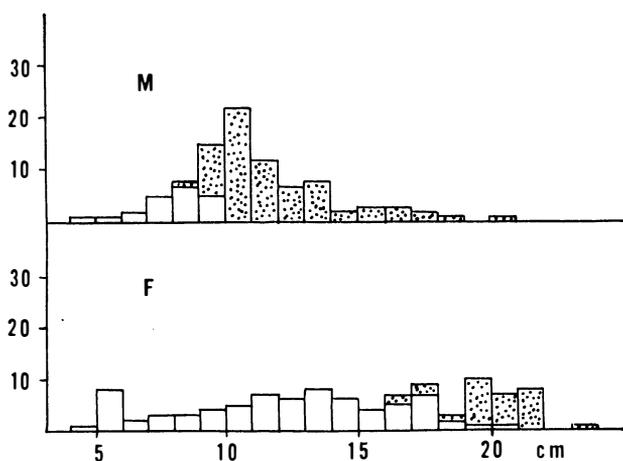


Figure 7. — Structure d'une population de Tortue (*Pseudemys scripta*), en fonction de la taille et du sexe. D'après Cagle, 1948.
En abscisses : longueur du plastron, en centimètres.
En ordonnées : nombre d'individus. M : Mâles. F : Femelles.

Sur 195 *Pseudemys scripta* capturées par piégeage, Cagle (1948) trouve 93 mâles et 103 femelles, mais le phénomène le plus intéressant est le bien plus grand pourcentage des mâles adultes par rapport aux femelles (fig. 7). L'étude des anneaux de croissance, possible jusqu'à 4 ou 5 ans chez cette espèce, montre que les mâles de 4 ans ont une taille comprise entre 9 et 11 cm. et sont tous matures, alors que les femelles du même âge, bien que plus grandes (11 à 15 cm.) sont encore immatures. Toutefois, cette constatation n'explique que partiellement la rareté des femelles adultes dans l'échantillon, phénomène qui peut être dû soit à des captures préférentielles, soit, comme chez les Crotales, à une mortalité plus grande des femelles reproductrices.

En résumé, malgré la présence d'anneaux de croissance chez les animaux des régions tempérées, la grande longévité des Tortues et la multiplication des classes d'âge qui en résulte, rendent difficile l'étude de la structure de leurs populations. Il serait pourtant intéressant de pouvoir la comparer à celle de Reptiles plus précoces mais présentant, eux aussi, une reproduction annuelle.

AUTRES MÉTHODES.

Le marquage, suivi de recaptures, a été largement utilisé pour étudier les courbes de croissance dans la nature mais, pour des raisons évidentes, cette méthode n'a presque jamais été appliquée à des populations importantes et pendant une durée assez longue. L'unique exception concerne l'étude de Woodbury et al. qui, pendant 10 ans, ont suivi la population d'un abri d'hivernage. Au total, 930 *Crotalus viridis* ont été marqués, dont un très petit nombre de jeunes seulement. Le pourcentage des recaptures, années après années, ne correspond évidemment qu'à la mortalité maximale — puisqu'un animal qui n'est pas repris peut avoir émigré — et celle-ci varie de 8 à 32 % et est en moyenne de 22 %. Mais un phénomène inattendu a été mis en évidence, c'est la disparition beaucoup plus rapide des femelles (fig. 8). Dans l'ensemble de la population, celles-ci ne sont pas beaucoup moins nombreuses et on pensait généralement que leur taille, un peu plus faible, correspondait à un dimorphisme sexuel. Il semble au contraire que ce dernier phénomène soit dû à une mortalité plus forte des femelles adultes, liée sans doute à la reproduction.

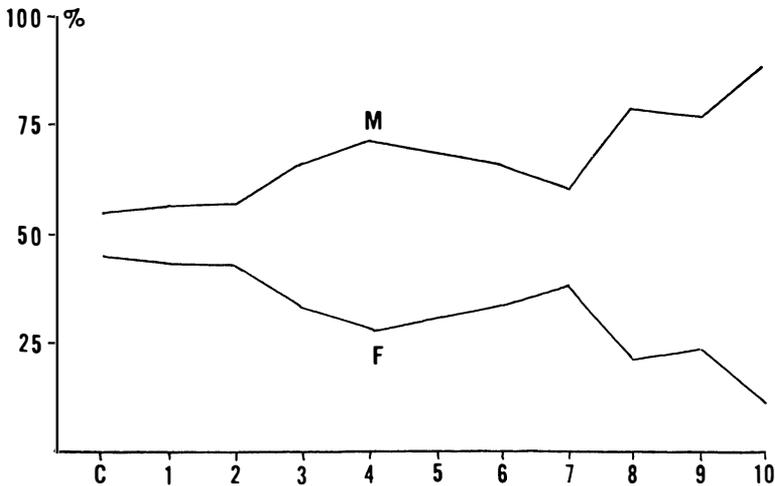


Figure 8. — Décroissance, au cours des années, du nombre des spécimens marqués, en fonction du sexe, chez *Crotalus viridis*. D'après Woodbury et al., 1951.

En abscisses : Nombre d'années écoulées après la capture initiale C.
En ordonnées : Proportion des deux sexes, aux différentes années. M : Mâles.
F : Femelles.

Le nombre d'anneaux dont est constitué le bruiteur des Crotales a souvent été utilisé pour tenter de déterminer l'âge des animaux. Effectivement, le nouveau-né possède seulement un « bouton » et il s'ajoute un anneau à chaque mue. Malheureusement, la fréquence de celles-ci peut varier dans de notables proportions (il y en a généralement de 3 à 5 par an) et, surtout, les plus vieux anneaux, formant l'extrémité du bruiteur, finissent par tomber selon un rythme très irrégulier. Il existe incontestablement une corrélation assez étroite entre la taille d'un Serpent et le nombre d'anneaux du bruiteur (Klauber, 1956; Woodbury et al., 1951) mais, passées les deux premières années, ce caractère ne peut être considéré comme un bon critère d'âge.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

Jusqu'à présent, peu de travaux ont été consacrés à l'étude des critères d'âge chez les Reptiles et il est vraisemblable que, dans l'avenir, de nouvelles méthodes s'ajouteront à celles que nous possédons déjà. En particulier, des « anneaux de croissance » plus ou moins comparables à ceux qui ont été décrits chez les Serpents, devraient pouvoir être retrouvés chez les Lézards des régions tempérées et froides.

En pratique, la grande majorité des données actuelles sur la structure des populations de Reptiles repose sur des mesures, souvent complétées par l'examen macroscopique des gonades. Dans ces conditions, les résultats dépendent essentiellement de la biologie de l'espèce considérée. Plusieurs facteurs entrent en ligne de compte, même en laissant de côté le problème de l'importance et de la représentativité de l'échantillon que nous n'avons pas à traiter ici.

Les variations individuelles du taux de la croissance des Reptiles représentent un facteur défavorable pour l'étude des classes d'âge des jeunes, si bien que celles-ci peuvent être mises en évidence seulement lorsqu'il existe une seule période de reproduction au cours de l'année. Encore faut-il préciser la portée de ce phénomène ; la reproduction annuelle n'a évidemment pas la même signification pour de petits Lézards dont la longévité potentielle est réduite à quelques années et pour des Tortues, par exemple, qui peuvent devenir centenaires. La maturité sexuelle apporte une autre indication, mais il est difficile de fixer sa date exacte lorsqu'elle est tardive. Dans les cas les plus défavorables, une étude soigneuse permet toujours de distinguer, chez les espèces à reproduction annuelle, le groupe des jeunes de l'année, celui des « adolescents », immatures et appartenant à une ou plusieurs classes d'âge et celui des adultes. A certaines époques de l'année, il est aussi possible de reconnaître, par dissection, les femelles qui vont se reproduire pour la première fois.

D'un point de vue pratique, on peut distinguer plusieurs types

parmi les populations de Reptiles. Un groupe important est représenté par l'ensemble des espèces dépourvues de cycle annuel net. Normalement, la structure de leurs populations reste constante, mais les méthodes actuelles ne permettent pas de l'apprécier avec précision. Tout au plus, peut-on connaître la fécondité (nombre d'œufs par ponte et, de façon beaucoup plus approximative, nombre de pontes par an) et, par l'observation de sujets en captivité, l'âge de la maturité sexuelle (Kopstein, 1938). Des conditions extérieures légèrement défavorables (par exemple la présence d'une ou deux petites saisons sèches) peuvent ralentir ou interrompre provisoirement la reproduction, sans que cela entraîne des conséquences notables.

Le groupe des Reptiles pourvus d'un cycle annuel est très hétérogène du point de vue qui nous occupe ici. Il faut tout d'abord distinguer les espèces qui ne se reproduisent qu'à une période de l'année mais sont actives à toutes les saisons, de celles qui présentent, en plus, une période de latence complète. Seules ces dernières peuvent montrer des « anneaux de croissance ». Toutefois, dans les deux cas, les classes d'âge sont bien séparées. Dans ces conditions, la structure des populations dépend en grande partie de la longévité des individus, longévité qui varie beaucoup selon la position systématique mais, à l'intérieur d'une même famille, est grossièrement proportionnelle à la taille et inversement proportionnelle à la température moyenne de la localité considérée.

Parmi les Reptiles ayant un cycle annuel, un premier type est représenté par de petits Lézards des régions subtropicales et méditerranéennes chaudes qui donnent plusieurs pontes annuelles mais seulement pendant l'été (fig. 6). Cette classe d'âge, hétérogène mais bien reconnaissable, atteint sa maturité sexuelle à moins d'un an et achève de disparaître au cours de l'hiver suivant. L'étude des dimensions, même sur un échantillon peu représentatif, permet de connaître avec une bonne approximation la structure de ces populations et les variations importantes qu'elles subissent au cours de l'année.

Un second type, déjà un peu moins favorable, correspond à des animaux qui atteignent leur maturité sexuelle à 18 mois et dont la longévité réelle ne dépasse probablement pas 4 ou 5 ans. C'est le cas de beaucoup de Serpents des régions tropicales et subtropicales et de la majorité des Lézards des régions tempérées ; nous en avons donné plusieurs exemples (*Thamnophis radix*, *Laticauda colubrina*, *Eumeces fasciatus*, fig. 3 et 4). Un bon échantillonnage est plus difficile à réaliser chez les Serpents, mais l'étude des dimensions permet généralement de mieux reconnaître les classes d'âge chez les Serpents que chez les Lézards. On peut en général distinguer les jeunes de l'année, les « adolescents » qui appartiennent tous à une seule classe d'âge et les adultes, parfois même, chez les femelles, les jeunes adultes dans leur troisième année et les grands adultes. Les variations de la structure des populations au cours de l'année sont encore impor-

tantes et les méthodes classiques permettent d'en avoir une assez bonne représentation. Le problème principal est celui de l'échantillonnage.

Un troisième type existe chez beaucoup d'espèces des régions tempérées et froides (quelques Lézards, de nombreuses Couleuvres et la majorité des Vipères) qui atteignent leur maturité sexuelle entre 2 ans et demi et 4 ans et demi. L'étude des dimensions et l'examen des gonades ne permettent guère de distinguer que les jeunes de l'année, les « adolescents » qui représentent 2 à 4 classes d'âge et les adultes (fig. 5). Une bonne connaissance de la structure des populations exigerait des méthodes plus précises. Celles-ci existent seulement pour les Serpents, mais n'ont guère été appliquées à des échantillons à la fois importants et représentatifs de toutes les classes d'âge. Tout au plus a-t-on une idée de la mortalité annuelle des adultes chez *Crotalus viridis* (Woodbury et al., 1951) et *Vipera aspis* (Saint Girons, 1957). La structure de ces populations se modifie peu au cours de l'année et, seule, l'apparition des nouveau-nés apporte un changement perceptible.

Les Tortues forment un troisième groupe. En raison de leur grande longévité et de leur maturité sexuelle tardive, le problème se rapproche de celui que posent les Reptiles dépourvus de cycle annuel (fig. 7). L'étude des zones de croissance des écailles permet seule de différencier les groupes annuels chez les jeunes et, dans l'ensemble, la structure des populations est mal connue chez les Tortues. A ce groupe devraient être joints le Sphénodon de Nouvelle Zélande et ceux des Crocodiles dont la période de reproduction est annuelle. A notre connaissance, aucun d'entre eux n'a fait l'objet d'une étude approfondie.

Il convient de faire remarquer que la reproduction annuelle, et donc l'existence de classes d'âge bien séparées, ne dépend pas uniquement du climat. Des animaux vivipares, ou des espèces de grande taille, se reproduisent tous à la même période dans des zones où les saisons sont pourtant peu marquées ; Kopstein (1938) et Bergmann (1943 à 1962) ont bien mis en évidence ce phénomène chez les Serpents de la région malaise. Pour ne citer qu'un autre exemple, au Sahara, la majorité des Reptiles, y compris de petites espèces, ont un cycle annuel très net, mais les Acanthodactyles se reproduisent toute l'année, avec juste deux repos relatifs en juillet-août et en décembre-janvier.

En fait, la structure des populations de Reptiles dépend surtout du rapport qui existe entre le temps séparant deux périodes de reproduction consécutives (soit un an chez les espèces à cycle annuel) et la durée totale de la vie de l'animal. Lorsque ce rapport est élevé (il

atteint $\frac{1}{\leq 2}$ chez certains *Anolis* et chez *Uta stansburiana*), les classes d'âge sont peu nombreuses et bien délimitées ; de plus la

structure de la population est sujette à d'importantes variations au cours de l'année. Lorsque ce rapport est faible (il peut descendre à 1/100 chez certaines Tortues) les classes d'âge sont très nombreuses, peu reconnaissables et la structure de la population est presque constante. Le cas des espèces qui se reproduisent toute l'année est évidemment particulier, mais dans une population importante on peut admettre que le rapport précédemment défini tend vers O/N. Il n'y a plus de classes d'âge séparées et, en l'absence de facteurs de perturbation externes, la structure de la population est constante. Elle est également très difficile à apprécier et on peut seulement espérer connaître l'âge de la maturité sexuelle et la proportion des adultes.

En conclusion, dans l'état actuel de nos connaissances, le problème des critères d'âge peut être considéré comme résolu chez tous les Serpents qui présentent des périodes de latence, grâce à l'existence « d'anneaux de croissance » des os. Chez les autres Reptiles, seules des conditions favorables — reproduction annuelle et brève longévité — permettent d'obtenir, en se basant sur les dimensions, la maturité sexuelle et quelques autres données annexes, une bonne représentation de la structure des populations et de ses variations éventuelles au cours de l'année.

BIBLIOGRAPHIE

- BERGMANN R.A.M. (1943 à 1962). — Voir Saint Girons, 1964, pour les références.
- BRYUZGIN V.L. (1939). — Procedure for investigating age and growth in Reptilia. *C. R. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 23 : 403-405.
- CAGLE F.R. (1946). — The growth of the slider turtle, *Pseudemys scripta elegans*. *Amer. Midl. Nat.*, 29 : 257-512.
- CAGLE F.R. (1948). — A population of the Carolina anole. *Nat. Hist. Misc.*, n° 15 : 1-5.
- CAGLE F.R. (1948). — The growth of turtles in Lake Glendale, Illinois. *Copeia*, n° 3 : 197-203
- CARPENTER C.C. (1952). — Growth and maturity of three species of *Thamnophis* in Michigan. *Copeia*, n° 3 : 237-243 .
- FITCH H.S. (1949). — Study of snake population in central California. *Amer. Midl. Nat.*, 41 : 513-579.
- FITCH H.S. (1954). — Life history and ecology of the five-lined skink, *Eumeces fasciatus*. *Univ. Kansas Pub.*, 8 : 1-156.
- 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, n° 17 : 16-40.
- KLAUBER L.M. (1936). — A statistical study of the Rattlesnakes. *Occ. Pap. San Diego Soc. Nat. Hist.*, n° 1 : 1-24.
- KLAUBER L.M. (1937). — A statistical study of the Rattlesnakes. *Occ. Pap. San Diego Soc., Nat. Hist.*, n° 3 : 1-56.
- KLAUBER L.M. (1956). — Rattlesnakes. Univ. of California Press, Berkeley and Los Angeles, 1,472 p., 2 vol.
- KOPSTEIN F. (1938). — Ein Beitrag zur Eierkunde und zur Fortpflanzung der Malaiischen Reptilien. *Bull. Raffles Mus.*, Singapore, 14 : 81-167.
- MILLER L. (1955). — Further observations on the desert tortoise, *Gopherus agassizi*, of California, *Copeia*, n° 2 : 113-118.

- MONOD T. (1945). — Cause des anneaux de croissance chez les poissons tropicaux. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 220 : 629-630.
- PARKER G.H. (1929). — Growth of the Loggerhead turtle. *Amer. Nat.*, 63 : 367-372.
- PETTER-ROUSSEAU A. (1953). — Recherches sur la croissance et le cycle d'activité testiculaire de *Natrix natrix helvetica* (Lacépède). *La Terre et la Vie*, 100 : 81-167.
- RISLEY P.L. (1933). — Observations on the natural history of the common musk turtle, *Sternotherus odoratus* (Latreille). *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts and Letters*, 17 : 685-711.
- SAINT GIRONS H. (1957). — Croissance et fécondité de *Vipera aspis* (L.). *Vie et Milieu*, 8 : 265-286.
- SAINT GIRONS H. (1964). — Notes sur l'écologie et la structure des populations des Laticaudinae (Serpents, Hydrophidae) en Nouvelle Calédonie. *La Terre et la Vie*, 111 : 185-214.
- SEIBERT H.C. et HAGEN C.W. (1947). — Studies on a population of snakes in Illinois, *Copeia*, n° 1 : 6-22.
- SEXTON O.J. (1959). — A method of estimating the age of painted turtles for use in demographic studies. *Ecology*, 40 : 716-718.
- SEXTON O.J., HEATWOLE H.F. et MESETH E.H. (1963). — Seasonal population changes in the lizard *Anolis limifrons*, in Panama. *Amer. Midl. Nat.*, 69 : 482-491.
- TINKLE D.W. (1961). — Population structure and reproduction in the lizard *Uta stansburiana*. *Amer. Midl. Nat.*, 66 : 206-234.
- VOLSÖE H. (1944). — Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spol. Zool. Mus. Haun.*, Copenhagen. 5 : 7-172.
- WOODBURY A.M. et Al. (1951). — Symposium. A snake den in Tooele county, Utah. *Herpetologica*, 7 : 1-52.
- WOODBURY A.M. et HARDY R. (1948). — Studies of the desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Ecological Monographs*, 18 : 145-200.