

LE CYCLE ANNUEL D'ACTIVITE
DE *CORONELLA AUSTRIACA* LAUR.

d'après les observations manuscrites inédites
de Raymond ROLLINAT

par R. DUGUY

Nous avons été amenés, dans le cadre d'un travail sur le cycle annuel de *Vipera aspis*, à entreprendre le dépouillement systématique des notes inédites de R. ROLLINAT *. Ces observations sur les Reptiles de la France centrale se présentent sous forme de notes manuscrites, rédigées par cahiers, et relatent de nombreux faits d'écologie ; mais leur intérêt réside surtout dans l'exposé détaillé des dissections effectuées à chaque mois de l'année chez les différentes espèces étudiées.

Une partie assez importante de ces cahiers concerne *Coronella austriaca* Laur. : la grande facilité d'adaptation de cette Couleuvre à la vie en terrarium en faisait un excellent matériel de recherche ; ainsi fut-elle longuement étudiée par ROLLINAT.

Nous avons pensé qu'il pouvait être intéressant de prendre dans ces cahiers les éléments d'un travail sur le cycle d'activité de la Coronelle. Déjà plusieurs espèces de la faune de France ont fait l'objet de recherches sur le cycle sexuel : l'Orvet (DALCQ, 1921 ; HERLANT, 1933), la Couleuvre à collier (PETTER-ROUSSEUX, 1953 ; PETTER-ROUSSEUX et BOURLIÈRE, 1955), le Lézard vivipare (PANIGEL, 1956), la Vipère aspic (SAINT-GIRONS, 1957).

Dans ce travail nous avons donc essayé de préciser le cycle annuel d'activité d'une Couleuvre ovovivipare, *Coronella austriaca* Laur., en nous fondant sur les observations de ROLLINAT.

(*) Qu'il nous soit permis d'exprimer ici notre gratitude à Monsieur le Professeur J. GUBÉ, du Muséum National d'Histoire Naturelle, qui a eu l'obligeance de nous confier les notes manuscrites inédites de R. ROLLINAT, et au Professeur F. BOURLIÈRE, de la Faculté de Médecine de Paris, grâce auquel ce travail, objet de notre Thèse secondaire de Sciences, a pu être publié intégralement.

SYSTEMATIQUE

Coronella austriaca, LAURENTI, 1768; *Coluber loevis*, LACÉPÈDE, 1789; *Coronella loevis*, BOIE, 1827; *Coluber austriacus*, GMEL, 1789; *Coronella austriaca*, MERTENS et MÜLLER, 1928.

ROLLINAT donne la description suivante des Coronelles capturées dans la région d'Argenton-sur-Creuse (Indre) :

Écailles lisses, présentant une ou deux dépressions vers l'extrémité, disposées en 19 rangées, rarement 21. Gastrostèges au nombre de 158 à 164 chez les mâles et de 171 à 182 chez les femelles; les urostèges sont au nombre de 52 à 67 paires chez les mâles, et de 43 à 51 paires chez les femelles; l'écaille anale est divisée. Les 2 ou 3 gastrostèges qui précèdent la plaque anale sont parfois divisées également chez les deux sexes. Chez un mâle adulte de 60 cm la gastrostège qui précédait la préanale était divisée; ses gastrostèges étaient au nombre de 163; ses urostèges auraient dû être au nombre de 50 paires, mais les 3^{me}, 4^{me} et 5^{me} paires après le cloaque ne formaient que chacune une écaille transversale non divisée. L'iris est de coloration variable: brun roux, plus ou moins doré. Deux grandes taches brun sombre se réunissent vers la base de la tête; bouche bordée de blanc, ou le plus souvent de jaunâtre; une bande noire sur les côtés de la tête, de l'œil à la commissure labiale. Dessus du corps avec 2 ou 4 rangées de taches sombres, plus ou moins bordées de noir, les rangées inférieures très peu visibles; parfois, mais assez rarement, les taches de la face dorsale, chez les deux sexes forment des sortes de rayures transversales discontinues. Très souvent chez le mâle la coloration de fond est rousse en dessus, mais on en trouve qui sont d'un brun foncé, ou bien grisâtres. On trouve souvent des femelles brunâtres ou un peu roussâtres au-dessus; les femelles à fond grisâtre ne sont pas rares. La coloration de la face ventrale, sauf en dessous de la tête, de la gorge, et du cou, est assez souvent d'un roux plus ou moins noirâtre chez les mâles, alors qu'elle est ordinairement gris de plomb chez les femelles. ROLLINAT a observé, à plusieurs mois d'intervalle mais au même endroit, une Coronelle albinisante: c'était une bête adulte dont la coloration avait à peu près celle du vieil ivoire. Le mâle a, toutes proportions gardées, la tête très légèrement plus grosse que celle de la femelle. La longueur de la queue n'est pas toujours proportionnelle à celle du corps: un mâle avait une longueur de 47 cm (tête et corps et 16 cm

de queue, et un autre de 52 cm de longueur seulement 13 cm de queue. Le mâle peut atteindre 52 cm de corps et 16 à 18 cm de queue ; la femelle 57 cm de corps et 11 de queue, soit une taille généralement supérieure à celle des mâles. Cependant le plus grand exemplaire observé fut un mâle, capturé par ROLLINAT le 8 septembre 1903 près d'Argenton, dont la longueur totale était de 74 cm (56 cm de corps et 18 de queue) ; ses gastrostèges étaient au nombre de 163, ses urostèges de 56. Nous signalerons, à ce sujet, que la plus grande longueur observée dans le genre *Coronella* en France, est celle d'une *Coronella girundica* Daud., femelle de 86 cm (72,5 de corps, 13,5 de queue), capturée dans le Gers aux environs d'Auch au printemps 1959. (DUGUY, 1960).

REPARTITION ET BIOTOPE

La Coronelle lisse est, avec la Couleuvre à collier, le Serpent dont l'aire de répartition en France est la plus grande. On la trouve partout, quoique beaucoup plus rare dans le Midi, et abondante surtout dans le Nord, l'Est, et le Centre. Dans l'Ouest, en Loire-Atlantique et Vendée notamment, elle est assez rare. Dans les localités de ces deux départements où nous avons pratiqué de nombreuses chasses pendant une douzaine d'années, les captures de Coronelles ne dépassent pas 10 sujets pour un total de plus de mille Serpents, soit un pourcentage inférieur à 1 pour cent. Par contre, dans l'Indre située à 150 kilomètres de là, ROLLINAT la signale comme très abondante dans tout le département : ... « C'est l'un des Serpents que je me procure le plus facilement à Argenton, écrit-il, où on en a trouvé jusque dans le cimetière et assez souvent dans la gare. »

Il est difficile d'expliquer cette grande variation de densité, entre deux régions voisines. Le climat y est à peu près le même et ne peut être mis en cause : une étude écologique nous a d'ailleurs permis de vérifier que, chez *Vipera aspis*, le cycle d'activité était fixé par les mêmes dates dans l'Indre et en Vendée. Une différence dans les biotopes ne semble pas une explication plus valable. ROLLINAT dit de la Coronelle dans l'Indre : ... « Elle habite surtout dans les endroits rocailleux et couverts de broussailles, et elle est particulièrement commune dans les endroits accidentés. On la trouve le plus souvent sur les talus ou dans les tranchées des voies ferrées, et aussi en bordure des bois et des haies. La Coronelle ne se plaît pas dans les lieux humides, mais comme elle a besoin de boire et de se baigner, il n'est pas rare de la rencontrer dans les prés humides, près

des mares, des rivières, ou des ruisseaux. Elle a sa retraite dans les fissures des rochers, les amas de pierres, les terriers vides de Taupe, de Mulet, ou de Campagnol, et sous les vieilles souches d'arbres. »

Toutes les chasses dans des biotopes semblables que nous avons effectuées dans le sud de la Loire-Atlantique et du Maine-et-Loire, et en Vendée, nous ont données des pourcentages de captures de Coronelles extrêmement faibles, comme nous l'avons déjà mentionné. Il nous est donc impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de préciser le facteur qui détermine l'abondance ou la rareté de la Couleuvre lisse dans certaines localités.

REGIME ALIMENTAIRE

Dans l'estomac de nombreuses Coronelles, jeunes ou adultes, disséquées de mars à novembre, ROLLINAT trouvait le plus souvent des Lézards des murailles. C'est le régime préférentiel de la Couleuvre lisse, et ceci pour deux raisons. La première est que la petitesse de sa bouche et son peu d'extensibilité l'obligent à choisir des proies beaucoup moins volumineuses que celles que peut avaler une autre Couleuvre de même taille : une Grenouille pour une Couleuvre à collier, par exemple. La seconde est la cohabitation dans le même biotope du Lézard des murailles et de la Coronelle, ce qui en fait la proie la plus fréquemment rencontrée par elle.

... « Maintes et maintes fois, écrit ROLLINAT, j'ai vu mes Coronelles saisir et avaler des Lézards. Le Serpent s'en saisit près de la tête et s'enroule autour en formant une boule presque immobile pendant quelques instants. Le Lézard s'agite, mais la Couleuvre fait avancer alternativement les mandibules et les maxillaires d'un même côté, et la victime disparaît peu à peu, avalée vivante. Après le passage des membres postérieurs, la Coronelle relève la partie antérieure du corps : la queue du Lézard vibre encore un peu et finit par disparaître. L'opération ne dure que quelques minutes. »

Un Lézard des murailles finit toujours par succomber, mais la Couleuvre lisse ne peut venir à bout d'un Lézard des souches de deux ans, ou d'un Lézard vert du même âge. Par contre les jeunes Lézards verts sont des proies fréquemment trouvées dans les dissections de ROLLINAT qui signale aussi quelques proies occasionnelles :

... « J'ai retiré de l'estomac d'une Coronelle quatre jeunes Campagnols, déjà assez forts, mais pris au nid car leurs yeux n'étaient pas ouverts, ce qui prouve que, comme les Vipères, la Coronelle explore les galeries des

petits rongeurs. De temps à autre j'ai trouvé des Campagnols des champs, ou de jeunes Rats mulots presque adultes ; dans l'estomac d'une Coronelle de deux ans j'ai trouvé la queue d'un assez gros Orvet, dont elle s'était contentée, n'ayant pu venir à bout de la victime dont la queue s'était brisée dans la lutte. »

Le même fait a été observé par SAINT-GIRONS (1955) : en deux heures il vit une Coronelle mâle en terrarium attaquer successivement 3 Lézards verts adultes et, dès que la queue d'un Lézard se cassait au cours de la lutte, elle était aussitôt avalée par la Coronelle.

... « A certaines périodes, écrit-il, dont nous n'avons pu encore déterminer le rythme, l'animal recherche et poursuit avec beaucoup plus d'énergie ses victimes habituelles et n'hésite pas à attaquer des proies de grosse taille auxquelles il ne touche pas en temps normal. Au cours de ces rares périodes de recherche intense de la nourriture nous avons vu une Coronelle femelle avaler une Vipère un peu plus petite qu'elle (alors que les deux bêtes vivaient jusque là en bonne intelligence) et attaquer une autre Coronelle. »

Marie PHISALIX cite également le cas d'une Coronelle en cage qu'elle vit manger une Couleuvre vipérine un peu plus petite qu'elle. Parmi les proies occasionnelles, SAINT-GIRONS mentionne de jeunes Crocidures et des œufs de Lézard vert : il observa en effet une Coronelle qui, en fouissant le sol du terrarium à l'endroit de sortie d'un jeune Lézard vert, ingurgita la totalité de la ponte en 2 h. 40.

Dans les terrariums de plein air chez ROLLINAT les Coronelles étaient essentiellement nourries de Lézards des murailles, mais elles avalaient volontiers de jeunes Orvets. Par contre il ne pût jamais leur faire accepter de jeunes *Natrix natrix* ou *Natrix maura*, ni de larves ou de jeunes Batraciens, même en les privant complètement de Lézards.

CYCLE D'ACTIVITÉ ET MUES

A l'état sauvage la Coronelle paraît ordinairement en mars, ou seulement au début d'avril si la mauvaise saison se prolonge, et commence à circuler dans les endroits bien exposés ; mais au début de mars les captures sont plutôt rares. En terrarium ROLLINAT observe que, presque toujours, ce sont des mâles qui sortent les premiers. Dans les années à printemps tardif il arrivait que certains sujets sortent très tard : en 1926, par exemple, une femelle adulte fit son apparition seulement le 17 mai. Il est assez rare que les Coronelles mangent en

mars et c'est le plus souvent en avril qu'elles avalent leurs premières proies. Le 1^{er} mars 1927, lors de sa première sortie, une femelle adulte se contenta de boire et les Lézards des murailles mis dans le même terrarium ne commencèrent à être avalés que le 15 avril. C'est à partir de mai et jusqu'à la fin d'août que les Coronelles sont les plus actives : en juin notamment les mâles mangent beaucoup et deviennent très gras.

Plusieurs mues se produisent au cours de cette période d'activité estivale, et il en est de la Coronelle lisse comme de tous les autres Serpents : la fréquence des mues traduit le bon état physiologique du sujet. Quinze jours environ avant la mue, la Coronelle commence à avoir les yeux troubles, puis très opaques dix jours avant. L'infiltration leucocytaire qui se forme entre l'ancienne et la nouvelle cuticule fait apparaître blanchâtres les écailles de tout le corps, surtout les gastrostèges; puis la sérosité s'éclaircit et les yeux reprennent leur limpidité. C'est alors que les écailles qui entourent la bouche et l'anus se désinsèrent et que l'animal passe par son ouverture buccale en s'aidant des obstacles qui peuvent l'aider à retirer sa défroque : celle-ci se retourne alors en doigt de gant en dégageant une odeur caractéristique due à l'exsudation qui permet son glissement sur la peau sous-jacente. L'épiderme de l'animal qui vient de muer présente un aspect irisé particulier, qui peut persister une dizaine de jours, et permet à un herpétologiste entraîné d'affirmer une mue récente. L'appétit, qui était disparu dans la quinzaine précédant la mue, se réablit brusquement dès celle-ci faite et, en règle générale, les Coronelles mangent toujours dans les jours suivant la mue. D'après les observations de ROLLINAT il semble que la première mue ne se produise que dans la seconde quinzaine d'avril au plus tôt. Certains sujets peuvent ensuite muer régulièrement, une fois par mois environ : un mâle adulte, vivant en terrarium de plein air, mua successivement le 19 mai, le 27 juin, le 25 juillet, et le 27 août. Il s'agit évidemment d'animaux placés dans les meilleures conditions possibles de nourriture, mais dans la nature les biotopes fréquentés par les Coronelles peuvent leur fournir des proies aussi abondantes.

... « Dans la campagne pendant les mois de juin, juillet et août, écrit ROLLINAT, j'ai pris beaucoup de Coronelles qui étaient en train de changer d'épiderme. »

La dernière période de mue peut donc se situer approximativement à la fin d'août, car aucune observation de mue en septembre n'est rapportée en ce qui concerne les adultes; nous étudierons ultérieurement le cas

des jeunes. Certaines années où le froid commence à se faire sentir en septembre, avec parfois quelques gelées blanches le matin, l'appétit des Coronelles diminue très vite; mais si le mois de septembre se maintient beau, elles continuent à s'alimenter. Par contre les proies qui sont parfois avalées en octobre sont très souvent vomies à moitié digérées : lorsque la température s'abaisse la digestion s'effectue en effet très mal car les proies ingérées fermentent au lieu d'être digérées et les Serpents se soulagent l'estomac en les rendant.

LATENCE HIVERNALE

La diminution de l'activité de la Coronelle se fait sentir en octobre : elle cesse d'abord de se nourrir, comme nous venons de le voir, puis limite ses sorties à certaines journées ensoleillées, et enfin disparaît complètement à la fin de ce mois. A partir de novembre commence la latence hivernale qui va durer jusqu'au début de mars, et se passer dans une cavité d'hivernage choisie par l'animal. Au cours de ces mois d'hiver ROLLINAT recevait souvent des Coronelles apportées par des ouvriers carriers ou des cultivateurs, ce qui lui permit de préciser les lieux d'hivernage. Presque toujours ces Couleuvres avaient été trouvées en faisant sauter des roches, où elles se trouvaient cachées dans les fissures. Pendant l'hiver 1898-1899 notamment, beaucoup furent mises à jour lors des travaux pour l'établissement de la voie ferrée Argenton-La Châtre; ces travaux s'effectuèrent sur les flancs des coteaux où les Coronelles étaient très communes, et elles furent déterrées au fur et à mesure de la destruction de leurs abris d'hiver sous les rochers. D'autres Coronelles étaient apportées par des cultivateurs qui les découvraient en arrachant des haies : une petite cavité du sol, mise à jour le 28 janvier 1907, contenait 3 Coronelles bien vivantes. Dans les terrariums où les abris d'hivernage étaient constitués par une cavité de 0,80 m, contenant une couche de sable et une couche de mousse humide puis une couche de mousse sèche, ROLLINAT avait observé que les Coronelles préféraient la mousse sèche, alors que les Couleuvres à collier s'enfouissaient dans la couche humide. Pourtant il est à noter que les Serpents qui, dans la nature, passent l'hiver dans des abris trop secs présentent un amaigrissement marqué au printemps, alors que ceux qui hivernent dans des cavités dont le degré hygrométrique est assez élevé ne perdent pratiquement pas de poids. C'est pourquoi les abris d'hiver choisis, même lorsqu'ils sont situés dans des rochers, comportent toujours un sol en terre pour

maintenir une humidité suffisante. Il arrive de voir, au moment des premières sorties de printemps, des sujets dont l'épiderme est couvert, en partie ou complètement, de boue séchée : ces animaux ont passé l'hiver dans des abris dont le sol était humidifié par les infiltrations du terrain, au point de former un peu de boue qui se dépose sur le corps de la bête et qui sèche à sa première sortie. On peut quelquefois observer des Coronelles exposées au soleil devant leur refuge pendant les mois d'hiver, mais tout à fait exceptionnellement.

... « Le 29 décembre 1924, écrit ROLLINAT, par un beau soleil et une température douce une Coronelle se chauffa au soleil sur son refuge pendant près de deux heures. En janvier il m'est arrivé d'en voir cinq ou six fois, et un peu plus souvent en février. »

CROISSANCE ET MATURITÉ DES JEUNES

Les jeunes Coronelles possèdent à leur naissance une réserve de graisse suffisante pour passer l'hiver cependant, lorsqu'elles en ont la possibilité, elles commencent à s'alimenter très tôt. ROLLINAT observa une jeune Coronelle née le 12 août en train d'avalier le 25 août un Lézard des murailles aussi gros qu'elle; une autre, née le 30 août, mangea un très jeune Lézard vert le 11 septembre; plusieurs petites Coronelles, nées le 22 août et disséquées le 2 septembre, étaient en train de digérer des Orvets nouveaux-nés : l'estomac de l'une d'elles en contenait même deux.

Dans les premières semaines de leur existence les jeunes Coronelles font leur première mue qui se produit, d'après les observations de ROLLINAT, de 8 à 10 jours en moyenne après la naissance. Avant le début de la latence hivernale il peut y avoir encore une ou deux mues : c'est ainsi qu'une portée de jeunes eut une seconde mue le 13 octobre et une troisième le 3 novembre.

Pendant la période qui s'étend de la naissance à la fin de leur premier hiver il se produit un notable accroissement de la taille des jeunes; chez des Coronelles mesurées le 12 août à leur naissance, puis le 8 janvier suivant, ROLLINAT trouva une augmentation de 2 centimètres de longueur totale. Malheureusement il semble qu'il n'ait pas suivi la croissance des jeunes, nés en terrarium, de façon systématique, ou tout au moins il n'en donne pas les mensurations dans ses notes. D'après ses observations nous savons seulement que les jeunes mâles et femelles, nés en terrarium, atteignaient à deux ans une longueur de 35 centimètres, en moyenne. Pour les sujets de 3 ans ROLLINAT donne des longueurs de l'ordre de

40 centimètres, et pour ceux de 4 ans, 48 centimètres environ.

Nous avons établi, dans la figure I, la courbe supposée d'accroissement des jeunes d'après les longueurs citées par ROLLINAT au hasard de ses notes. L'aspect des jeunes est très voisin de celui des adultes : à 3 ans la livrée en est semblable, mais légèrement plus claire. Toutefois beaucoup de jeunes sujets des deux sexes ont, pendant 2 et parfois 3 ans, la face ventrale d'un beau rouge brunâtre acajou; cette coloration peut persister, surtout chez les mâles, tout en s'atténuant beaucoup quand l'animal devient adulte.

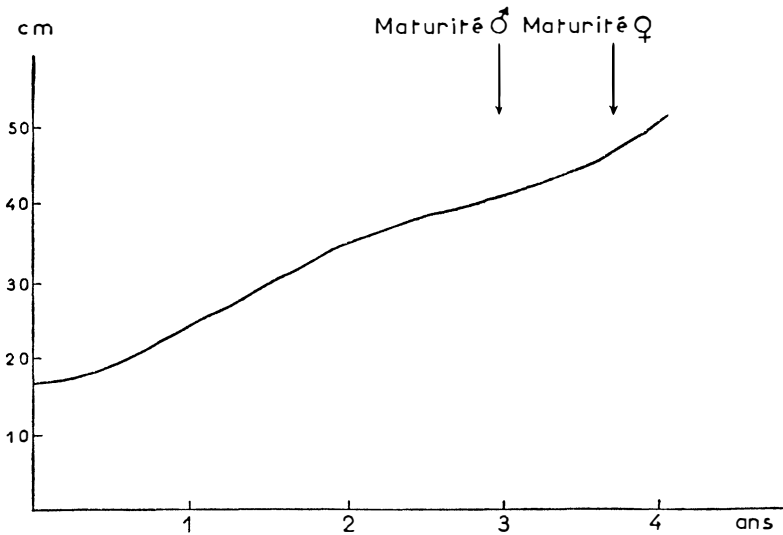


Figure 1. — Croissance et maturité des jeunes.

La maturité sexuelle peut survenir chez les mâles au cours de leur troisième année, comme l'indique l'observation suivante :

... « Le 28 février 1908 j'ai disséqué un mâle dans sa troisième année, mesurant 39 cm de longueur, capturé la veille dans une fissure de carrière. Les testicules, blanchâtres, étaient peu volumineux; le droit avait 20 mm de longueur et le gauche 15; ils étaient un peu en travail et on y rencontrait quelques spermatozoïdes; les spermiductes contenaient du sperme très riche en spermatozoïdes. »

Il s'agit ici d'un sujet ayant eu ses 2 ans au mois d'août précédent et âgé de 2 ans et demi exactement. C'est d'ailleurs le plus petit et le plus jeune mâle mature observé par ROLLINAT; les autres observations concernent

soit des mâles de 3 ans, soit des mâles de 2 ans et demi à 3 ans, mais de plus de 40 cm de longueur et nous ne citerons que les deux suivantes :

... « Le 28 mars 1897 un mâle dans sa troisième année, de 42 cm de longueur, montrait à la dissection des testicules assez volumineux et allongés, blanchâtres, encore en plein travail et fournissant de nombreux zoospermes. Ses spermiductes étaient extrêmement gonflés de sperme très riche en spermatozoïdes. »

... « Le 22 août 1908 un mâle de 3 ans, de 44 cm de longueur, était capturé près d'Argenton. Les testicules étaient assez gros, blancs, le droit mesurant 30 mm de longueur et le gauche 25; ils étaient en plein travail et donnaient un très grand nombre de spermatozoïdes. Les spermiductes étaient gonflés de sperme riche en spermatozoïdes. Ce mâle était plutôt maigre, mais il n'était pas malade car il avait dans l'estomac une grande femelle adulte de Lézard des murailles. »

Chez les femelles la maturité sexuelle est un peu plus tardive que chez les mâles : elle se produit en général au cours de la quatrième année.

Observation n° 1. — 14 octobre 1903. Femelle de 45 cm capturée le 6 octobre.

... « L'ovaire droit mesurait 26 mm de longueur et le gauche 25. Tous deux portaient de très petits œufs incolores de 1 ou 2 mm, et d'autres blanchâtres et ovales de 5 à 8 mm; cette femelle n'avait jamais fait ses petits car ses oviductes étaient étroits et à parois minces. Elle s'était accouplée récemment car j'ai trouvé dans la partie postérieure et dans la partie moyenne des oviductes de très nombreux spermatozoïdes. Je n'en ai pas rencontré dans la partie antérieure des organes où ils n'avaient pas eu le temps de remonter. »

Observation n° 2. — 9 octobre 1908. Femelle de 47 cm de longueur.

... « Cette bête ne s'était pas reproduite car ses ovaires ne portaient aucune poche. L'ovaire droit avait 22 mm de long et le gauche 18; ils portaient de très petits œufs incolores de 1 à 2 mm de diamètre et d'autres blancs jaunâtres et ovales de 5 à 7 mm. »

Observation n° 3. — 7 février 1907. Femelle de 46 cm de longueur trouvée dans un trou en terre.

... « L'ovaire droit avait 21 mm de longueur et le gauche 15. Outre les très petites ovules incolores et blanchâtres on observait à l'ovaire droit 5 œufs d'un blanc légèrement jaunâtre de 4 mm et 4 semblables à

l'ovaire gauche, qui auraient constitué la ponte pour l'année. »

Observation n° 4. — 18 février 1905. Femelle de 49 cm déterrée par un terrassier.

... « Ovaire droit de 33 mm de longueur, gauche de 30. Tous deux avec des petits œufs incolores de 1 à 3 mm. A l'ovaire droit on remarquait 5 œufs d'un blanc jaunâtre, de 6 mm de long et 2 mm de large, et 4 semblables à l'ovaire gauche. Les oviductes avaient des parois minces et contenaient, surtout dans leur moitié postérieure, de très nombreux spermatozoïdes qui témoignaient que l'accouplement avait dû se produire à l'automne précédent. »

Observation n° 5. — 16 juin 1904. Femelle de 49 cm.

... « Cette bête semblait être dans sa quatrième année et allait se reproduire pour la première fois. Les ovaires mesuraient tous deux la même longueur, soit 45 mm; tous deux portaient des petits œufs de 1 à 5 mm. L'ovaire droit portait 2 poches laissées par les œufs tombés dans les oviductes; il y en avait 3 à l'ovaire gauche. L'oviducte droit contenait 2 œufs jaunes de 21 mm de long et 10 de large, et dans lesquels la tache germinative était large et bien apparente; l'oviducte gauche contenait 3 œufs semblables. »

Les ovules de la première ponte commencent donc à se développer sur l'ovaire au début de la quatrième année; le premier accouplement de la femelle peut se produire vers cette même époque : il s'agit alors d'un accouplement automnal (observation n° 1 et 4). Mais, en règle générale, il se produit plutôt au printemps suivant et la Coronelle effectue sa première ponte à la fin de sa quatrième année.

ACCOUPEMENT

Il existe, chez la Coronelle à l'état sauvage, deux périodes annuelles d'accouplement : l'une de printemps, l'autre d'automne. ROLLINAT a observé que, dans ses terrariums de plein air, les animaux gardaient leur même cycle d'activité sexuelle et des mœurs nuptiales identiques.

Le début de la période d'accouplement, aussi bien au printemps qu'en automne, est marqué par des luttes de mâles. Il s'agit d'un combat véritable et non de ce que l'on observe chez *Vipera aspis* où les mâles s'opposent en

une lutte sans agressivité, que l'on a comparée à une danse. Les Coronelles mâles observées par ROLLINAT cherchent, au contraire, à blesser leur adversaire :

... « Les mâles se prenaient à pleine gueule à la tête, au cou, au corps, même à la queue, et se mordaient fortement, à tel point qu'il perlait du sang sur la tête de certains. Ils cherchaient à s'enrouler les uns autour des autres comme s'ils avaient voulu s'accoupler entre eux. Parfois en se battant ils se dressaient de tout l'avant de leurs corps. »

La même brutalité existe dans les préliminaires d'accouplement : le mâle attrape dans sa gueule le flanc ou la tête de la femelle et la maintient solidement; ROLLINAT a plusieurs fois observé des femelles qui avaient la tête enfoncée jusqu'aux yeux dans la gueule des mâles. Le mâle enlace ensuite le corps de la femelle et enroule sa queue autour de la sienne pour aboucher les cloaques et introduire l'un des pénis : l'accouplement dure généralement de 6 à 7 heures sans interruption. Le même couple peut s'accoupler à nouveau dans les jours suivants :

ROLLINAT a observé deux Coronelles encore accouplées 10 jours après leur premier accouplement. Nous avons noté, chez *Vipera aspis* dans la nature, une durée égale de persistance du couple : 7 accouplement observés à la même place pendant 10 jours.

La période d'accouplement de printemps de la Coronelle se situe dans la seconde quinzaine de mars et au début d'avril. Celle de l'accouplement d'automne est plus étendue : les dates citées par ROLLINAT s'échelonnent du 22 août au début d'octobre, mais la majorité des accouplements se produit vers la mi-septembre.

Nous avons trouvé une observation assez curieuse, rapportée par ROLLINAT, au sujet de l'accouplement de printemps. Deux Coronelles furent trouvées accouplées dans le refuge d'un terrarium le 17 mars 1930; ce refuge n'avait pas encore été ouvert et contenait plusieurs Coronelles des deux sexes, et des Tropicodonotes vipérins des deux sexes également. Ce fait tend à prouver que le mâle de la Coronelle peut faire une discrimination spécifique et sexuelle, et s'accoupler, dans l'obscurité totale. ROLLINAT pense qu'il en est de même dans la nature et que l'accouplement doit se produire également dans les abris naturels. Une objection est à faire cependant : dans le cas cité les animaux n'avaient pas la possibilité de sortir pour s'accoupler, mais rien ne prouve que dans la nature les animaux choisiraient l'obscurité de leurs abris plutôt que leurs lieux de sorties habituels.

CYCLE SEXUEL MALE

L'étude du cycle sexuel des mâles chez les Serpents d'Europe a déjà fait l'objet de recherches sur plusieurs espèces : *Vipera berus berus* (VOLSOE, 1944), *Natrix natrix helvetica* (PETTER-ROUSSEAU, 1953), *Vipera aspis* (SAINT-GIRONS, 1957). Il aurait été intéressant d'en faire une étude comparable chez *Coronella austriaca*. Malheureusement les observations de ROLLINAT ne permettent pas un travail très complet sur ce sujet : d'une part les mensurations des organes ne sont pas systématiquement données et d'autre part l'étude cytologique fait complètement défaut.

Nous avons seulement essayé de montrer les périodes d'activité du testicule, sans pouvoir préciser les différents stades de la spermatogénèse, d'après les dissections de Coronelles mâles aux différents mois de l'année dont nous citerons quelques observations.

Janvier :

... « En janvier, observe ROLLINAT, les testicules des mâles sont en travail chez presque tous les sujets adultes; chez d'autres on y rencontre un peu moins de spermatozoïdes en formation, mais chez tous les spermiductes sont extrêmement gonflés de sperme très riche en spermatozoïdes à corps cylindro-coniques, légèrement incurvés, et à flagellum long et délié. Leurs testicules sont ordinairement blancs ou d'un blanc-rose, le droit ayant en général de 24 à 36 mm de longueur et le gauche 19 à 26. »

Février :

1^{er} février 1907. Observation d'un mâle de 59 cm.

... « Le testicule droit avait 36 mm de longueur et le gauche seulement 26. Ils étaient d'un blanc-rose, en plein travail, et fournissaient de très nombreux spermatozoïdes aux spermiductes qui étaient gonflés de sperme. »

28 février 1908. Observation d'un mâle de 39 cm, dans sa troisième année, capturé dans une fissure d'une carrière.

... « Les testicules, blanchâtres, étaient peu volumineux; le droit avait 20 mm de longueur et le gauche 15; ils étaient un peu en travail et on y rencontrait quelques spermatozoïdes; les spermiductes contenaient du sperme très riche en spermatozoïdes. »

Mars :

18 mars 1897. Observation d'un mâle de 63 cm.

... « Ses testicules étaient assez gros et blancs, ils ne

fournissaient plus que quelques spermatozoïdes et semblaient presque arrivés à la période de repos; cependant ce mâle était très en état de s'accoupler car ses spermiductes, sinueux, étaient entièrement gonflés de sperme très riche en spermatozoïdes. »

28 mars 1897. Observation d'un mâle de 3 ans, mesurant 42 cm.

... « Testicules assez volumineux et allongés, blanchâtres, encore en plein travail et fournissant de nombreux spermatozoïdes. Ses spermiductes étaient extrêmement gonflés de sperme très riche en spermatozoïdes. »

Avril :

22 avril 1903. Observation d'un mâle de 65 cm.

... « Testicules très allongés, mais étroits et d'un blanc grisâtre; le droit mesure 47 mm de longueur et le gauche 39; ils sont au repos et ne fournissent plus aucun spermatozoïdes. Les spermiductes sont gonflés d'un bout à l'autre, mais surtout dans leur moitié postérieure, de sperme épais d'une richesse inouïe en spermatozoïdes. »

5 avril 1905. Observation d'un mâle de 54 cm.

... « Ses testicules étaient allongés, minces, blancs, et fournissaient encore quelques spermatozoïdes; le droit avait 34 mm de longueur et le gauche 29. Ses spermiductes étaient gonflés de sperme très riche en spermatozoïdes. »

Mai :

3 mai 1903. Observation d'un mâle de 63 cm.

... « Chez ce sujet les testicules étaient placés presque l'un en face de l'autre et le droit dépassait à peine le gauche de son sommet; il avait 47 mm de longueur et le gauche 37. Tous deux étaient étroits, d'un blanc grisâtre, et ne contenaient pas de spermatozoïdes; ils étaient entièrement au repos, mais les spermiductes étaient gonflés, surtout dans leur partie postérieure, de sperme extrêmement riche en spermatozoïdes. »

7 mai 1907. Observation d'un mâle de 56 cm.

... « Ses testicules sont allongés, étroits, blanchâtres; le droit, qui mesure 31 mm de long, est situé au-dessus du gauche qui a 26 mm. Ils sont presque entièrement au repos car ils ne contiennent que quelques rares spermatozoïdes. Dans leur partie postérieure principalement, les spermiductes sont gonflés de sperme d'une richesse inouïe en spermatozoïdes. »

Juin :

14 juin 1904. Observation d'un mâle de 60 cm.

... « Les testicules étaient d'un blanc très légèrement jaunâtre, gros, assez allongés et ne contenaient aucun spermatozoïdes. Le droit avait 40 mm de long et le gauche 32. Les spermiductes, peu gonflés dans leur partie antérieure, étaient distendus par le sperme dans leur partie postérieure. »

16 juin 1904. Observation d'un mâle de 56 cm.

... « Les testicules étaient assez allongés, mais pas très gros; le droit mesurait 39 mm de long et le gauche 31; ils avaient chacun 5 mm de largeur. Ils étaient au repos et on y rencontrait pas de spermatozoïdes. Les spermiductes étaient gonflés, dans leur partie postérieure, de sperme extrêmement riche en spermatozoïdes. »

Juillet :

5 juillet 1904. Observation d'un mâle de 59 cm.

... « Les testicules mesuraient : 45 mm de long pour le droit et 42 pour le gauche; tous deux avaient 5 mm d'épaisseur. Ils contenaient une très grande quantité de spermatozoïdes, formés ou en formation et étaient en pleine activité. Les spermiductes étaient encore peu gonflés de sperme vers leur partie antérieure; mais à partir de leur moitié postérieure ils en étaient pleins. »

17 juillet 1907. Observation d'un mâle de 56 cm.

... « Le testicule droit avait 55 mm de longueur et le gauche 50. Ils étaient allongés, assez épais, blanchâtres, en plein travail et sécrétaient de très nombreux spermatozoïdes. Les spermiductes étaient gonflés, surtout dans leur partie postérieure, de sperme extrêmement riche en spermatozoïdes. »

Août :

24 août 1903. Observation d'un mâle de 62 cm.

... « Les testicules étaient gros, blancs, le droit avait 30 mm de long et le gauche 43, contrairement à ce qu'on observe habituellement. Ils étaient en plein travail et fournissaient de très nombreux spermatozoïdes. Les spermiductes étaient extrêmement gonflés de sperme très riche en spermatozoïdes. »

22 août 1908. Observation d'un mâle de 3 ans, de 44 cm.

... « Les testicules étaient assez gros, blancs, mesurant 30 mm de longueur à droite et 25 à gauche; ils

étaient en plein travail et donnaient un très grand nombre de spermatozoïdes. Les spermiductes étaient gonflés de sperme riche en spermatozoïdes. »

Septembre :

24 septembre. Observation d'un mâle de 54 cm.

... « Ses testicules étaient assez gros, blancs, le droit ayant 35 mm de long et le gauche 32; ils étaient en plein travail et fournissaient une grande quantité de spermatozoïdes. Ses spermiductes étaient très gonflés de sperme extrêmement riche en spermatozoïdes. »

4 septembre 1909. Observation d'un mâle de 49 cm.

... « Le testicule droit avait 38 mm de long et le gauche 32; ils étaient gros, blancs, en plein travail car ils contenaient un très grand nombre de spermatozoïdes. Les spermiductes étaient gonflés, sur toute leur longueur, de sperme d'une grande richesse en spermatozoïdes. »

Octobre :

14 octobre 1903. Observation d'un mâle de 51 cm.

... « Le testicule droit avait 37 mm de long et le gauche 34; ils étaient blancs, allongés, et étaient en pleine activité car ils contenaient de très nombreux spermatozoïdes. Les spermiductes étaient gonflés de sperme extrêmement riche en spermatozoïdes. »

8 octobre 1925. Observation d'un mâle de 54 cm.

... « Comme chez le mâle précédent, les testicules étaient en plein travail et les spermiductes contenaient un très grand nombre de spermatozoïdes. »

Novembre :

30 novembre 1905. Observation d'un mâle de 57 cm.

... « Les testicules étaient allongés et blanchâtres; le droit avait 33 mm de longueur et le gauche 26. Les spermatozoïdes étaient abondants et les spermiductes étaient très gonflés de sperme extrêmement riche en spermatozoïdes. »

20 novembre 1906. Observation d'un mâle de 57 cm.

... « Les testicules étaient allongés et blanchâtres, le droit ayant 30 mm et le gauche 25; ces organes étaient en travail et fournissaient une grande quantité de spermatozoïdes. Les spermiductes étaient, sur toute leur longueur, remplis de sperme extrêmement riche en spermatozoïdes. »

Décembre :

... « On trouve en décembre, écrit ROLLINAT, des mâles adultes dont les testicules sont encore en travail et dont les spermiductes sont très gonflés de sperme d'une grande richesse en spermatozoïdes. »

Nous ne pouvons chercher à définir le cycle d'activité testiculaire de la Coronelle qu'en nous fondant sur le dernier stade de la spermatogénèse, la sécrétion des spermatozoïdes, seule mentionnée dans les observations de ROLLINAT. D'après ces données, le mâle de *Coronella loevis* aurait le cycle sexuel suivant :

- Activité réduite du testicule au cours de l'hiver.
- Légère reprise de l'activité en fin d'hiver (février).
- Début de la période de repos qui commence en mars chez certains sujets; en avril diminution rapide de l'activité du testicule qui est en repos complet en mai et juin.
- En juillet reprise brusque de la sécrétion des spermatozoïdes, qui se maintient très abondante jusqu'en octobre.
- Retour à l'activité réduite d'hiver à partir de novembre.

Comme nous l'avons vu précédemment, il existe deux périodes d'accouplement dans l'année : la première, vernal, se situe juste avant le repos testiculaire; la seconde, automnale, se produit au cours de la période de sécrétion importante de fin d'été après la période de repos. Toutefois l'examen des spermiductes montre qu'il existe toujours une réserve de spermatozoïdes; ce qui permet de conclure que chez *Coronella austriaca* le mâle est en état de s'accoupler à n'importe quelle époque de l'année.

CYCLE SEXUEL FEMELLE

En ce qui concerne les dissections des Coronelles femelles, les observations de ROLLINAT sont assez précises pour qu'il soit possible d'entreprendre l'étude du cycle sexuel, malgré l'absence de recherches histologiques. Les éléments de ce travail nous seront donc fournis par les variations morphologiques de l'ovaire, et par l'étude du contenu des oviductes aux différentes périodes de l'année.

VARIATIONS ANNUELLES DE L'OVAIRE

Chez la Coronelle, comme nous l'avons déjà vu, l'ovaire n'amène de follicules à maturité que lors de la

quatrième année. Les femelles qui hivernent pour la quatrième fois présentent donc, à cette époque, des ovaires d'aspect semblable à ceux des sujets adultes.

... « En janvier, écrit ROLLINAT, les ovaires des femelles portent de petits œufs blanchâtres ou incolores de 1 à 2 mm de diamètre, et d'autres, un peu plus allongés, d'un blanc opaque ou très légèrement jaunâtre, qui auraient continué à se développer et auraient formé la ponte de l'année. »

Ces derniers ovules commencent à grossir après la latence hivernale, au mois de février :

18 février 1905. Observation d'une femelle de 49 cm.

... « L'ovaire droit mesurait 33 mm de longueur et le gauche 30. Aux deux ovaires on voyait des petits œufs incolores ou blanchâtres de 1 à 3 mm de diamètre. A l'ovaire droit on remarquait 5 œufs d'un blanc jaunâtre, de 6 mm de longueur et 2 de largeur, et 4 semblables à l'ovaire gauche. »

En mars et avril le développement des ovules se poursuit régulièrement, et nous avons noté sur la figure 2 la courbe de leur accroissement en longueur et en largeur (stade III). A partir d'avril il commence à se produire une différenciation dans les autres petits follicules ovariens, qui figurent deux stades différents de leur évolution et que nous désignerons arbitrairement sous le terme de stade I, II et III. Le stade primaire ou I est représenté par les petits follicules ronds et incolores de 1 à 2 mm de diamètre; le stade secondaire ou II comprend les follicules légèrement ovales et blanchâtres de 4 mm environ; le stade III est celui des follicules qui arrivent à maturation.

Les femelles disséquées en mai montrent de gros ovules mesurant en moyenne 17 mm de longueur et 7 mm de largeur.

29 mai 1908. Observation d'une femelle de 51 cm.

... « L'ovaire droit avait 63 mm de longueur et le gauche 52. Aux deux organes il y avait quelques petits œufs incolores et blanchâtres de 1 à 3 mm de diamètre. A l'ovaire droit on voyait 4 gros œufs jaunes de 19 mm de longueur et 7 de largeur; à l'ovaire gauche il y en avait 3 semblables. »

L'ovulation se produit en juin : les dates relevées par ROLLINAT permettent de la situer vers le 15 juin, en règle générale. Les œufs arrivés à maturation mesurent à cette époque 23 mm de longueur et 11 mm de largeur, en moyenne. A partir de la fin juin les ovaires de toutes les femelles matures montrent les marques de

leur ovulation récente. ROLLINAT n'emploie jamais le terme de « corps jaune », à leur sujet, mais les désigne sous le nom de « poches ».

23 juin 1897. Observation d'une femelle de 59 cm.

... « L'ovaire droit portait deux poches très rétrécies, ovales, de 5 ou 6 mm de diamètre, percées en leur centre d'un trou par où s'échappait un peu de matière blanchâtre et épaisse provenant de l'épuration de l'œuf qui était sorti de chacune de ces poches au moment de l'ovulation. Aux deux ovaires on voyait de très petits œufs rond et incolores de 1 ou 2 mm de diamètre. A l'un des ovaires on remarquait deux très petits œufs qui n'avaient pas évolué et étaient en voie de désagrégation. »

L'absence d'étude histologique de l'ovaire ne permet pas de préciser la formation des corps jaunes chez la Coronelle. ROLLINAT observe simplement une résorption progressive des « poches » aux ovaires à partir de juillet. Pendant ce mois l'ovaire garde le même aspect qu'à la fin de juin. La différenciation des follicules ovariens, apparue en avril, s'augmente en août : les plus gros follicules commencent à se développer pour constituer la ponte de l'année suivante. Le fait semble particulièrement net chez les femelles arrivant à maturité et qui préparent leur première ponte (observation n° 2).

Observation n° 1 - 22 août 1897. Femelle de 59 cm.

... « Les ovaires portaient de très petits œufs ronds et incolores de 1 mm de diamètre environ, et d'autres, blanchâtres, de forme ovale, mesurant de 2 à 5 mm de longueur. On ne voyait plus que quelques traces brunâtres des poches, en grande partie désagrégées, qui avaient fourni aux oviductes la ponte pour l'année. »

Observation n° 2 - 22 août 1897. Femelle de 50 cm.

... « Ses ovaires étaient peu allongés, le droit ayant seulement 31 mm et le gauche 21. Ils portaient de très petits œufs incolores d'environ 1 mm de diamètre, et d'autres au nombre de 5 à chaque organe, d'un blanc légèrement jaunâtre, de forme ovale et mesurant de 3 à 4 mm. de longueur. »

Pendant le mois de septembre les gros follicules des ovaires continuent à grossir très lentement pour atteindre en octobre de 5 à 8 mm de longueur, puis leur développement est interrompu à ce stade par le début de l'hivernage.

Les ovaires des femelles disséquées en hiver, en novembre, décembre, janvier, montrent des follicules identiques à ceux des sujets examinés en octobre.

6 novembre 1903. Observation d'une femelle de 50 cm.

... « L'ovaire droit mesurait 40 mm de longueur et le gauche 30. Ils portaient des œufs incolores de 1 à 2 mm de diamètre, et d'autres, d'un blanc très légèrement jaunâtre mesurant 4 à 5 mm. Les poches des œufs fournis pour l'année étaient très petites et contenaient encore une matière épaisse, d'un blanc jaunâtre, en voie de résorption. »

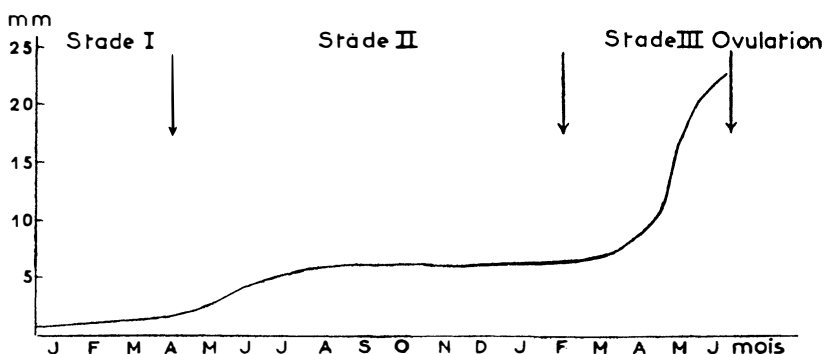


Figure 2. — Croissance et maturation des ovules.

L'activité de l'ovaire traduit donc chez la Coronelle un cycle de reproduction annuel, et l'on peut essayer de schématiser ainsi l'évolution des follicules ovariens (fig. 2) :

Les petits follicules indifférenciés, que nous avons désignés sous le terme de stade primaire (I), commencent à passer au stade secondaire (II) en avril et continuent à se développer très lentement pendant l'été et jusqu'à l'entrée en hivernage ; la latence hivernale les prolonge dans ce stade jusqu'en février où ils passent au stade de maturation (III), pendant lequel ils grossiront rapidement jusqu'à l'ovulation en juin. A cette époque, on observe parfois l'atrésie de certains follicules comme nous l'avons rapporté précédemment (observation du 23 juin 1897).

Du printemps jusqu'à l'ovulation on peut donc trouver sur l'ovaire des follicules aux trois stades. A partir du mois de juin il subsiste seulement des follicules au stade I et II, et les traces de l'ovulation, décrites par ROLLINAT sous le nom de « poches » (corps jaunes), qui resteront visibles jusqu'à la période d'hivernage.

VARIATIONS ANNUELLES DE L'OVIDUCTE

L'examen des oviductes a été régulièrement noté par ROLLINAT à chaque mois de l'année mais, comme pour le

testicule et pour l'ovaire, l'étude histologique du tractus génital n'a pas été effectuée. Toutefois, en ce qui concerne les oviductes, l'observation macroscopique de leur contenu est complétée par l'observation microscopique : la présence ou l'absence de spermatozoïdes, précisée pour chaque femelle disséquée, fournit un élément de très grande valeur dans la détermination du cycle reproductif de la Coronelle.

1) *Conservation des spermatozoïdes et fécondation.* — Pendant les mois de latence hivernale, en novembre, décembre, janvier et février, ROLLINAT observait de nombreuses femelles dont les oviductes contenaient de très nombreux spermatozoïdes bien vivants.

18 février 1905. Observation d'une femelle de 49 cm déterrée par des terrassiers.

... « Les Oviductes étaient à parois plutôt minces et contenaient, surtout dans leur moitié postérieure, de très nombreux spermatozoïdes bien vivants qui témoignaient que l'accouplement avait dû se produire à l'automne précédent, un peu avant l'hivernage. »

Il s'agit ici d'une femelle dans sa quatrième année, venant de s'accoupler pour la première fois, et qui effectuera sa ponte en fin de quatrième année, comme nous l'avons déjà vu.

L'étude du comportement sexuel de la Coronelle nous avait déjà montré l'existence d'une seconde période d'accouplement en automne, et les observations faites sur les femelles en hivernage ne font que confirmer ce fait. Cependant ces accouplements d'automne laissent subsister un important problème : celui de leur fécondité.

Chez *Natrix natrix* les observations de ROLLINAT, reprises par PETTER-ROUSSEAU (1953) dans l'étude du cycle annuel de cette espèce, ne permettent pas de conclure à la fécondité certaine de l'accouplement d'automne de la Couleuvre à collier. Pour *Vipera aspis*, SAINT-GIRONS (1957) considère comme très probable la fécondité des accouplements d'automne, sans toutefois en fournir la preuve. La Coronelle lisse est le seul Serpent de France où le problème ait été tranché, grâce à l'observation suivante de ROLLINAT :

Le 30 septembre 1928 ROLLINAT trouve deux Coronelles accouplées dans l'un de ses terrariums de plein air. La femelle y faisait régulièrement une portée de jeunes tous les ans, et sa dernière ponte datait du 10 août 1928, où elle avait fait 9 petits et un œuf non fécondé. Cette femelle fut isolée aussitôt son accouple-

ment et fut mise à hiverner dans un autre terrarium contenant seulement une femelle de *Natrix natrix* ; elle fut gardé ainsi isolée de tout mâle jusqu'à l'été suivant. Le 9 août 1929 elle fit 8 petits parfaitement normaux et vigoureux.

... « J'avais la preuve absolue, écrit ROLLINAT, que l'accouplement de fin d'été ou de début d'automne était fécond, ce dont je n'avais jamais douté. »

Les spermatozoïdes provenant des accouplements d'automne sont donc stockés pendant l'hiver et le printemps dans les oviductes, et fécondent les ovules qui arrivent à maturation au mois de juin suivant. Pendant la période des accouplements de printemps, en avril, il est possible de différencier, à l'examen des oviductes, les femelles qui se sont accouplées à l'automne précédent d'avec celles qui viennent de s'accoupler au printemps.

... « Dans ce mois, observe ROLLINAT, on trouve des femelles ayant de nombreux spermatozoïdes dans la partie postérieure des oviductes, prouvant qu'un accouplement s'est produit au printemps, et d'autres chez lesquelles les spermatozoïdes sont remontés très haut dans les organes, témoignant alors d'un accouplement de fin d'été ou d'automne. »

Après la période d'accouplement de printemps, toutes les femelles matures ont donc leurs oviductes garnis de spermatozoïdes. Chez de nombreuses femelles ROLLINAT a observé la formation d'un bouchon muqueux dans le cloaque, ce qui n'est cependant pas de règle générale.

18 avril 1907. Observation d'une femelle de 64 cm.

... « Les oviductes contenaient une grande quantité de spermatozoïdes, surtout dans la partie avoisinant le cloaque. Il était évident qu'un accouplement printanier avait eu lieu chez cette femelle. Dans le cloaque il y avait des bouchons assez durs, formés d'un mucus épais se divisant par couches plus ou moins durcies, mucus dans lequel on trouvait des cellules épithéliales et de nombreux spermatozoïdes morts, alors que ceux qu'il y avait dans les oviductes étaient bien vivants et remuants. Ces deux bouchons qui fermaient l'entrée des oviductes ne semblaient pas reliés entre eux. »

23 juin 1897. Observation d'une femelle de 59 cm.

... « Près de l'entrée des oviductes il y avait un bouchon énorme, aplati, bifurqué, jaunâtre, et assez dur, portant en creux les saillies de l'entrée des oviductes et d'une partie du cloaque. Les bouchons qui fermaient l'entrée des oviductes après la période d'accouplement,

s'étaient donc rejoints pour n'en former qu'un, comme cela arrive souvent chez les femelles des Lézards. »

A partir de la mi-juin, date à laquelle les œufs tombent dans les oviductes, les spermatozoïdes disparaissent peu à peu : ROLLINAT, en examinant pendant la gestation la partie située entre les œufs et le cloaque, n'y trouvait que quelques rares spermatozoïdes plus ou moins abimés, ou bien pas du tout.

... « En août, écrit ROLLINAT, beaucoup de femelles pondent et certaines s'accouplent peu de temps après avoir vidé leurs oviductes. »

22 août 1897. Observation d'une femelle de 59 cm.

... « La ponte avait eu lieu depuis peu car on constatait fort bien que les oviductes étaient congestionnés et plus larges aux endroits où s'était développé le fœtus contenu dans chaque œuf. Cette femelle s'était accouplée très peu de temps après avoir pondu, car les spermatozoïdes étaient extrêmement nombreux dans la partie postérieure des oviductes avoisinant le cloaque. »

Pendant les mois de septembre et d'octobre, nombreuses sont les femelles qui ont les oviductes remplis de spermatozoïdes de l'accouplement automnal. Après cette seconde période d'accouplement il semble qu'il n'y ait pas de formation de bouchons muqueux, comme on l'observe au printemps mais ROLLINAT ne donne aucune explication de ce fait.

2) *Fécondité.* — L'arrivée des œufs dans les oviductes a lieu vers la mi-juin comme nous l'avons vu précédemment ; chez de rares femelles l'ovulation n'a pas lieu.

... « On trouve parfois, observe ROLLINAT, des femelles qui ont leur réserve de sperme dans les oviductes et chez lesquelles l'ovulation ne s'est pas produite ; j'ai constaté également cela chez d'autres Serpents. »

Plus fréquemment on observe des anomalies dans le passage des œufs des ovaires aux oviductes : l'un des œufs, en quittant l'ovaire, peut aller dans l'oviducte du côté opposé au lieu de tomber dans l'oviducte du même côté.

23 juin 1897. Observation d'une femelle de 59 cm.

... « Il y avait 3 œufs dans l'oviducte droit et autant dans l'oviducte gauche. L'ovaire droit portait deux poches rétrécies, ovales, de 5 à 6 mm de diamètre. A l'ovaire gauche il y avait 4 poches semblables, un des gros œufs de l'oviducte droit avait donc été fourni par l'ovaire gauche. »

Exceptionnellement il peut arriver que les œufs tombent en dehors des oviductes, dans la cavité générale.

22 juillet 1897. Observation d'une femelle de 63 cm.

... « Sept œufs se trouvaient dans l'oviducte gauche, et l'ovaire de ce côté portait les marques laissées par ces sept œufs. Il n'y avait pas un seul œuf dans l'oviducte droit, mais à l'ovaire de ce côté on voyait 5 poches d'où s'étaient échappés les gros œufs au moment de l'ovulation. Les 5 œufs fournis par l'ovaire droit n'étaient pas tombés dans le pavillon de l'oviducte droit et étaient allés dans l'intérieur du corps de l'animal où la très rudimentaire enveloppe de chacun d'eux avait dû se rompre dans les jours suivants, car j'ai trouvé une grande quantité de matière épaisse et d'un blanc légèrement jaunâtre disséminée un peu partout dans la moitié postérieure du corps. »

Chez presque toutes les femelles gravides on observe un nombre d'œufs plus élevé dans l'oviducte droit que dans l'oviducte gauche. Sur 15 femelles gestantes, ROLLINAT avait totalisé 70 œufs dans les oviductes droits et 49 œufs dans les oviductes gauches.

La ponte annuelle varie chez la Coronelle de 4 à 13 œufs. Pour un lot de 50 femelles ROLLINAT cite les chiffres suivants :

Ponte de	4	jeunes	=	3	femelles
	5	»	=	3	»
	6	»	=	5	»
	7	»	=	7	»
	8	»	=	9	»
	9	»	=	8	»
	10	»	=	4	»
	11	»	=	7	»
	12	»	=	3	»
	13	»	=	1	»

... « Le plus souvent, ajoute-t-il, les femelles adultes jeunes donnent un nombre de petits moins élevé que les femelles très adultes. »

Il semble que, chez la Coronelle, la fécondité augmente avec l'âge comme PETTER-ROUSSEAU (1953) l'avait signalé chez *Natrix natrix*. Cependant la ponte varie peu pendant plusieurs années consécutives, si l'on s'en rapporte à l'observation suivante de ROLLINAT :

19 septembre 1925. Observation d'une femelle adulte qui pond en terrarium 7 petits et 2 œufs non fécondés.

11 septembre 1926. Observation de la même femelle qui pond 7 petits.

30 septembre 1927. Observation de la même femelle qui pond 6 petits le 30 août et 1 petit le 1^{er} septembre.

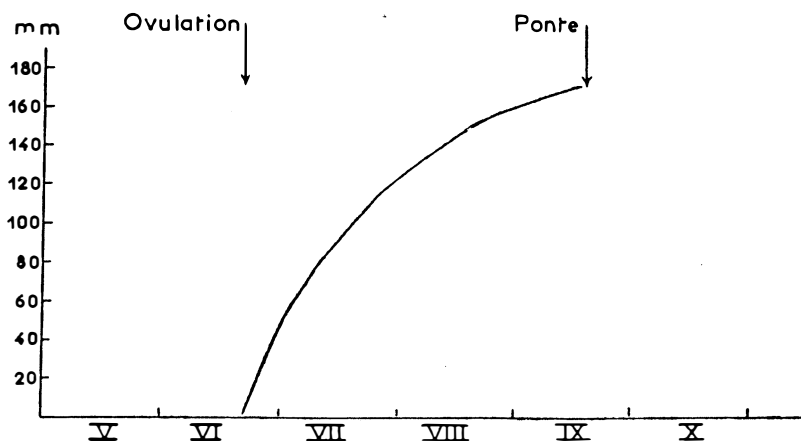


Figure 3. — Développement des œufs dans les oviductes.

3) *Gestation et ponte.* — Au moment de leur arrivée dans les oviductes les œufs mesurent, en moyenne, 23 mm de longueur et 11 mm de largeur.

15 juin 1905. Observation d'une femelle de 68 cm.

... « Dans les oviductes il y avait 12 œufs jaunâtres mesurant 25 mm de longueur sur 14 de largeur ; l'oviducte droit en contenait 7 et le gauche 5. A chaque œuf on remarquait la tache germinative plus pâle où l'embryon commençait à peine à se développer et était encore informe. »

Pendant la gestation le développement des œufs s'effectue de façon à peu près régulière jusqu'à la ponte (fig. 3), mais l'accroissement en longueur est beaucoup plus rapide que celui en largeur. En effet, dès le mois de juillet, les embryons d'abord enroulés en spirale commencent à s'orienter selon le grand axe de l'œuf, ce qui explique le développement plus rapide de celui-ci dans le sens de la longueur.

22 juillet 1897. Observation d'une femelle de 63 cm.

... « Les embryons, déjà très développés, montraient la structure de leur épiderme écailleux ; on reconnaissait le sexe, car les deux pénis des mâles, légèrement bifides à leur extrémité, se développaient au dehors. Les mâles

mesuraient 70 à 93 mm de tête et corps, et 20 à 25 mm de queue ; les femelles avaient 80 à 81 mm de tête et corps, et 13 à 14 mm de queue. »

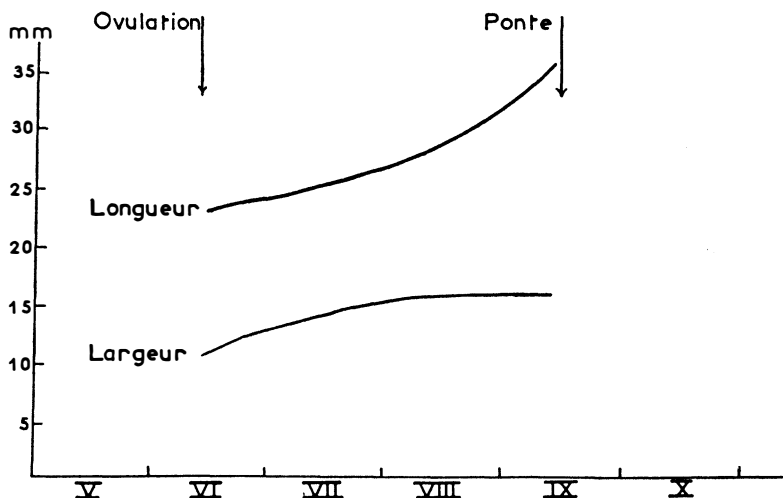


Figure 4. — Développement des embryons dans les œufs.

La durée de la gestation varie de 2 mois et demi à 3 mois ; nous avons reporté dans la figure 4 les mensurations d'embryons notées par ROLLINAT pendant cette période. Il est à noter que le développement plus ou moins rapide des embryons est, comme chez *Vipera aspis*, directement fonction de la température pendant l'été.

La période de ponte de la Coronelle commence dès la fin d'août ; la date la plus précoce citée par ROLLINAT se situe avant le 22 août mais, dans la grande majorité des cas, les pontes s'échelonnent dans la première quinzaine de septembre.

... « Quand la femelle pond, écrit ROLLINAT, elle est à plat sur ses parties inférieures de la tête au cloaque, mais elle prend un point d'appui sur la partie postérieure de sa queue qui forme un demi cercle par en haut, ce qui relève légèrement le cloaque au moment de la sortie de l'œuf. La femelle fait des efforts pour faire acheminer ses œufs que l'on voit descendre très lentement vers son cloaque. »

L'expulsion de l'œuf s'effectue en une minute et demie environ : le petit est alors bien visible à travers la paroi transparente de son enveloppe. Il arrive que la petite Coronelle déchire ses membranes aussitôt l'expul-

sion de l'œuf, mais parfois elle reste immobile pendant une vingtaine de minutes avant de s'agiter pour sortir ; au bout d'une demi-heure elle a généralement réussi à se débarrasser des débris de membranes encore adhérents à l'ombilic.

A leur naissance les jeunes mesurent en moyenne 138 mm pour le corps et 30 mm pour la queue, soit 168 mm de longueur totale, d'après les chiffres relevés par ROLLINAT sur 6 portées de Coronelles. Les mâles ont, dès leur naissance, la queue plus longue que celle des femelles. La dent caduque existe, mais très réduite puisqu'elle dépasse à peine le museau ; sa valeur fonctionnelle est d'ailleurs nulle car les jeunes déchirent leurs membranes par simple poussée, et elle tombe peu de jours après la naissance.

La durée de la ponte est de plusieurs heures, mais le rythme d'expulsion des œufs est assez variable : de 30 à 45 minutes en général. Toutefois, le dernier œuf est très souvent pondu plusieurs heures avant l'avant-dernier, quelquefois même 1 ou 2 jours plus tard. Il semble que, comme nous l'avons observé chez *Vipera aspis*, la Coronelle ne choisisse pas spécialement son lieu de ponte : celle-ci s'effectue au hasard de son activité.

Après la période de ponte les femelles post-parturientes se différencient facilement des jeunes femelles qui ne se sont pas encore reproduites ; on les remarque d'abord aux replis cutanés de leurs flancs, mais surtout à l'aspect caractéristique de leurs oviductes. En effet, au cours de la gestation le contact de l'œuf détermine une réaction des parois de l'oviducte à son niveau, caractérisée par un développement très marqué du réseau vasculaire et un renflement de l'oviducte. A la dissection, ces parties élargies et congestionnées, qui forment des chambres incubatrices identiques à celles de *Vipera aspis*, se distinguent très facilement et il suffit de les compter pour connaître le nombre et la répartition des œufs de la dernière ponte. Les jeunes femelles, au contraire, ont des oviductes étroits et à parois minces, mais l'on y observe parfois des spermatozoïdes lorsqu'il s'agit d'une Coronelle de 4 ans, venant de s'accoupler pour la première fois, comme nous l'avons vu précédemment.

La présence d'œufs non fécondés, avec d'autres œufs normaux, a été observée plusieurs fois par ROLLINAT ; il cite même le cas de certaines femelles n'ayant que des œufs non fécondés.

10 septembre 1903. Observation d'une femelle de 61 cm.

... « Dans les oviductes il y avait 5 œufs à droite et 4 à gauche ; ils n'avaient pas été fécondés et étaient devenus d'un jaune foncé. La femelle ne s'étant accouplée ni à la fin de l'été précédent, ni à l'automne, ni au printemps, les spermatozoïdes n'avaient pu la féconder. Cette femelle n'avait peut-être pas trouvé de mâle pour s'accoupler. »

Par contre la rétention d'œufs non fécondés dans les oviductes semble rare, et ROLLINAT n'en cite qu'un cas.

6 novembre 1903. Observation d'une femelle de 50 cm.

... « Un des œufs était resté dans l'oviducte gauche et s'était en partie résorbé. Il avait 20 mm de longueur et était mou et étroit. »

L'examen du contenu des oviductes au cours de l'année confirme donc certains points du cycle sexuel mis en évidence par l'étude de l'ovaire et du comportement sexuel des femelles :

Première période d'accouplement en avril, ovulation en juin (15 juin), parturition vers la mi-septembre.

Mais il fait ressortir un fait important :

Pendant l'hivernage la présence de spermatozoïdes vivants dans les oviductes démontre l'existence d'un accouplement automnal très fréquent chez la Coronelle. ROLLINAT, en isolant une femelle aussitôt cet accouplement et jusqu'à la ponte de l'année suivante, a pu fournir la preuve absolue de la fécondité de l'accouplement d'automne chez *Coronella austriaca*.

CONCLUSIONS

L'étude du cycle annuel d'activité chez *Coronella austriaca* (Laur.), dans le centre de la France, met en évidence les points suivants :

1. — Il existe de grandes variations dans la répartition de la Coronelle lisse : dans des biotopes identiques, avec des climats semblables, la densité des populations est extrêmement variable. Aucune explication ne peut en être fournie dans l'état actuel de nos connaissances.

2. — Son régime alimentaire est caractérisé par la prédominance des Lézards. Il est donc nettement différent de celui des Natricinés, à prédominance d'Amphibiens et de Poissons, et de celui des Vipéridés, à prédominance de petits Mammifères.

3. — Sa période d'activité s'étend de mars à novembre : elle est comparable à celle de la Couleuvre à collier,

mais légèrement plus courte que celle de la Vipère aspic dont les sorties de printemps sont plus précoces.

4. — La maturité sexuelle peut survenir chez les mâles à partir de 2 ans et demi, mais se produit généralement vers 3 ans ; ils mesurent alors de 40 à 45 cm de longueur. La Coronelle mâle arrive à maturité au même âge que la Couleuvre à collier (ROLLINAT, *notes inédites*), mais elle est nettement plus précoce que la Vipère aspic chez laquelle la maturité ne se produit qu'à 4 ans ou 4 ans et demi (SAINT-GIRONS, 1957).

5. — Les femelles arrivent à maturité au cours de leur cinquième année. Leur premier accouplement a souvent lieu à 4 ans (accouplement automnal) mais leur première ovulation ne se produit qu'à 4 an et demi, et leur ponte à 5 ans. Chez *Vipera aspis* la maturité des femelles est beaucoup plus tardive : le premier accouplement peut se produire à 4 ans et demi ou 5 ans et demi, mais la première ponte n'a lieu, le plus souvent, qu'à 6 ou 7 ans (SAINT-GIRONS, 1957). Par contre, chez *Natrix natrix*, les femelles arrivent à maturité sensiblement au même âge que les Coronelles lisses.

6. — La Coronelle, comme la Vipère aspic et la Couleuvre à collier, a deux périodes annuelles d'accouplement : l'une de printemps (mi-mars, mi-avril), l'autre d'automne (fin août, début octobre). La fécondité de l'accouplement d'automne, longtemps discutée, n'a été mise en évidence que chez la Coronelle lisse : ROLLINAT isola une femelle aussitôt son accouplement d'automne et obtint une ponte normale l'année suivante.

7. — Le testicule présente son maximum d'activité de juillet à octobre, puis subit une latence hivernale de novembre à janvier ; l'activité reprend en février et diminue très vite en avril, pour atteindre une période de repos en mai et juin. Il est difficile, en l'absence d'étude cytologique du testicule, d'essayer de définir le cycle spermatogénétique de la Coronelle puisque nous ne pouvons nous fonder que sur la plus ou moins grande abondance, ou l'absence, de spermatozoïdes dans le testicule. Le cycle de la Coronelle semble nettement différent de celui de *Vipera aspis* où la spermatogénèse tend à être continue, avec activité plus marquée en mai et en août-septembre, et un repos relatif en juin (SAINT-GIRONS, 1957). Il est également différent de celui de *Vipera berus*, qui présente une spermiogénèse de printemps (VOLSOE, 1944). Ce type d'activité sexuelle se rencontre surtout chez les Lézards : *Lacerta muralis*, (REISS, 1923 ; HURLANT, 1933) ; *Lacerta agilis*, (REISS, 1923 ; FRANKEN-

BERGER, 1929) ; *Anguis fragilis*, (DALCQ, 1921 ; HERLANT, 1933).

La Coronelle serait à placer dans le groupe des Reptiles à spermiogénèse estivale, qui contient un certain nombre de Colubridés Américains : *Thamnophis elegans terrestris*, (FOX, 1952) ; *Thamnophis sirtalis*, (FOX, 1954) ; *Thamnophis radix*, (CIESLAK, 1945).

Quatre Couleuvres Françaises ont été placées dans ce groupe :

Natrix natrix, (PETTER-ROUSSEAU, 1953) ; *Natrix maura*, *Coluber viridiflavus* et *Coronella girundica*, (BOURLIÈRE et PETTER-ROUSSEAU, 1957). Ce cycle a été défini sous le terme de « spermiogénèse postnuptiale », mais celui de la Coronelle lisse en est différent : en effet, la présence d'une seconde période de spermiogénèse, moins marquée, en fin d'hiver, ferait penser à une « spermiogénèse pré-nuptiale », puisque le maximum d'activité du testicule se situe en été, avant l'accouplement d'automne, et la seconde période en février, avant l'accouplement de printemps.

Quoi qu'il en soit, un fait reste certain d'après les observations de ROLLINAT : c'est que les mâles sont en état de s'accoupler à n'importe quelle période de l'année, leurs spermiductes contenant toujours une réserve suffisante de spermatozoïdes.

8. — Tous les ans les ovaires des femelles adultes amènent à maturité un lot de 4 à 13 follicules de 23 mm, l'ovaire droit en fournissant généralement plus que le gauche. L'ovulation a lieu vers le 15 juin, date très proche de celle observée pour l'ovulation de *Vipera aspis* (SAINT-GIRONS, 1957). Très rarement les follicules sont frappés d'étrésie ou ne sont pas fécondés. La gestation dure environ 3 mois, sa durée étant en fonction directe de l'insolation pendant cette période.

9. — La fécondité de la Coronelle est assez variable : la ponte varie de 4 à 13 mais contient le plus souvent de 7 à 9 œufs. Ces chiffres sont pratiquement les mêmes qui ont été observés chez *Vipera aspis* (SAINT-GIRONS, 1957 ; et observations personnelles). Il semble que chez la Coronelle la fécondité augmente avec l'âge : le même fait avait été signalé chez *Natrix natrix* par PETTER-ROUSSEAU (1953) d'après les observations de ROLLINAT. Chez *Vipera aspis*, au contraire, ni l'âge, ni la taille ne semblent avoir une influence déterminante sur le nombre des jeunes par portée (SAINT-GIRONS, 1957). Nous n'avons

pu trouver dans les observations de ROLLINAT les éléments nécessaires pour rechercher s'il existait, chez *Coronella austriaca*, une diminution de la fécondité pour les vieilles femelles comme l'avait montré KLAUBER (1936) chez *Crotalus confluentus*.

Liste des mâles disséqués par R. ROLLINAT

Date	Long.	Long. test. D.	Long. test. G.	Référence
	cm	mm	mm	
17-2-1897	59			C. 1/26, p. 1281
1-2-1907	59	36	26	C. 1/26, p. 1282
28-2-1908	39	20	15	C. 1/26, p. 1282
18-3-1897	63			C. 1/26, p. 1284
28-3-1897	42			C. 1/26, p. 1284
22-4-1903	65	47	39	C. 1/27, p. 1299
5-4-1905	54	34	29	C. 2/27, p. 1300
22-4-1908		40	30	C. 2/27, p. 1300
1-5-1895				C. 2/27, p. 1302
3-5-1903	63	47	37	C. 2/27, p. 1303
7-5-1907	56	31	26	C. 2/27, p. 1303
26-6-1903	53			C. 2/27, p. 1308
14-6-1904	55	36	26	C. 2/27, p. 1308
14-6-1904	60	40	32	C. 2/27, p. 1309
16-6-1904	56	39	31	C. 2/27, p. 1310
8-6-1905	56	40	29	C. 2/27, p. 1311
25-6-	63	45	30	C. 2/27, p. 1311
5-7-1897	50			C. 2/27, p. 1320
29-7-1897	65			C. 2/27, p. 1321
30-7-1903	45			C. 2/27, p. 1321
5-7-1904	59	45	42	C. 2/27, p. 1321
17-7-1907	56	55	50	C. 2/27, p. 1322
3-8-1895	54			C. 2/27, p. 1332
21-8-1897	52			C. 2/27, p. 1332
28-8-1897	53			C. 2/27, p. 1333
24-8-1903	62	30	43	C. 2/27, p. 1333
10-8-1907	60	42	35	C. 2/27, p. 1334
11-8-1908	57	47	32	C. 2/27, p. 1334
15-8-1907	61	36	30	C. 2/27, p. 1335
3-8-1908	48			C. 2/27, p. 1335
22-8-1908	44	30	25	C. 2/27, p. 1337
8-9-1903	74			C. 3/28, p. 1374
24-9-1908	54	35	32	C. 3/28, p. 1375
4-9-1909	49	38	32	C. 3/28, p. 1376
6-10-1903	51	37	34	C. 3/28, p. 1409
8-10-1925	54			C. 3/28, p. 1410
15-11-1898	48			C. 3/28, p. 1412
30-11-1905	57	33	26	Cor. lisse 4
20-11-1906	56	30	25	Cor. lisse 4
9-12-1898				C. 1/26, p. 1273

Liste des femelles disséquées par R. ROLLINAT

Date	Long.	L.O.D.	L.O.G.	Oviducte D.	Oviducte G.	S.	Référence
	cm	mm	mm				
18-2-1905	49	33	30			S	1/26/1282
7-2-1907	46	21	15				1/26/1283
18-4-1907	64	55	40			S	2/27/1301
12-5-1903	50					S	2/27/1304
22-5-1904	61	80	70			S	2/27/1305
29-5-1908	51	63	52			S	2/27/1307
23-6-1897	59			3 œufs (24 × 12)	3 œufs (24 × 12)		2/27/1312
25-6-1899	53			4 œufs	3 œufs		2/27/1314
10-6-1903	45			3 œufs (23 × 10)	3 œufs (23 × 10)		2/27/1314
10-6-1904	62	100	80			S	2/27/1316
16-6-1904	49	45	45	2 œufs (21 × 10)	3 œufs (21 × 10)	S	2/27/1317
15-6-1905	68	85	60	7 œufs (25 × 14)	5 œufs (25 × 14)	S	2/27/1319
22-7-1897	63				7 œufs (25 × 15)		2/27/1323
28-7-1904	53	50	40	4 œufs (40 × 13)	1 œuf (40 × 13)		2/27/1327
5-7-1906	57	78	55	4 œufs (26 × 15)	3 œufs (26 × 15)		2/27/1329
7	53	53	44	5 œufs	2 œufs		2/27/1330
16-7-1908	61	60	40				2/27/1331
22-8-1897	59					S	2/27/1337
13-8-1903	53			6 œufs (29 × 15)	2 œufs (29 × 15)		2/27/1338
19-8-1903	56			4 œufs (33 × 18)	4 œufs (33 × 18)		2/27/1340

Liste des femelles disséquées par R. ROLLINAT

Date	Long.	L.O.D.	L.O.G.	Oviducte D.	Oviducte G.	S.	Référence
	cm	mm	mm				
24-8-1903	50	31	21			S	2/27/1343
27-8-1903	65	60	40				2/27/1344
14-8-1905	61			5 œufs (32 × 16)	4 œufs (32 × 16)		3/28/1355
10-8-1907	58	60	50	6 œufs (29 × 15)	3 œufs (29 × 15)		3/28/1356
15-8-1907	43	15	11				3/28/1358
21-8-1908	50	40	25	3 œufs (22 × 10)	1 œuf (22 × 10)		3/28/1358
14-9-1903	56	100	70			S	3/28/1354
6-9-1903	44			5 œufs (37 × 15)	2 œufs (37 × 15)		3/28/1376
10-9-1903	61	80	60	5 œufs (non fécond.)	4 œufs (non fécond.)		3/28/1378
10-9-1903	53			5 œufs (30 × 15)	3 œufs (30 × 15)		3/28/1380
30-9-1906	52	35	25			S	3/28/1381
10-9-1907	56	40	30			S	3/28/1382
11-9-1908	40	12	12				3/28/1384
14-10-1903	45	26	25			S	3/28/1410
9-10-1908	47	22	18				3/28/1411
6-11-1903	50	40	30				C. lisse 4

Long. = Longueur totale du sujet.

L.O.D. = Longueur de l'ovaire droit.

L.O.G. = Longueur de l'ovaire gauche.

S. = Présence de spermatozoïdes dans les oviductes.

OUVRAGES CITES

- BOULENGER G.A., 1893. — On the variation of the Smooth Snake (*Coronella austriaca*). *The Zoologist*, XVIII.
- BOURLIÈRE F., PETTER-ROUSSEAU A., 1955. — Sur le cycle d'activité testiculaire de quelques Ophidiens autochtones. *C. R. Soc. Biol.*, CXLIX, n° 23-24, pp. 2097-2099.
- DALCQ A., 1920. — Le cycle saisonnier du testicule de l'Orvet. *C. R. Soc. Biol.* LXXXIII, pp. 820-821.
- DALCQ A., 1921. — Etude de la spermatogénèse chez l'Orvet *Anguis fragilis*. *Arch. Biol.* XXXI, pp. 347-445.
- DUGUY R., 1958. — Le comportement de printemps chez *Vipera aspis*. *Vie et Milieu*, Tome IX, fasc. 2, pp. 200-210.
- DUGUY R., 1960. — Note sur une *Coronella girundica* de grande taille. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France*, LVI, pp. 21-23.
- FOX W., 1952. — Seasonal variations in the male reproductive system of Pacific coast Garter Snake. *J. Morphology*, XC, pp. 481-553.
- HERLANT M., 1933. — Recherches histologiques et expérimentales sur les variations cycliques du testicule et des caractères sexuels secondaires chez les Reptiles. *Archives de Biologie*, XLIV, fasc. 3, pp. 347-468.
- PANIGEL M., 1956. — Contribution à l'étude de l'ovoviviparité chez les Reptiles : gestation et parturition chez le Lézard *Zootoca vivipara*. Thèse Paris, *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11^{me} série, pp. 569-668.
- PETTER-ROUSSEAU A., 1953. — Recherches sur la croissance et le cycle d'activité testiculaire de *Natrix natrix helvetica*. *La Terre et la Vie*, n 4, pp. 175-223.
- ROLLINAT R. — *Observations manuscrites inédites de 1891 à 1931*. Laboratoire d'Herpétologie, Museum nat. Hist. Nat., Paris.
- SAINT-GIRONS H., 1952. — Ecologie et éthologie des Vipères de France, Thèse Paris, *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11^{me} série, pp. 263-341.
- SAINT-GIRONS H., 1955. — La reconnaissance des proies chez les Serpents. *La Terre et la Vie*, n° 3, pp. 159-167.
- SAINT-GIRONS H., 1957. — Croissance et fécondité de *Vipera aspis*. *Vie et Milieu*, Tome VIII, fasc. 3, pp. 265-286.
- SAINT-GIRONS H., 1957. — Le cycle sexuel de *Vipera aspis* dans l'ouest de la France. *Bull. Biol. France et Belgique*, XCI, fasc. 3, pp. 285-350.
- VOLSOE H., 1944. — Structure and seasonal variations of the male reproductive organs of *Vipera berus*. *Spolia Zool. Mus. Haun. Copenhagen*, V, pp. 7-172.
- STEMMLER-MORATH C., 1935. — Beitrag zur fortpflanzungsbiologie Europaischer Colubridae. *Zool. Gart.*, 8, pp. 38-41.
- STEMMLER-MORATH C., 1937. — Beitrag zur fortpflanzungsbiologie Europaischer Colubridae. *Zool. Gart.*, 9, pp. 229-230.