

RECHERCHES SUR LA CROISSANCE ET LE CYCLE  
D'ACTIVITE TESTICULAIRE DE  
*NATRIX NATRIX HELVETICA* (LACEPEDE)

par A. PETTER-ROUSSEAUX

Le présent travail a été effectué au Laboratoire de Biologie médicale de la Faculté de Médecine de Paris, dans le cadre des études d'écologie comparative des différentes classes de Vertébrés, entreprises sous la direction du Professeur agrégé F. Bourlière, maître de conférences.

Il vise essentiellement à un triple but : 1) faire le point des données existantes sur le plus commun des Ophidiens français et souligner les imprécisions de nos connaissances sur plusieurs points de son écologie et de son comportement. C'est le but de notre premier chapitre.

2) Etudier le meilleur moyen d'apprécier l'âge de spécimens récoltés dans la nature et essayer de mettre au point une méthode pratique analogue à la méthode dite « de lecture des écailles » chez les Poissons. Sans une telle méthode toute étude de la structure et de la dynamique des populations sauvages d'Ophidiens se trouve irréalisable; sans elle également il devient impossible d'étudier la physiologie de la croissance et de la sénescence de ces Vertébrés à longévité anormalement forte pour leur taille. Tel est le but de notre second chapitre.

3) Etudier le cycle annuel de la spermatogénèse chez cet Ophidien. A notre connaissance, seule *Vipera berus* avait été préalablement étudiée à ce point de vue et notre étude fait apparaître de notables divergences entre ces deux espèces. C'est à ce problème qu'est consacré notre dernier chapitre.

Nous tenons à remercier, au début de ce travail, M. le Professeur Jean Verne, pour l'hospitalité qu'il nous a donné dans son laboratoire et les nombreux conseils qu'il nous a prodigués au cours de ce travail.

FAITS D'OBSERVATION SUR L'ÉCOLOGIE  
DE *NATRIX NATRIX*

*Répartition géographique de l'espèce : Natrix natrix* a une aire de répartition étendue à une grande partie de la région paléarctique. D'après les données les plus récentes de la littérature, il semble que l'on puisse la délimiter de la façon suivante (Mertens 1947) : Péninsule ibérique et ouest de la Berbérie (1), Europe occidentale (sauf Ecosse et Irlande), Europe centrale et balkanique, Scandinavie (y dépassant largement le 65° de latitude nord), Russie d'Europe et d'Asie (y atteignant à peine le 60° de latitude nord), est du lac Baïkal jusqu'à la Mongolie; au Sud, l'espèce existe en Italie continentale, en Sicile, dans le Sud de la Grèce, à Chypre; dans le Moyen Orient elle est signalée en Turquie, au Liban, en Syrie, en Palestine, dans le nord de l'Iran, le sud-ouest du Turkestan, une partie du Kazakstan, et la Djoungarie.

Dans cette vaste aire de répartition l'espèce varie naturellement de façon sensible et ses différentes populations peuvent parfois être morphologiquement distinguées les unes des autres. Mertens (1947), après une étude serrée de 283 spécimens distingue 9 sous-espèces — reliées entre elles par des populations intermédiaires — qui peuvent être schématiquement caractérisées de la façon suivante :

*Natrix natrix persa* (Pallas). — Population extrêmement variable avec tête relativement petite et queue longue; marques de la tête très variables, taches occipitales noires manquant la plupart du temps, lunules jaunes bien séparées l'une de l'autre quand elles existent, taches nuchales noires; la plupart du temps, 2 lignes allongées claires sur le dos et les côtés de la queue; nombre, disposition et taille des taches noires des flancs incertains, ces taches étant cependant grandes et en forme de barres le plus souvent; méla-

(1) Ce point nous paraît à vérifier cette affirmation ne paraissant reposer que sur un nombre très réduit de captures. De toute façon l'espèce, si elle existe en Afrique du Nord, doit être très rare. Le Dr. Folley, de l'Institut Pasteur de l'Algérie, qui a beaucoup chassé dans toute la Berbérie nous informe qu'il ne l'a jamais rencontrée.

nisme fréquent ; nombre d'écaillés ventrales et sous-caudales relativement élevé  $V = 167-188$ ,  $Sc = 55-89$  ; longueur totale des individus matures extrêmement variable.

Cette sous-espèce, considérée par Mertens comme la plus primitive de toutes, habite les contrées situées au sud de la Mer Caspienne, la Transcaucasie, le Moyen-Orient et le Sud des pays balkaniques (au Sud des montagnes). A l'Ouest, elle va jusqu'en Istrie où semble vivre une population mixte *helvetica persa* ; il en est de même dans certaines îles de la Mer Egée ou de l'Adriatique, à Milos en particulier ; manque complètement en Crète.

*Natrix natrix syriaca* (Hecht). — Population peu connue ; taches occipitales très faiblement indiquées, lunules jaunes absentes, taches nucales longues et étroites se touchant sur la ligne médiane ; dessin du corps comportant des barres noires transversales.

Cette sous-espèce habiterait le pourtour du golfe de Chypre et le nord de la Syrie, atteignant au sud la Palestine et à l'ouest l'est de la Sicile.

*Natrix natrix schweizerei* (Müller). — Population insulaire bien caractérisée par sa coloration générale et la fréquence des individus mélaniques ; taches occipitales parfois indiquées, lunules jaunes absentes, taches nucales longues mais séparées ; corps d'une coloration de fond gris argent clair, orné de 3 rangées longitudinales de très grosses taches noires ; Ventrales = 157-179 ; Sous-caudales = 54-77 ; longueur totale des individus matures faible, ne dépassant pas 80 cm.

Cette sous-espèce est particulière à l'île de Milos, dans les Cyclades.

*Natrix natrix scutata* (Pallas). — Taches occipitales peu distinctes, lunules jaunes généralement présentes et de couleur jaune-orange ou orangé-rouge, taches nucales la plupart du temps séparées ; présence sur les flancs de nombreuses écaillés bordées de blanc et formant des rangées plus ou moins importantes ; Ventrales = 170-184 ; Sous-caudales = 56-75 ; longueur totale des individus matures pouvant dépasser 1 mètre.

Cette sous-espèce habite la Crimée, le sud de la Russie d'Europe entre le Dniepr et la Volga, la Sibérie (?).

*Natrix natrix natrix* (Linné). — Population peu variable ; taches occipitales et nucales distinctes, lunules jaunes de teinte généralement jaune citron ; dessin dorsal formé de 4 à 6 rangées longitudinales de petites taches noires bien distinctes mais qui manquent parfois entièrement ; de nombreuses écaillés dorsales, surtout sur les côtés du tronc, peuvent avoir des bords supérieurs et inférieurs clairs ; Ventrales = 163-183 ; Sous-caudales = 53-78 ; longueur totale des individus matures pouvant souvent dépasser un mètre.

Cette sous-espèce habite la Scandinavie et l'Europe centrale, à l'Est du Rhin, jusqu'à l'ouest de la Russie où cette forme rejoint la précédente ; au nord, ses limites se confondent avec celles de l'espèce ; au sud, elle atteint les Alpes et le bassin du Don.

*Natrix natrix helvetica* (Lacépède). — Taches occipitales absentes ou très faiblement indiquées, lunules jaunes de teinte très pâle et souvent complètement blanches, voire peu distinctes ou même absentes, taches nucales grandes et généralement allongées ; dessin dorsal comportant une rangée latérale de barres noires grandes mais étroites et deux rangées médianes de taches noires plus petites ; Ventrales = 157-179 ; Sous-caudales = 49-73 ; longueur totale des individus matures pouvant atteindre deux mètres.

C'est cette sous-espèce qui habite la France, l'ouest de l'Europe y compris l'Angleterre, le Pays de Galles, la Suisse, l'Allemagne à l'ouest du Rhin et l'Italie péninsulaire, sauf la Calabre.

*Natrix natrix sicula* (Cuvier). — Pas de taches occipitales, ni de lunules jaunes ; taches nucales courtes, parfois très postérieures et fondues en une bande nucale ; pointe du museau jaune-rouge sur le vivant ; dessin dorsal composé de rangées longitudinales de taches généralement gris-cendré clair ou gris-bleu ; Ventrals = 164-178 ; Sous-caudales = 58-73 ; longueur totale de l'individu mature pouvant dépasser 1 m. 50.

Cette forme se trouve dans toute la Sicile et en Calabre ; les couleuvres de l'île d'Elbe en seraient très voisines.

*Natrix natrix cetti* (Gené). — Taches occipitales présentes, pas de lunule jaune ; taches occipitales et nucales peu marquées chez les individus les plus âgés ; chez les jeunes, les taches nucales se fondent en une seule bande transversale large ; dessin du dos très variable, mais les bandes latérales, simples ou doubles atteignent toujours, ou presque, la ligne médiane du dos — ce qui ne s'observe dans aucune autre race. Ventrals = 162-177 ; Sous-caudales = 53-63 ; longueur totale des individus matures voisine de 1 mètre ; queue courte.

Cette race insulaire habite la Corse et la Sardaigne.

*Natrix natrix astreptophora* (Seoane). — Tête large, tronc court et épais ; taches occipitales quelquefois distinctes, mais souvent absentes ; lunules jaune-verdâtre clair ou blanchâtres, parfois fusionnées, généralement absentes chez les vieilles femelles ; taches nucales souvent absentes et parfois fondues en un bandeau nucale noir profond ; yeux à iris rouge-brique ou rouge-sang chez les vieux animaux ; dessin dorsal extrêmement variable, à couleur de fond gris ou gris-vert, avec ou sans taches noires en 4 à 6 rangées longitudinales ; Ventrals = 157-171 ; Sous-caudales = 50-79 ; longueur totale des individus matures atteignant 1 m. 25.

L'habitat de cette race comprend la péninsule ibérique et le nord-est de l'Afrique du Nord.

Ce bref rappel systématique fait apparaître — malgré la rareté des documents et l'absence d'analyse biométrique sérieuse des diverses populations — un certain nombre de tendances générales qui méritent d'être brièvement soulignées :

a) Une diminution du nombre d'écaillés ventrales et sous-caudales de l'Est à l'Ouest de l'aire de répartition de l'espèce.

Nous verrons au chapitre suivant comment nos observations s'intègrent dans cet ensemble de résultats.

b) La couleur jaune des lunules s'atténue de l'Est à l'Ouest et au Sud, de l'orangé-rouge chez *scutata*, au blanc chez *helvetica* et à la disparition complète chez *astreptophora*, *cetti*, *sicula* et *schweizeri* méditerranéens.

c) Les marques noires du dos augmentent, sur les flancs, quand on va de l'Est à l'Ouest et au Sud.

d) Les lignes allongées claires du dos disparaissent progressivement quand on va du Sud-est (*persa*) au nord, à l'Ouest et au Sud-Ouest ; dans la plupart des sous-espèces, ce caractère peut apparaître comme une variation individuelle, mais sa fréquence en est d'autant moins grande qu'on s'éloigne du centre de dispersion de *persa*.

*Répartition en France.* Angel (1946) fait à juste raison remarquer que la Couleuvre à collier est l'un des plus communs parmi les serpents de notre pays. On le rencontre en effet à peu près partout dans les régions basses et d'altitude moyenne : Bassin parisien, Nord, Est et Ouest. Sa situation dans le Finistère serait néanmoins à préciser (H. Saint Girons, in litt.).

En altitude, cette espèce ne paraît abondante qu'à moins de 1.000 mètres, malgré quelques observations isolées (Alpes, jusqu'à 2.300 mètres, Angel, 1946). Cantuel (1947), nous dit — sans autres précisions — qu'elle est abondante jusque vers 1.400 mètres dans le Massif Central et qu'elle manque au-dessus. Dans les Alpes et les Pyrénées, le Docteur M. Couturier (in litt.) nous indique qu'il ne l'a jamais rencontré au-dessus de 1.300 mètres en 30 ans de courses. P. Barruel (in litt.) ne l'a observé que deux fois près de Saint-Jean-d'Arvey, Savoie. E. Dottrens, du Muséum de Genève (in litt.) nous dit de son côté que, si ce serpent est le plus fréquent de tous sur le plateau suisse, il est certainement rare en montagne; il ne l'a jamais rencontré lui-même qu'à moins de 1.000 mètres. L'espèce manque au Parc national Suisse, mais a été rencontrée exceptionnellement au lac Champex (1.465 m., Valais), d'où elle a disparu après des travaux de drainage, et dans un petit lac près du château de Tarasp (1.410 m.).

Il semble donc qu'en altitude *Natrix natrix* soit limité essentiellement par la rareté des Batraciens qui forment le fond de son régime. *L'absence presque totale d'eaux calmes* empêche ces derniers de se reproduire et limite leur présence — et celle de la Couleuvre à collier — aux petits lacs alpins où abondent encore les pontes de Cra-paud commun et de Grenouille rousse.

Dans la région méditerranéenne française *Natrix natrix* est limitée aux biotopes du bord des eaux (roseaux, scirpes, joncs), alors que la Couleuvre de Montpellier fréquente les boqueteaux ou les vignes (H. Harant, in litt.).

*Biotope.* La Couleuvre à collier paraît fréquenter dans la plus grande partie de la France une grande variété de biotopes.

Non seulement elle abonde au bord des cours d'eaux, des étangs, fossés herbeux et bois humides, mais on la rencontre aussi dans des localités beaucoup plus sèches : brandes et coteaux pierreux et broussailleux, grandes haies, voire même dans des landes sablonneuses.

Cette espèce affectionne d'ailleurs à la fois l'eau et le soleil. Nageant fort bien, elle ne va pas seulement à l'eau

par nécessité, mais aussi pour chercher sa nourriture. Il est ainsi fréquent de la voir nager, aussi bien dans de grands étangs que dans de petites mares, la tête dressée à plusieurs centimètres hors de l'eau. Malcolm Smith (1951) rapporte une observation faite par lui au Portugal et qui montre une *Natrix natrix* explorant méthodiquement le fond d'un étang pendant 20 minutes sans remonter en surface. On l'a même signalée à plusieurs reprises comme capturée en mer assez loin des côtes ; il s'agit probablement dans ce cas d'individus entraînés par les courants, mais il importe de signaler qu'un tel séjour prolongé en eau de mer ne paraît pas leur être nocif.

L'exposition au soleil paraît également leur causer grand plaisir, surtout au début du printemps et en automne. Rollinat (1934) remarquait déjà qu'il était fréquent de capturer ces serpents le matin, en haut des talus ou sur des sentiers où ils viennent se chauffer au soleil. C'est très vraisemblablement pour la même raison que certains individus se rencontrent parfois le matin grimés sur des haies, en pleine lumière et à quelque hauteur du sol. Malcolm Smith (1951) remarque à ce propos qu'en Angleterre on ne les rencontre dans les vallées profondes que sur le versant ensoleillé, et qu'elles évitent complètement les pentes à l'ombre.

*Domaine vital* : De mœurs diurnes la Couleuvre à collier se réfugie de préférence en dehors de ses heures d'activité, dans des terriers abandonnés, sous de vieilles souches d'arbre, dans des trous de remblais et dans des fissures de rocher — partout semble-t-il où elle trouve une atmosphère confinée et humide. Chaque individu possède probablement plusieurs de ces refuges sur son domaine vital ; en tout cas les femelles choisissent généralement pour pondre leurs œufs des endroits différents de leurs gîtes habituels. Rollinat (1934) a bien décrit leur préférence, à l'époque de la ponte, pour les fumiers de fermes, les fumiers de bœuf principalement — à cause de leur humidité, dit-il. Il a établi que le nid était souvent creusé par la femelle elle-même qui « s'introduit dans le fumier, s'enroule sur elle-même jusqu'à ce qu'elle ait formé, par de violents efforts d'extension une cavité assez spacieuse pour contenir sa ponte ».

Il ne semble en tout cas jamais exister d'intolérance mutuelle entre femelles lors de cette période de reproduction, rien qui puisse rappeler le « territoire » des Vertébrés supérieurs ou de certains Lézards et Poissons. Des « combats » entre Couleuvres à collier n'ont jamais été notés par aucun observateur et il est bien établi maintenant que plusieurs femelles peuvent pondre au même en-

droit. Rollinat (1934) parle de 332 œufs dans la même cavité d'un fumier (alors que la fécondité maximum constatée d'une grande femelle est de 53 œufs) et Leighton (1901) de quelque 1.200 jeunes ensemble dans un vieux mur. On a même trouvé ensemble des œufs de Couleuvre à collier et de Couleuvre vipérine, ainsi que plusieurs adultes ensemble sur leurs œufs.

Le fait que l'on rencontre souvent, tout près des œufs frais, de vieilles coques provenant de pontes antérieures, semble indiquer une certaine fidélité d'année en année aux mêmes lieux de ponte. Mais, en l'absence de marquages systématiques, rien ne nous dit qu'il s'agissait d'une même femelle.

*Régime* : La Couleuvre à collier se nourrit avec prédilection de proies aquatiques. Ce sont en tout cas les seules que nous ayons trouvées dans l'estomac de sujets disséqués peu de temps après leur capture.

Les Batraciens, adultes ou non, semblent former le fond de son régime. En Vendée et Charente-Maritime les Grenouilles et les Poissons sont les proies les plus fréquemment rencontrées. Il semble en être de même en Angleterre où Malcolm Smith (1951) classe ainsi ses proies par ordre de fréquence décroissante : grenouilles, tritons, petits poissons et têtards. Certains individus, indique cet auteur, acceptent les crapauds mais la majorité les refusent.

Dans le centre de la France, Rollinat (1934) indique au contraire qu'elle a une « prédilection marquée » pour le Crapaud commun, et consomme également le Crapaud calamite, la Grenouille verte, l'Alyte et le Pélobate brun, la Salamandre terrestre et les tritons. Seul le Sonneur à pieds épais n'a jamais été trouvé dans les contenus stomacaux, ce qui trouverait d'ailleurs son explication dans le fait que les deux espèces ne fréquentent pas habituellement les mêmes biotopes.

L'abondance relative des divers Batraciens explique probablement les variations régionales de régime que mettent en évidence les observations ci-dessus. Mais un certain degré de conditionnement secondaire du goût ne peut être exclu, ce qui expliquerait le dégoût prononcé des *Natrix natrix* anglaises pour les crapauds.

Parmi les proies exceptionnelles, citons de petits poissons, des lézards, des jeunes oiseaux, de jeunes souris, des campagnols et des musaraignes.

Bien qu'au cours de nos autopsies nous n'ayons jamais rencontré plus d'une grenouille dans un même estomac, il est hors de doute que, dans certaines circonstances, la voracité de la Couleuvre à collier se traduise par l'ab-

sorption rapide d'un grand nombre de proies. Boulenger (1918) parle de 20 jeunes grenouilles consommées en un seul repas; Rollinat (1934) a vu un exemplaire en captivité avaler en quelques heures neuf goujons de taille moyenne et Malcolm Smith parle d'une autre Couleuvre ayant consommé 17 tritons en un seul repas. Une autre ingéra trois grenouilles vertes en moins d'une demi-heure. Généralement cependant une ou deux grenouilles adultes suffisent à un animal captif pour plusieurs jours.

Le rythme quotidien des prises de nourriture est peu connu chez cette espèce dans les conditions naturelles. D'après Leighton (1901) les principaux repas auraient lieu tôt le matin.

Rappelons que *Natrix natrix* capture grenouilles et crapauds généralement par les pattes postérieures (parfois par une seule). Il nous est cependant arrivé de le voir faire par la tête (1 cas).

Les jeunes paraissent capables de capturer de très petites proies très tôt après leur naissance. Bourlière a observé, en vivarium, des jeunes « pêchant » dans une soucoupe de très petits têtards deux semaines environ après l'éclosion. Bolam (1922) a observé le même fait dans les conditions naturelles, les jeunes couleuvres grim pant sur une feuille de nénuphar pour avaler leur prise.

La capacité de jeûne de ces couleuvres nouvellement nées est néanmoins remarquable. Nous relevons dans le carnet d'observation quotidien de Rollinat, à la date du 31 mars 1931 la remarque suivante : « Le 6 novembre 1930, une quarantaine de jeunes, nés depuis quelques semaines, sont sortis de couveuse et mis à hiberner en terrarium. Depuis leur naissance ces jeunes n'ont pris aucune nourriture, mais ils avaient en naissant une réserve de graisse grandement suffisante pour passer toute la mauvaise saison sans rien manger. Le 31 mars 1931 (donc après 5 mois de jeûne absolu) le terrarium est vidé; dix jeunes seulement sont morts, les autres bien vivants et en bon état, sont remis en liberté ». Il n'y a donc rien d'étonnant que le premier hivernage se traduise généralement, comme nous le verrons, par une « bande claire » bien nette sur les os pterygomaxillaires.

*Rythme d'activité annuelle. Hibernation* : Comme tous les Ophidiens et Sauriens de notre pays, la Couleuvre à collier présente un rythme annuel d'activité très marquée. Dès l'approche de la mauvaise saison, elle se retire dans des crevasses de murs, des trous d'arbres ou des tas de fumier ou de paille. Pendant toute la durée des froids, les Couleuvres restent ainsi en état de vie ralentie, froides

au toucher et le cœur battant de façon extrêmement lente. S'il se produit quelques belles journées chaudes on en voit parfois qui reprennent temporairement leur activité. En terrarium Rollinat (1934) les a vues à cette occasion boire, mais elles ne prennent que très rarement de la nourriture.

Pour essayer de représenter graphiquement la courbe d'activité annuelle de *Natrix natrix*, nous avons dépouillé systématiquement dans ses cahiers inédits conservés dans les archives de la Société Nationale d'Acclimatation, les captures faites par Rollinat, dans les environs d'Argenton-sur-Creuse, pendant ses quarante années d'observation (1891-1931). Le graphique suivant donne le résultat de ce dépouillement.

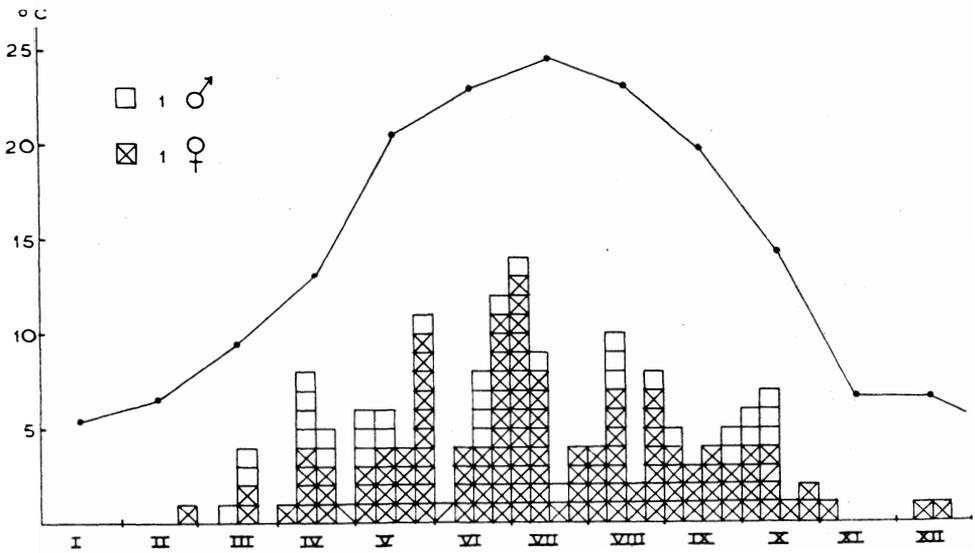


FIG. 1. — Fréquence des captures de *Natrix natrix* à Argenton-sur-Creuse (Indre), et courbe des températures mensuelles moyennes. D'après les cahiers d'observation de R. Rollinat.

On voit que la fréquence des captures, qui sont en gros fonction de l'activité des animaux, suit approximativement l'évolution de la température moyenne des mois. La grande majorité des Couleuvres commencent à hiberner en fin octobre-début novembre et reprennent leur activité fin mars-début avril. En Loire-Inférieure (H. Saint-Girons, in litt.), l'espèce cesse de se nourrir au début d'octobre, mais peut être rencontrée jusqu'en novembre et même plus tard. A Genève, les dates extrêmes d'ac-

tivité à l'air libre sont le 29 mars et le 12 octobre (E. Dottrens, in litt.). En Angleterre Malcolm Smith indique des dates tout à fait voisines et insiste sur le fait que dans le sud du pays, où les hivers sont particulièrement doux, les Couleuvres à collier sont parfois vues en activité en plein hiver (Ile de Wight, 25 janvier 1908; Basingstoke, Hampshire, 3 février 1947; New forest, 10 février 1924).

*Reproduction* : La reproduction du plus commun de nos Ophidiens indigènes n'a, assez curieusement, fait l'objet que d'un nombre extrêmement réduit d'observations, qui laissent encore dans l'ombre nombre de points importants.

*Accouplement* : L'accouplement ne paraît avoir été effectivement observé que dans de très rares circonstances. Ni dans son livre, ni dans son journal quotidien d'observations, Rollinat ne nous donne de détails (alors qu'il le fait pour plusieurs autres espèces). Il nous dit simplement (1934, p. 279), en parlant de l'état des organes génitaux femelles en janvier et février, que les ovules de la prochaine ponte continuent à grossir et que les oviductes sont en repos jusqu'à l'accouplement de printemps, qui a lieu en mars ou au début d'avril. Malcolm Smith (1951) indique de son côté qu'en Angleterre l'accouplement s'observe en avril et mai.

Sur l'acte lui-même nous ne possédons que quelques lignes de ce dernier auteur qui décrit ainsi la parade : « La parade nuptiale est du type habituel, le mâle approchant la femelle, parfois avec des mouvements de la tête, et frottant son menton sur son dos. Pendant toute la durée de l'accouplement la langue est constamment en mouvement. Les mâles jeunes et ardents peuvent s'accoupler sans parade nuptiale préliminaire ».

La possibilité (et même la fréquence) d'un second accouplement en automne a été mise en évidence par Rollinat. Ce n'est pas qu'il donne dans son livre ou dans ses notes manuscrites beaucoup de détails sur ce point important. Il écrit simplement (1934, p. 280) : « Ce n'est qu'en septembre que commence l'accouplement de la fin de l'été ou du début de l'automne, c'est-à-dire le deuxième accouplement de la saison. M. d'Abadie est le premier naturaliste qui observa dans ses cages mêmes l'accouplement d'automne, le 26 septembre 1928; il n'en vit pas les préliminaires.

Cet accouplement automnal a été également décrit par d'autres auteurs : Lester (1949) l'a observé au vivarium du Jardin zoologique de Londres. Bolam (1922), de

son côté parle de deux femelles en sa possession qui s'accouplèrent en septembre et pondirent en mars. Stein (1924) a également rapporté des accouplements en captivité les 16 et 29 novembre et le 8 décembre suivis respectivement de pontes les 27 et 15 janvier et le 10 février. Malcolm Smith (1951) ne manque pas de souligner que dans toutes ces observations il s'agit de *Couleuvres en captivité*, soumises à des températures certainement supérieures à celles auxquelles sont exposées les *Couleuvres* en hibernation. Il remarque en outre que, toutes les fois où les accouplements d'automne ont été suivis de *pontes*, celles-ci ont eu lieu en *plein hiver*, ce qui ne s'observe jamais dans les conditions normales. Il paraît ainsi en conclure qu'un accouplement est parfaitement possible sur le plan physiologique en automne, mais que si le sujet n'est pas maintenu à une température suffisante, il a bien peu de chances d'être observé.

Le dépouillement du journal d'observations inédit de Rollinat, conservé par la Société Nationale d'Acclimatation, montre cependant que la présence de spermatozoïdes dans les oviductes de femelles sauvages en hibernation n'est pas exceptionnelle, ainsi qu'en témoignent les 7 observations suivantes :

17 septembre 1908. — Observation d'une femelle de 86 + 20 cm. capturée ce jour près de Celon : « Oviductes... contenant dans leur partie postérieure de nombreux spermatozoïdes, le gauche surtout. Je ne trouve pas de spermatozoïdes dans la partie moyenne des organes ; un accouplement a sans doute eu lieu depuis peu... »

28 septembre 1909. — Observation d'une femelle de 66 + 15 cm. capturée près d'Argenton : « Cette femelle venait de s'accoupler depuis peu, sans doute pour la première fois, car je ne trouve pas de spermatozoïdes dans la partie moyenne des oviductes ; mais dans la partie postérieure de ces organes, avoisinant le cloaque, je trouve une grande quantité de spermatozoïdes en parfait état, et j'en trouve même quelques-uns dans le cloaque ».

7 février 1910. — Observation d'une femelle prise le 5 février 1910, enfoncée profondément dans une fissure d'où elle n'avait pas dû sortir de l'hiver : « Les oviductes... sont ceux d'une femelle n'ayant jamais pondu. Ils contiennent dans leur partie supérieure, mais surtout dans leur partie moyenne et même plus haut, de très nombreux spermatozoïdes en bon état, provenant probablement d'un accouplement automnal ».

22 février 1912. — Observation concernant une femelle capturée par des ouvriers faisant des fouilles pour extraire de la pierre, à l'Ermitage, près d'Argenton : « Dans le vestibule cloacal, quelques spermatozoïdes ; dans les oviductes, premier tiers après le cloaque, surtout dans l'oviducte droit, il y a beaucoup de spermatozoïdes, entiers et bien vivants, mais il y a une sorte de bouchon de mucosités durcies au cloaque, près des oviductes ; ce qui laisserait penser que l'accouplement aurait pu avoir lieu avant l'hiver. Cependant, je n'ai pas trouvé de spermatozoïdes dans les tiers moyen et antérieur des oviductes ».

21 septembre 1915. — Observation concernant une femelle adulte

capturée ce jour près du Pêchereau : « ...dans cette partie avoisinant le cloaque, je trouve quelques spermatozoïdes. Dans la partie moyenne des organes, il y a de très nombreux spermatozoïdes, et, plus haut, ils deviennent de plus en plus rares. Tous ces zoospermes sont en très bon état, mais je crois qu'ils doivent provenir d'un accouplement qui a eu lieu au printemps dernier, car ils seraient plus nombreux dans la partie postérieure des organes.

Ou cette femelle a pondu en juin-juillet et s'est accouplée peu de temps après la ponte, ou bien elle n'a pas pondu cette année, ce que je crois, et les spermatozoïdes proviendraient d'un accouplement qui aurait eu lieu au printemps ».

16 janvier 1917. — Observation d'une femelle trouvée par des cultivateurs qui faisaient des trous : « Dans le cloaque, je trouve quelques spermatozoïdes vigoureux, et très remuants, mais il y en a peu. Dans la partie postérieure des oviductes, avoisinant le cloaque, je trouve beaucoup de spermatozoïdes peu remuants. Dans la partie moyenne des oviductes, il y a une très grande quantité de spermatozoïdes vivants et vigoureux, animés de mouvements assez vifs. Dans la partie antérieure des oviductes non loin des ovaires, je n'ai pas trouvé de spermatozoïdes. Il résulte de cet examen qu'il est certain qu'un accouplement automnal s'est produit en octobre ou novembre, et que les spermatozoïdes en provenant sont surtout agglomérés maintenant dans la partie moyenne des oviductes. Peu à peu, ils seraient encore montés plus haut au printemps ».

27 février 1920. — Observation concernant une femelle capturée ce jour sur un talus du chemin de fer : « Les oviductes sont ceux d'une femelle qui n'a encore jamais pondu. Leur partie postérieure contient une grande quantité de spermatozoïdes dont beaucoup sont vivants et s'agitent vigoureusement ; il y en a aussi de disséminés dans toute la longueur de ces organes. Ces spermatozoïdes proviennent peut-être d'un accouplement assez récent, ou peut-être aussi d'un accouplement automnal quoique l'agglomération à la partie postérieure des oviductes soit plutôt forte ».

La présence de spermatozoïdes dans les oviductes de femelles sauvages en hibernation est donc indiscutable bien que la ponte en hiver n'ait été constatée qu'en captivité (donc chez des individus non hibernants). Le maintien en activité des femelles en hiver rompt probablement la quiescence des spermatozoïdes emmagasinés dans les oviductes et provoque artificiellement une ponte précoce.

*Ponte.* Tous les herpétologistes modernes s'accordent en effet pour considérer que la ponte de la Couleuvre à collier ne se fait qu'une fois dans l'année, en juillet dans le centre de la France (nous avons relevé dans les cahiers de Rollinat les dates des 5, 6, 8, 10, 12 (2 fois), 13, 14, 17, 18, 19, 20, 21 (2 fois), 22, 24, 27 et 30 juillet) et en fin juin-début juillet en Angleterre (Malcolm Smith, 1951).

La technique de la ponte a été minutieusement décrite par Rollinat (1934, p. 281-3) et nous n'y reviendrons pas ici.

Les œufs lors de la ponte mesurent en moyenne 21 à 37 × 11 à 24 millimètres d'après Angel (1946).

*Incubation.* Comme chez tous les Reptiles ovipares, la durée de l'incubation varie de façon assez considérable suivant la température et l'humidité. Rollinat la fait varier de 3 à 8 semaines et Malcolm Smith de 6 à 10 semaines. Les éclosions ont le plus souvent lieu dans le centre de la France en septembre, mais peuvent se prolonger jusqu'en novembre (date extrême, 14 novembre). En Angleterre, les éclosions ont été observées généralement en fin août et début septembre. Ponte et éclosion auraient donc lieu un peu plus tôt dans la population anglaise que dans celle du centre de la France.

Le fait que les Couleuvres à collier déposent avec prédilection leurs œufs dans des *amas de fumier*, où la température est généralement légèrement supérieure à celle des autres sols, est digne de remarque. D'autant plus que les anciens naturalistes britanniques ont souvent souligné le fait que les couleuvres pondaient fréquemment autrefois dans les interstices des parois des fours à pain de la campagne anglaise. Cette habitude aurait cessé avec l'abandon de ces fours.

*Éclosion.* L'éclosion a été scrupuleusement décrite par Rollinat (1934, p. 283-4) et nous n'y reviendrons pas. Nous nous bornerons à rappeler ici quelques observations dues à cet auteur et qui nous serviront de points de comparaison dans le prochain chapitre.

A la naissance, la longueur totale des nouveau-nés oscille entre 16,6 et 19 centimètres. A l'âge d'une semaine, les mâles mesurés par Rollinat mesuraient entre 18 (14 + 4) et 19,3 (15 + 4,3) centimètres, alors que les femelles mesuraient entre 16,7 (13 + 3,7) et 17,3 (13,3 + 4) centimètres.

*Maturité sexuelle.* A un an, les mâles élevés en grand terrarium varient entre 23 et 30 centimètres de longueur totale. A deux ans un mâle atteignait 42 (33 + 9) centimètres et à trois ans 52 (40 + 12) centimètres.

La maturité sexuelle a lieu à l'âge de 3 ans chez les mâles en terrarium, mais un peu plus tard chez les femelles. En effet des femelles de 3-4 ans, mesurant 50 à 65 centimètres de longueur totale ne se sont pas encore reproduites et même une femelle de 87 (70 + 17) centimètres était encore immature !

Rollinat avait déjà remarqué chez ses serpents en captivité, qu'après les premières années la femelle grandit plus vite que le mâle et le dépasse beaucoup en grosseur et en longueur. Les chiffres fournis par Angel (1946) et Malcolm Smith (1951) pour les plus grands spécimens montrent aussi parfaitement cette différence.

Pour Smith les mâles sont matures quand ils atteignent environ 50 centimètres et les femelles à partir de 60 centimètres de longueur.

Jusqu'au présent travail le seul fait appuyant l'idée d'une croissance prolongée de *Natrix natrix* était une observation de Carl Edelstam qui, ayant marqué un mâle de 70 centimètres de long (environ 4 ans) nota pendant les quatre années suivantes les tailles respectives de 72, 75, 76,5 et 78 centimètres.

## DÉTERMINATION DE L'ÂGE, CROISSANCE, FÉCONDITÉ ET LONGÉVITÉ

Le but initial de ce travail fut de vérifier le bien fondé de l'observation de Bryuzgin (1939) et de déterminer dans quelle mesure les « anneaux de croissance », observés sur la partie antérieure de l'os pterygomaxillaire des Ophidiens des régions tempérées, étaient bien des « marques annuelles » et pouvaient, de ce fait, être utilisées pour une estimation de l'âge des Serpents.

*Bases théoriques de la détermination de l'âge chez les Reptiles.* — Tous les procédés valables d'appréciation de l'âge des Vertébrés inférieurs proposés jusqu'ici reposent sur la même base théorique : les Vertébrés poecilothermes des contrées tempérées subissent un ralentissement ou même un arrêt de croissance pendant la mauvaise saison, du fait du ralentissement de leur métabolisme pendant l'hibernation. Cet arrêt de croissance se répercute sur le squelette, les écailles permanentes ou les plaques de la carapace, sur lesquels il laisse une trace plus ou moins nette. Si ces traces peuvent être facilement mises en évidence, elles constituent des « marques annuelles » qu'il suffira de dénombrer pour connaître la durée de la croissance, donc l'âge de l'animal — la croissance des Vertébrés poecilothermes se prolongeant pratiquement pendant toute leur vie.

Bien entendu ces traces de ralentissement ou d'arrêt périodique de la croissance ne peuvent être considérées comme des « marques annuelles » que lorsque la croissance n'est ainsi ralentie qu'une fois dans l'année. Supposons qu'au cours de l'été une période de sécheresse prolongée amène une raréfaction importante de la nourriture ; il en résultera aussitôt un freinage de la croissance qui se manifestera par une « marque » analogue à celle causée normalement par l'hibernation. Si ces « marques accidentelles » peuvent être généralement distinguées des « marques annuelles », c'est qu'en général elles sont moins nettes, du fait de la moindre durée du phénomène

ayant entraîné un déséquilibre alimentaire et un ralentissement de métabolisme.

Inversement, s'il s'agit d'un Vertébré poecilotherme vivant dans une contrée tropicale ne présentant pas d'alternances saisonnières nettes — en région de forêt dense hygrophile par exemple — la croissance se poursuivra à un taux constant tout au cours de l'année et aucune « marque annuelle » ne sera détectable. C'est ce que les ichthyologistes ont remarqué chez certains poissons de lacs équatoriaux, le lac Nyassa par exemple (Bertran, Borley et Trewavas). Ce cas est pourtant rare. Dès que l'on sort du domaine de la forêt équatoriale hygrophile toujours verte, il apparaît toujours une alternance de saison humide et de saison sèche qui se répercute sur le taux de croissance des Vertébrés poecilothermes : chez les Poissons la succession de périodes de hautes et basses eaux retentit sur la quantité de nourriture consommée et déclenche l'apparition de marques annuelles (Monod) ; chez les Reptiles l'estivation de la saison sèche a la même action sur la croissance que l'hibernation des espèces plus nordiques.

Rappelons enfin que certains Vertébrés poecilothermes, certains Poissons en particulier, présentent d'importantes variations de régime alimentaire pendant la période de reproduction. Ce jeûne prolongé retentira aussi sur la croissance de l'animal et laissera sa trace sur le squelette et les écailles permanentes.

Une étude éthologique et écologique sérieuse de chaque espèce devra donc être faite avant de tenter l'interprétation des marques traduisant un ralentissement périodique de sa croissance. Tout « anneau de croissance » n'est pas forcément une « marque annuelle ».

Chez les *Poissons*, les « anneaux d'âge » des écailles ont été utilisés avec succès depuis cinquante ans, pour la détermination de l'âge des espèces des régions tempérées (à quelques exceptions près). Dans les eaux tropicales le problème est beaucoup plus complexe et le caractère « annuel » des « anneaux d'âge » constatés sur les écailles n'a pu être établi avec certitude que dans bien peu de cas.

Des marques annuelles du même type ont été également mises en évidence sur les os operculaires (Le Cren, 1947) ainsi que sur les otolithes. Dans ce dernier cas en particulier la lecture des « anneaux d'âge » est aisée pour les premières années ; les « anneaux » sont en effet peu nombreux et présentent entre eux un écart assez grand. Pour les sujets plus âgés au contraire, le problème se complique : les premiers anneaux sont « lus » facilement, mais par la suite le taux de croissance se ralentit et les

« anneaux » deviennent de plus en plus fins et de moins en moins espacés. La détermination exacte de l'âge est alors très délicate et, dans certains cas, devient pratiquement impossible.

Chez les *Batraciens* une méthode de détermination de l'âge basée sur le même principe a été mise au point par Senning (1940) pour *Necturus maculosus*. Sur le parasphénoïde en forme de lame plate et mince, cet auteur a pu distinguer des « anneaux » de croissance qui — du fait de la biologie de cette espèce, ont toutes chances de représenter de véritables « marques annuelles ». Comme chez les Poissons, on remarque que les « anneaux d'âge » sont bien espacés chez le jeune à croissance rapide, puis se rapprochent de plus en plus (et deviennent plus fins) à partir de la maturité sexuelle. Senning a utilisé sa méthode pour établir la courbe de croissance longitudinale de *Necturus maculosus* et il suppose, d'après l'allure de cette courbe, que les « anneaux d'âge » indiquent chez les sujets les plus âgés un âge inférieur à l'âge réel.

Chez les *Reptiles*, ce sont les tortues qui ont fait l'objet des premières tentatives méthodiques de détermination de l'âge, basées sur les lignes concentriques marquant, autour des plaques de la carapace, les arrêts périodiques de la croissance. Là encore, la méthode ne paraît donner des résultats valables que pendant les premières années : Risley (1933) étudiant l'espèce *Sternotherus odoratus* L. a établi que la croissance se fait à un taux uniforme pendant les premières années, puis elle se ralentit après l'âge de 8 à 10 ans. Parker (1929) étudiant *Caretta caretta* aboutit à des conclusions semblables et ajoute que la distinction des différents « anneaux d'âge » n'est guère possible après l'âge de 10 ans, les anneaux étant trop rapprochés les uns des autres.

Chez les *Ophidiens*, c'est au zoologiste russe V.L. Bryuzgin (1939) que revient le mérite d'avoir, pour la première fois, proposé une méthode basée sur ce même principe. Cet auteur utilisa en effet pour ses observations la partie antérieure, élargie en mince palette, de l'os pterygomaxillaire, qui peut facilement être étudié par transparence au binoculaire. En hiver, le métabolisme de l'animal étant très ralenti, l'os grandit à peine et se charge beaucoup moins en sels de calcium. Il apparaît alors une bande étroite et transparente, la « ligne hivernale », contrastant avec la « bande estivale », plus opaque et beaucoup plus large.

Les observations de Bryuzgin ont été faites sur quelques serpents d'Ukraine. Le pterygomaxillaire fut, après prélèvement, « éclairci » à la glycérine pendant 6 heures,

ce qui rend l'os plus transparent et accentue le contraste entre lignes hivernales transparentes et bandes estivales opaques. Bryuzgin se limita par ailleurs à soupçonner la périodicité annuelle de ces marques, mais n'en put fournir la preuve.

*Validité de la méthode des « anneaux de croissance » annuels chez *Natrix natrix*.* — Ce que nous avons dit, dans le premier chapitre de ce mémoire, sur le cycle annuel de la Couleuvre à collier en France, permet d'affirmer que cette espèce ne présente au cours de l'année qu'une seule période prolongée de métabolisme ralenti, la période d'hibernation qui dure en moyenne 5 mois. En dehors de cette période de jeûne absolu et d'inaction forcée qui occupe au moins le tiers de l'année, il peut certes exister des périodes de disette relative pendant les sécheresses de l'été, mais ces accidents ne durent que très peu de temps par rapport à la longueur de l'hibernation et ne doivent, à priori, entraîner que des « marques accidentelles » beaucoup moins nettes que les « lignes hivernales ».

C'est ce que nous avons pu vérifier dès nos premiers examens. L'alternance de « bandes estivales », larges et sombres (bien calcifiées) et de « lignes hivernales », minces et transparentes (peu calcifiées) sur l'extrémité antérieure du ptérygomaxillaire est évidente. Certes, comme on peut s'en rendre compte sur les photographies jointes à ce mémoire, les « bandes estivales » sombres sont souvent interrompues, en partie du moins, par de fines lignes claires correspondant probablement aux périodes de sécheresse de l'été ou à la période de la ponte chez les femelles, mais dans l'ensemble ces « marques accidentelles » se laissent assez bien distinguer des « marques annuelles » quand on compare les deux bords d'un même os et les os de chaque côté.

L'observation de l'os « éclairci » à la glycérine, comme le recommande Bryuzgin, nous a paru par ailleurs insuffisante et nous avons été amené progressivement à modifier la méthode.

A la glycérine, nous préférons actuellement, soit l'éclaircissement progressif à l'eau pour les os de sujets très jeunes (2 à 3 premières années), soit l'éclaircissement au xylol pour les individus ayant atteint la maturité sexuelle. L'action du xylol est presque immédiate et doit être suivie sous le binoculaire; on voit alors progressivement apparaître et se dissocier les différents « anneaux d'âge » — beaucoup mieux que sur n'importe quelle photographie. Quand l'os est devenu trop transparent et que le contraste entre les différents anneaux d'âge s'atténue,

il suffit de chasser le xylol par l'alcool et de faire sécher l'os qui reprend son aspect initial. C'est de cette façon, en confrontant attentivement les résultats obtenus pour chacun des deux ptérygomaxillaires, qu'ont été obtenues les estimations d'âge dont il sera fait état dans les pages qui suivent.

Chez le très jeune sujet (pl. 11), né depuis quelques semaines, l'extrémité antérieure du ptérygomaxillaire a une forme très comparable à celle de l'adulte, mais une structure très différente : on ne constate aucune alternance de bandes sombres et claires et l'os est parfaitement homogène et très transparent.

Chez les individus de taille moyenne (pl. 11-12) l'os augmente progressivement de volume, aussi bien dans le sens axial que dans le sens transversal et en épaisseur. La partie centrale de l'os — correspondant à la partie déjà existante lors de l'éclosion — se calcifie et devient beaucoup plus opaque. Par éclaircissement au xylol cependant cette portion initiale de l'os reste en général parfaitement reconnaissable et la première « ligne hivernale » peut en général être assez facilement repérée.

Les « bandes estivales » des premières années sont ordinairement bien nettes et faciles à dénombrer. De temps à autre, elles sont interrompues par endroit par de fines lignes claires ne les entamant pas en totalité en règle générale; ce sont des « bandes accidentelles » souvent plus marquées d'un côté que de l'autre. Au fur et à mesure que le sujet est plus long (donc plus vieux) les « bandes estivales » deviennent moins larges et ceci se continue jusqu'au bord antérieur (base) de la palette du ptérygomaxillaire. Ce bord lui-même coïncide, soit avec une bande sombre si le serpent a été sacrifié en été, soit avec une ligne claire si l'animal a été sacrifié en hiver, au début du printemps, ou après plusieurs mois de jeûne. Ceci est souvent le cas chez les sujets maintenus en captivité depuis très longtemps et irrégulièrement nourris.

Chez les plus gros individus (les plus âgés) les dernières bandes estivales sont souvent difficiles à séparer avec netteté et, dans ce cas, l'estimation de l'âge ne peut être faite qu'à 2 ou 3 ans près. De plus, chez ces sujets l'os est très épais et calcifié et la « lecture » des premiers « anneaux d'âge » peut devenir difficile. Dans les cas les plus douteux, il se peut que l'estimation de l'âge des plus vieux sujets ne soit exacte qu'à 3 ou 4 ans près, mais étant donné la forte longévité des Reptiles, l'erreur possible n'est pas très considérable.

Nous avons donc vu jusqu'ici un premier fait important : l'os ptérygomaxillaire de la jeune Couleuvre à col-

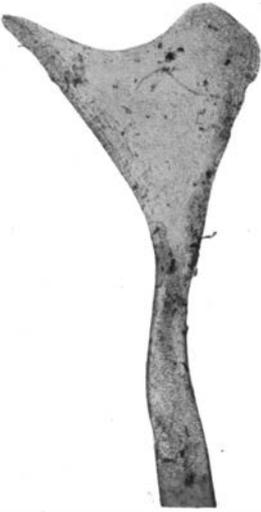
lier sacrifiée pendant les mois suivant sa naissance ou pendant le premier hivernage ne présente aucune alternance de bandes sombres et claires. C'est ce qui ressort de l'examen des deux jeunes sujets de notre collection nées au Vivarium et sacrifiées à l'âge de 7 et de 9 mois et ne s'étant pratiquement pas alimentées pendant toute cette période. Par ailleurs le nombre de bandes sombres et claires augmente progressivement avec la taille et l'âge du sujet.

Reste à prouver que ces marques sont bien annuelles et non irrégulières; la meilleure manière de l'établir serait certes d'étudier les pterygomaxillaires de sujets sauvages d'âge connu. Mais en l'absence de toute tentative antérieure de marquage à grande échelle, la chose est malheureusement pour l'instant impossible. Nous disposons cependant d'une indication indirecte qui équivaut presque à une certitude : l'équivalence entre la longueur de nos sujets de 3 et 5 ans (âge déterminé d'après la méthode de Bryuzgin) et la longueur des 3 sujets élevés par Rollinat dans ses terrariums de plein air (graphique 2).

Le caractère annuel des « marques de croissance » découvertes pour la première fois par Bryuzgin sur le pterigomaxillaire paraît donc des plus probables dans le cas des Couleuvres à collier de notre pays. Signalons incidemment qu'il nous paraît en être de même pour *Vipera aspis*, d'après les quelques observations préliminaires que nous avons faites sur cette espèce.

*Croissance de Natrix natrix dans les conditions de vie normales de l'espèce.* — Nous donnons ci-après (Tableaux 1 et 2 et Graphiques 2 à 10) les divers résultats que nous avons pu obtenir sur les dimensions, le poids et la scutellation de 113 couleuvres des deux sexes dont nous avons déterminé l'âge par la méthode précédemment décrite.

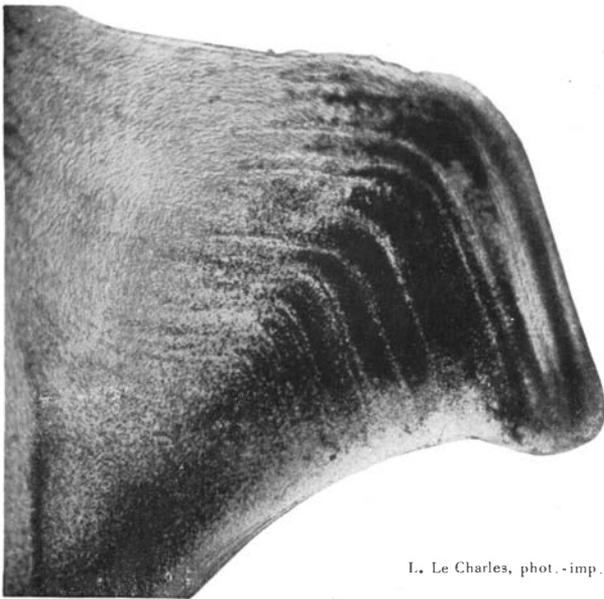
Ces 113 couleuvres comportent 65 mâles, 46 femelles et 2 jeunes dont le sexe n'a pu être déterminé avec certitude. Cette disproportion entre le pourcentage des deux sexes dans notre population échantillon ne correspond certainement pas à une inégalité de sex-ratio chez les *Natrix natrix* adultes au bénéfice des mâles. Rollinat a remarqué qu'à la naissance les sexes étaient en nombre égaux et Mertens cite une observation personnelle montrant que les sexes se trouvent très probablement en nombre égal dans les populations sauvages de cette espèce. Par ailleurs tous les auteurs soulignent le fait que les femelles sont au contraire plus fréquemment capturées que les mâles; leur taille plus grande à âge égal (comme nous



Pterygomaxillaire  
de la couleuvre n° 5  
âgée de 6 mois



Pterygomaxillaire de la couleuvre n° 13  
âgée de 4 ans environ

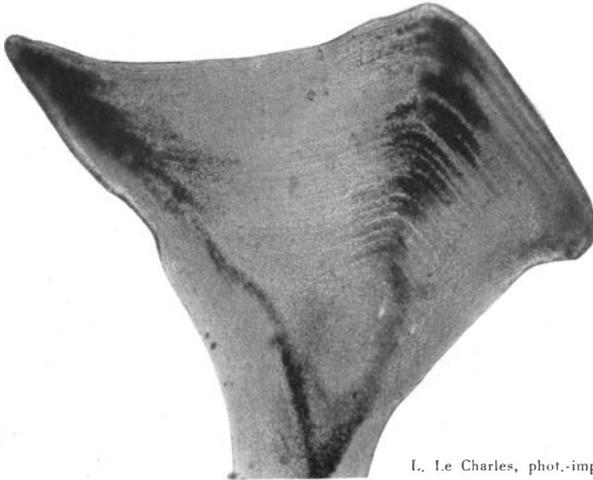


L. Le Charles, phot. -imp.

Pterygomaxillaire de la couleuvre n° 23, âgée de 10 à 11 ans



Pterygomaxillaire de la couleuvre n° 15, âgée de 11 à 12 ans



L. I.e Charles, phot.-imp.

Pterygomaxillaire de la couleuvre n° 3, âgée de 16 ans environ

le verrons par la suite) et leur moins grande vivacité d'allure expliquent certainement cette différence de fréquence de capture.

La grande majorité des *Natrix natrix* qui font l'objet de ce travail viennent des environs de La Roche-sur-Yon (Vendée), 18 individus seulement provenant du Maine-et-Loire, 10 du Gers, 9 de Loire-Inférieure et 4 des environs de Paris.

*Croissance longitudinale* : Le graphique 2 permet de comparer l'évolution de la longueur de la tête et du corps dans les deux sexes, de la naissance à la 19<sup>me</sup> année.

La longueur de la tête et du corps a été mesurée de l'extrémité du museau à l'ouverture du cloaque, à l'exclusion de la queue. On sait en effet que la longueur de la queue est, chez les Ophidiens, un caractère sexuel secondaire et que l'appendice caudal est constamment plus long chez les mâles que chez les femelles. De plus il est fréquent que l'extrémité de la queue manque chez les individus sauvages, ce qui éliminerait beaucoup de sujets.

Aux mesures concernant 113 individus étudiés par nous, nous avons ajouté les quelques chiffres indiqués par Rollinat et concernant les rares sujets élevés par cet auteur, de la naissance à l'âge de cinq ans. Ces points (entourés d'un cercle) sont pour nous des repères très utiles et nous confirment que l'allure de notre courbe doit se rapprocher de très près de la réalité.

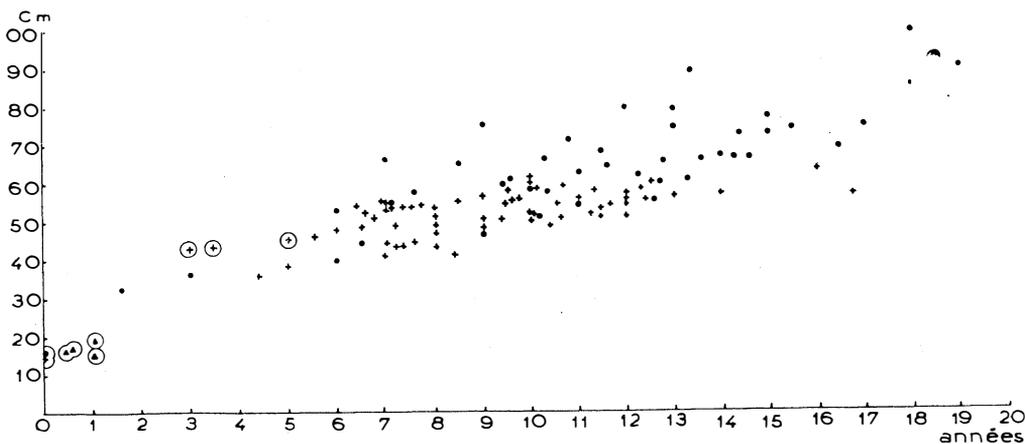


FIG. 2. — Variation de la longueur du corps en fonction de l'âge. Cercles noirs, femelles ; croix, mâles ; triangles, sexe indéterminé. Les cercles entourent les chiffres des sujets témoins d'âge connu.

Trois remarques s'imposent d'emblée devant cette courbe : tout d'abord, *les femelles sont, à âge égal, généralement plus longues que les mâles*. Ainsi leur longueur (tête + corps) croît de 14 à 99 centimètres, alors que les mâles croissent seulement de 14 à 63 centimètres. Il y a là un phénomène qui concorde parfaitement bien avec les quelques observations antérieures faites sur ce sujet : Les chiffres de Mertens montrent par exemple que les individus les plus gros connus de *Natrix natrix* sont toujours des femelles (1) et Rollinat avait de son côté remarqué que, passé l'âge de la maturité sexuelle, la croissance des femelles était plus rapide que celle des mâles.

Le fait que notre courbe mette bien en évidence ce dimorphisme sexuel de la taille est un autre argument en faveur de la validité de la méthode de Bryuzgin. En effet les os pterygomaxillaires des femelles sont — à âge égal — beaucoup plus gros que ceux des mâles et pourtant ils comptent le même nombre d' « anneaux de croissance ».

La seconde remarque qui s'impose est le *caractère continu de la croissance longitudinale*, de la naissance à l'âge de 19 ans au moins. Certes le taux de croissance est beaucoup plus grand chez les jeunes sujets (pendant les 2 premières années surtout) que chez les « adultes », mais on ne voit pas apparaître ici le « plateau » si caractéristique de la période de maturité des Vertébrés homéothermes. Chez ces derniers, en effet, le poids peut continuer à augmenter chez l'adulte mature et même chez l'individu en pleine période d'involution sénile, mais il ne s'agit pas d'une continuation de la croissance, comme le montre l'étude de la croissance staturale; il s'agit simplement d'accumulation de graisses de réserve (le phénomène est particulièrement net chez les rongeurs dits « de laboratoire », à activité réduite et à alimentation surabondante), pouvant même masquer l'involution sénile des différents organes et tissus.

Chez les Vertébrés poecilothermes au contraire, rien de semblable n'a été constaté. Dans les populations sauvages tout au moins, la croissance persiste, atténuée mais présente, chez les sujets les plus âgés. Pour les Poissons, le phénomène apparaît clairement quand on étudie les multiples courbes de croissance établies pour les espèces marines ou d'eau douce d'intérêt économique. La monogra-

(1) Les longueurs totales maximum données par Mertens pour *Natrix natrix* sont de : 205, 180 et 126 centimètres. Le même auteur dit ne jamais avoir étudié de mâle atteignant un mètre.

phie de Bachman (1938) en fournit maints exemples (1) qu'il ne paraît pas nécessaire de reproduire ici.

Chez les Batraciens, l'étude de Senning sur *Necturus maculosus* plaide en faveur de la même façon de voir : croissance ralentie mais encore présente chez les plus vieux sujets.

Pour les Reptiles nous disposons également de quelques faits d'observation qui appuient nos constatations. Les deux *Testudo graeca* suivies par Flower (1947) pendant 39 ans continuaient encore à croître à cet âge respectable. Les observations de Heyrend et Call (1951) et Fitch (1949) sur le *Crotalus viridis* plaident dans le même sens. Bergman (1949, 1950, 1951) donne pour trois Ophidiens des Indes néerlandaises, *Natrix vittata*, *Lapemis hardwickei* et *Homalopsis buccata*, des courbes de croissance (estimées) qui ont absolument la même allure que la nôtre. Enfin la courbe de croissance (également estimée) donnée par Saint Girons (1946) pour *Vipera aspis* est également du même type.

Il semble donc que, dans les populations sauvages, les Reptiles croissent pendant toute leur vie, plus lentement cependant à la fin qu'au début. Faut-il en conclure, comme on l'a fait parfois, que la croissance persiste même chez les plus vieux individus (très rares dans les populations naturelles, plus fréquents en captivité) et que l'évolution sénile soit inconnue chez les Poecilothermes ? Avec F. Bourlière (1953), nous ne le pensons pas et reviendrons sur ce point dans les pages qui suivent, mais cette involution sénile (qui se traduit par exemple par une baisse de fécondité des plus vieux sujets) est toujours une exception dans les populations sauvages où les très vieux individus sont extrêmement rares.

La dernière remarque que nous suggère le graphique n° 2 est la très grande variabilité de la taille des mâles, et surtout des femelles, à un âge déterminé et malgré l'uniformité des conditions écologiques. La croissance n'est donc pas seulement prolongée (pratiquement continue) mais aussi indéterminée. La taille de l'adulte est très variable, beaucoup plus que chez les homéothermes.

*Scutellation.* L'estimation précise de l'âge des Ophiidiens étant jusqu'ici impossible, il n'existe jusqu'ici que

(1) Une exception intéressante mérite d'être signalée cependant, celle de *Gambusia affinis*, bien étudiée à ce point de vue par Krumholz (1948). Chez cette espèce « annuelle » les femelles seules continuent à croître jusqu'à leur mort, les mâles grandissant très peu après leur maturité sexuelle.

quelques données sur la variabilité de la scutellation entre jeunes et adultes.

Mertens (1947) souligne la grande variabilité des écailles de la tête chez les *Natrix natrix* jeunes, comparativement aux adultes. Ainsi, sur 223 adultes, 4,4 % présentent une anomalie des préoculaires et 13 % une anomalie des postoculaires; sur les 60 jeunes au contraire, 6,6 % présentent une anomalie des préoculaires et 26,6 % une anomalie des postoculaires. Pour les écailles temporales, Mertens note 31,8 % d'anomalies chez les adultes, contre 43,3 % chez les jeunes; pour les écailles labiales inférieures, 23,7 % d'anomalies chez les adultes et 38,3 % chez les jeunes. Seules les labiales supérieures ne présentent pas d'anomalies plus nombreuses chez les jeunes couleuvres que chez les adultes. Dunn (1942) avait, de son côté, attiré l'attention sur un phénomène analogue chez les Ophidiens d'Amérique du Nord, tout en insistant sur la stabilité de la scutellation chez un même individu au cours de son cycle vital.

Une seule explication paraît donc pouvoir rendre compte de ce phénomène : les anomalies de scutellation seraient génétiquement liées à d'autres caractères qui handicaperaient sérieusement les sujets présentant ces anomalies morphologiques en apparence incapables de donner prise par elles-mêmes à la sélection. Il en résulterait un taux de mortalité plus élevé des individus à scutellation anormale, d'où leur disparition progressive de la population.

Notre échantillon de population n'est pas assez considérable pour nous permettre de confirmer ou d'infirmier les observations des auteurs précités. Tout ce qu'il nous est possible de dire, c'est que *les sujets présentant un*

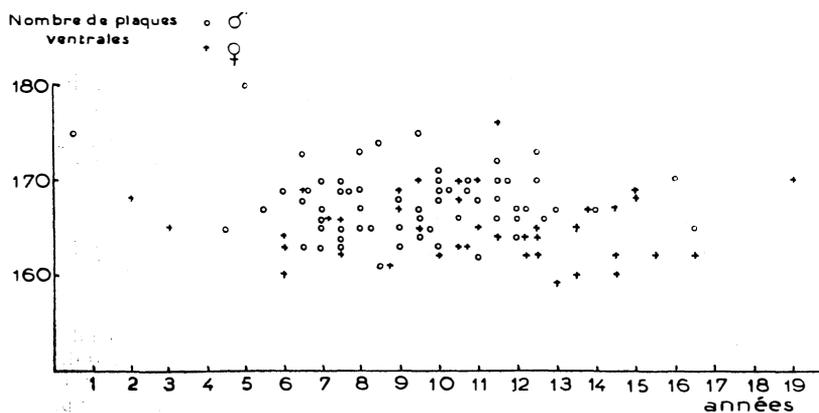


FIG. 3. — Nombre de plaques ventrales en fonction de l'âge.

nombre de plaques ventrales (1) supérieur à 170 sont toujours des sujets de moins de 13 ans. Il est regrettable que les jeunes sujets soient toujours (probablement du fait de leur petite taille et de leur agilité) si rares dans les récoltes, car ce point mériterait une étude plus approfondie.

Un caractère qui ressort au contraire nettement de nos observations (graphique 4) est la *différence entre les deux sexes* en ce qui concerne le nombre de plaques ventrales. Notre histogramme montre en effet que, chez les femelles, le nombre de plaques ventrales varie de 159 à 176 alors que chez les mâles il varie de 161 à 180. *Les mâles paraissent donc avoir un nombre de plaques ventrales plus grand que les femelles, bien qu'à âge égal ces dernières soient beaucoup plus grandes.* Là encore nous trouvons une tendance qui paraît générale chez les Ophiidiens (Mertens, 1947), bien que de signification obscure.

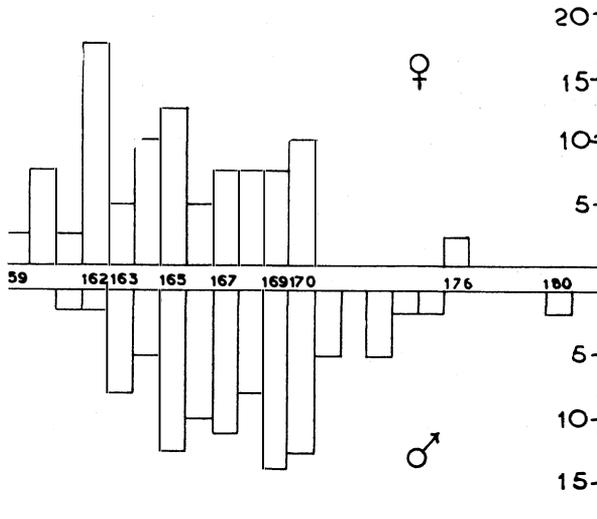


FIG. 4. — Variation du nombre de plaques ventrales chez nos couleuvres françaises. En ordonné, nombre d'individus.

Remarquons en passant que nos chiffres confirment le bien fondé de l'attribution des couleuvres de France à la sous-espèce *helvetica*. Mertens donnant comme caracté-

(1) Les plaques ventrales ont été comptées depuis la première (plus large que longue), jusqu'à la paire de plaques anales (inclusivement).

téristique de cette forme un nombre de plaques ventrales variant de 157 à 179.

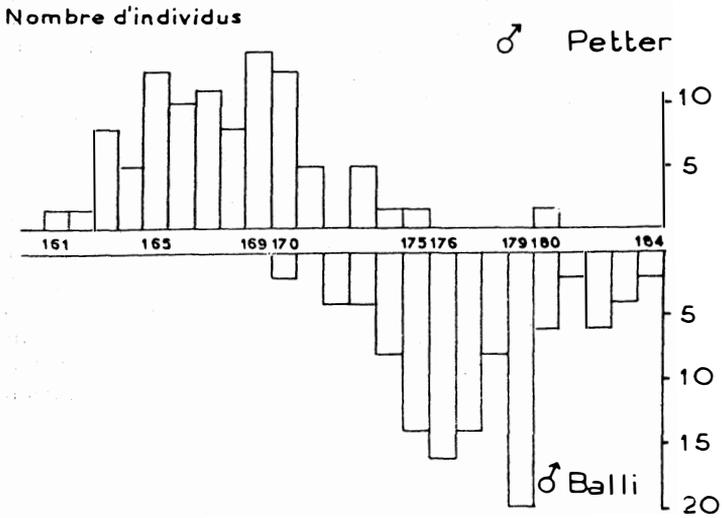


FIG. 5. — Variation du nombre de plaques ventrales chez les mâles de France (en haut) et d'Italie (en bas).

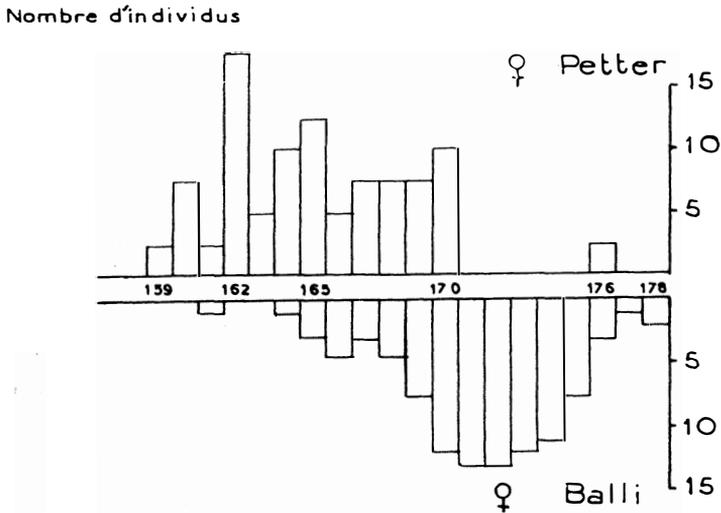


FIG. 6. — Variation du nombre de plaques ventrales chez les femelles de France (en haut) et d'Italie (en bas).

La comparaison de nos chiffres avec ceux de Balli (1941) concernant des couleuvres de l'Italie du nord (gra-

priques 5 et 6) montre bien la netteté de la différence entre les populations française et italienne de *Natrix natrix* : qu'il s'agisse des mâles ou des femelles, *les couleurs italiennes ont toujours plus de plaques ventrales que les couleurs de France.*

Cette différence de scutellation est très probablement attribuable à la différence de température moyenne existant entre les deux pays. Aucune expérience systématique ne paraît avoir été entreprise à ce sujet chez les Ophiidiens d'Europe, mais Fox (1948) a montré qu'il était possible de faire varier le nombre de plaques ventrales de *Thamnophis elegans atratus* en soumettant les femelles gravides à des températures différentes. Celles soumises à la température la plus élevée eurent des jeunes qui présentèrent un nombre de plaques ventrales plus grand que les descendants de celles soumises au froid. D'autres différences significatives furent observées dans le nombre de labiales supérieures, de sous-caudales, de postoculaires, etc. On sait également que, chez les Poissons, il y a souvent modification du nombre de vertèbres d'une espèce donnée avec la température (voir par exemple le cas de *Fundulus heteroclitus* étudié par M.L. Gabriel, 1944).

*Croissance pondérale.* Notre échantillon de population est trop limité pour qu'il soit possible d'en tirer des déductions très précises sur la croissance relative de différents organes dont nous avons systématiquement noté le poids au cours de notre enquête.

L'absence de tout document sur la croissance relative chez les Serpents nous incite cependant à publier nos chiffres qui, tels quels, pourraient néanmoins servir de points de comparaison pour des recherches ultérieures.

La courbe de *croissance pondérale totale* (logarithme du poids en fonction du temps, graphique 7) nous montre déjà — malgré la rareté des jeunes individus — que la croissance pondérale paraît se poursuivre à un taux uniforme pour les deux sexes jusqu'à l'âge de 5 ans. A partir de la sixième année (qui correspond à une longueur corporelle de 40-50 centimètres dans notre population) les femelles deviennent nettement plus grosses que les mâles et elles le resteront par la suite, le poids des plus vieilles femelles pouvant atteindre le double, et plus, de celui des mâles.

Remarquons, en passant, que la maturité sexuelle des mâles aurait lieu à l'âge de 3 ans et celle des femelles vers la 4<sup>e</sup>-6<sup>e</sup> année d'après Rollinat et Malcolm Smith; mais, dans le cas de ces dernières, la maturité est fréquemment retardée, Rollinat citant des femelles immatures de 60 à 70 centimètres de longueur corporelle.

La fin de la première étape de la croissance pondérale totale paraît donc se situer *après* la maturité sexuelle, quand la croissance se ralentit nettement; cette seconde étape semble se poursuivre jusqu'à l'âge de 10-12 ans, après lequel la croissance pondérale (beaucoup plus que la croissance staturale) se ralentit considérablement.

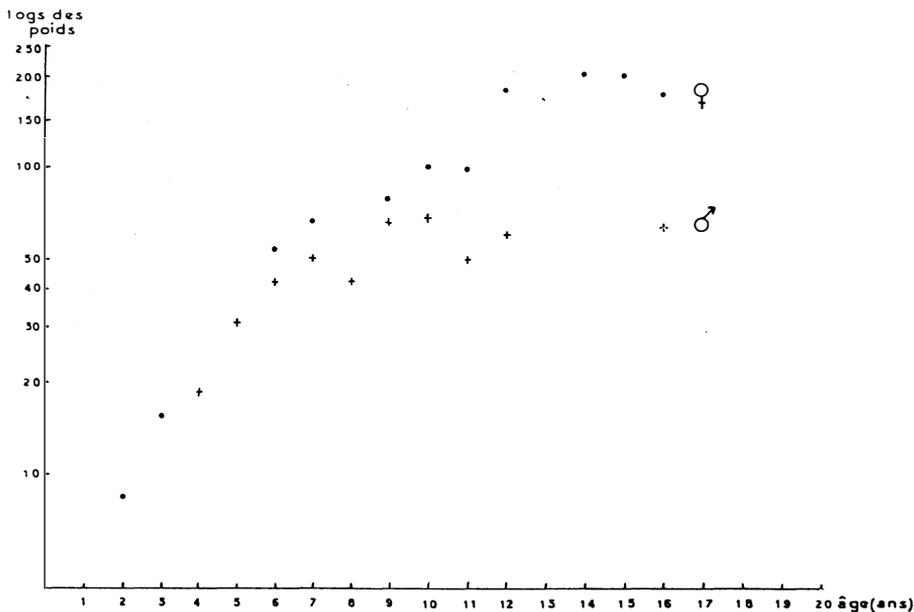


FIG. 7. — Variation du poids en fonction de l'âge.

En ce qui concerne le *poids des différents organes* on ne disposait, avant la présente étude, que des chiffres de Balli pour le foie. Ces chiffres constituent pour nous un point de comparaison précieux : en effet, si cette série ne comprend pas de très vieux sujets (de poids supérieur à 80 grammes) la série de Balli est au contraire plus riche que la nôtre en sujets jeunes. Les logarithmes de ces poids s'alignent sur une droite de pente uniforme; la croissance relative du foie chez *Natrix natrix* paraît donc se faire d'une façon régulière, sans point critique net, dans un sexe comme dans l'autre, au moment de la maturité sexuelle.

Nos courbes concernant les poids du foie, du pancréas, des reins, et des testicules pour les mâles, sont d'une précision beaucoup plus faible à cause du trop petit

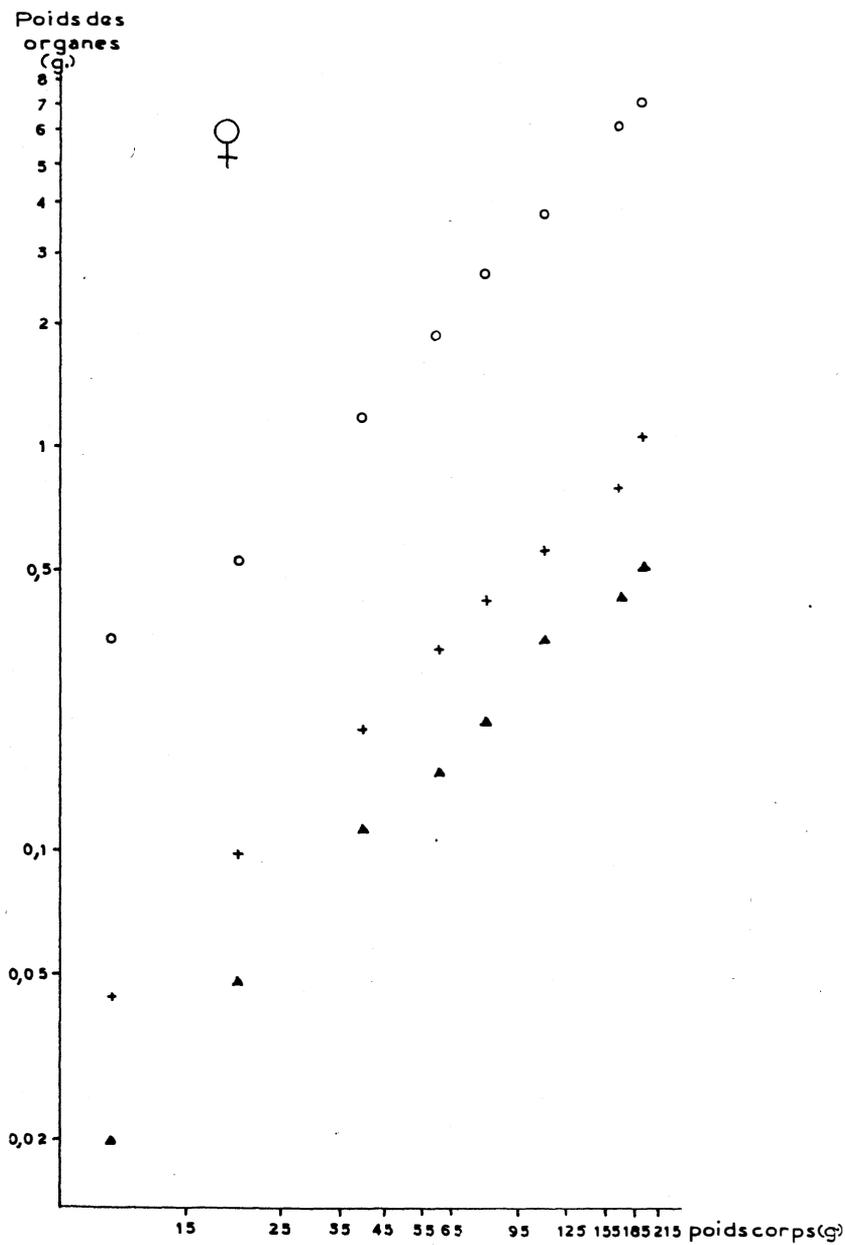


FIG. 8. — Variation du poids des organes chez les femelles en fonction du poids total. Coordonnées logarithmiques. Cercles clairs, foie ; croix, reins ; triangles noirs, pancréas.

nombre de données. Toutefois, pour les femelles au moins, la croissance pondérale relative semble être uniforme.

En ce qui concerne les mâles, la question est plus douteuse : pour le pancréas, le rein, et le testicule, l'existence d'un point critique paraît possible, mais, étant don-

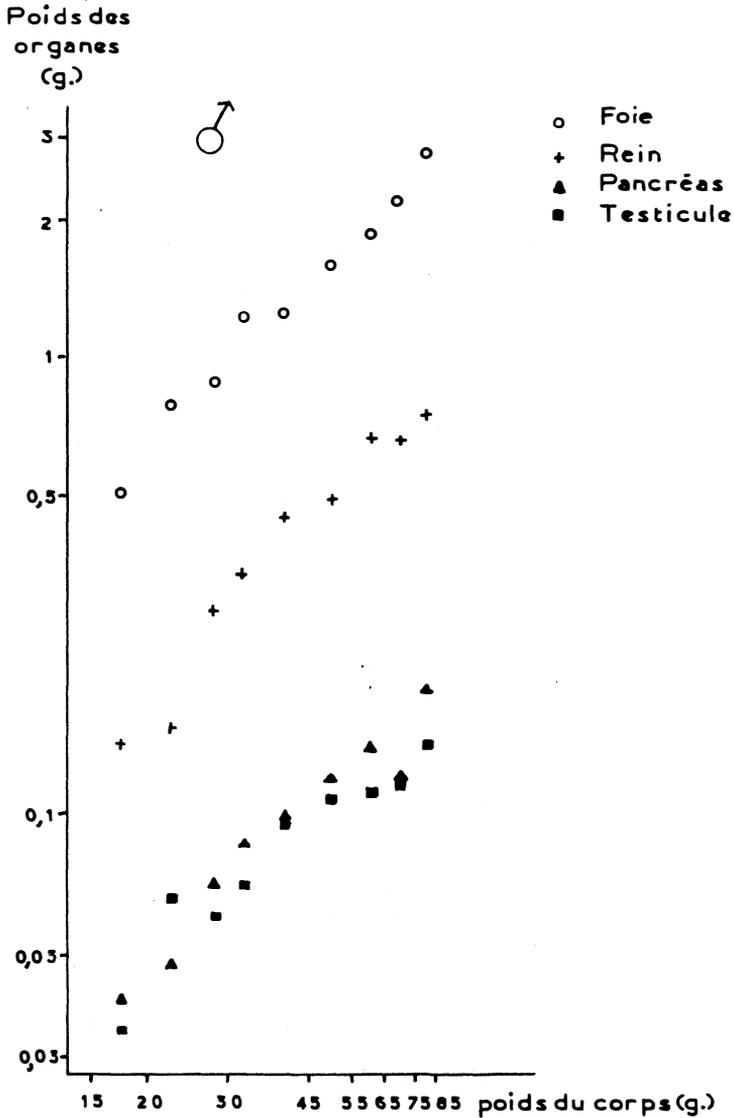


FIG. 9. — Variation du poids des organes chez les mâles en fonction du poids total. Coordonnées logarithmiques.

né la petitesse de notre échantillon on ne peut rien affirmer avec certitude. Le fait que le graphique des femelles semble ne pas en présenter, inclinerait plutôt à penser qu'il en est de même pour les mâles (fig. 8 et 9).

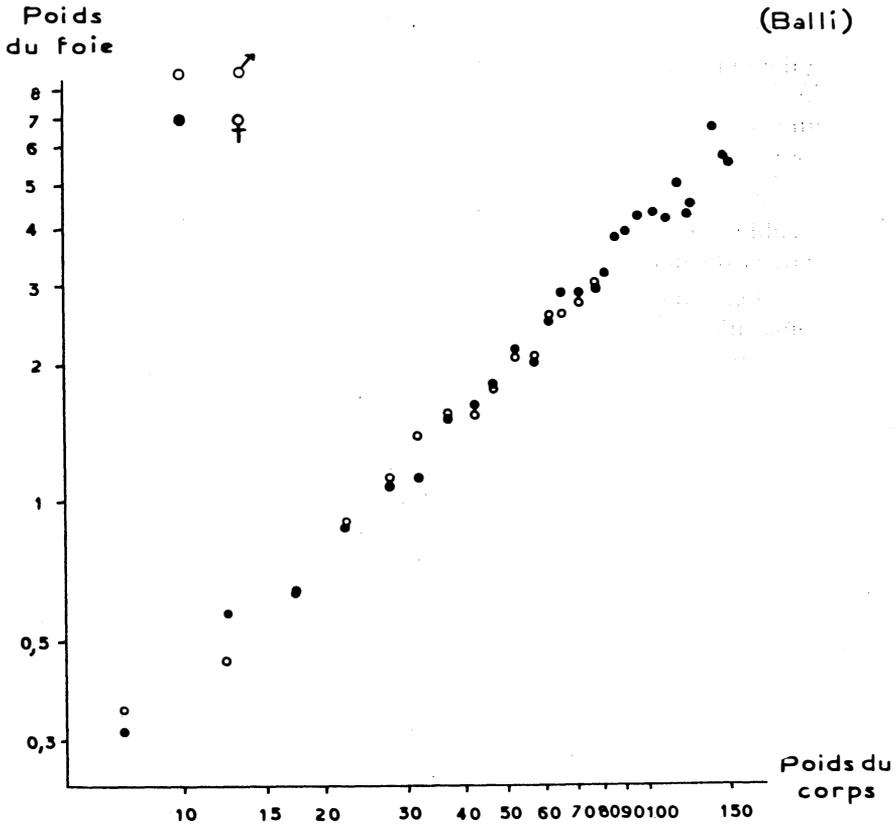


FIG. 10. — Variation du poids du foie en fonction du poids total. Chiffres de Balli. Coordonnées logarithmiques.

Notons enfin que les poids des organes des cinq plus vieux individus, mâles comme femelles, qui n'ont pas été représentés sur notre graphique, se situent nettement au-dessous des valeurs de ceux qui les précèdent immédiatement. Il pourrait donc y avoir une involution pondérale chez les plus vieux individus, mais ici encore, on ne peut conclure d'après l'examen d'un si petit nombre d'individus.

Remarquons que, à poids total égal, les reins sont toujours plus lourds chez les mâles que chez les femelles. Cette différence de poids correspond à un caractère sexuel secondaire; chez le mâle, la dernière portion du tube urinaire est transformée en segment sexuel, comportant des cellules très volumineuses et bourrées de sécrétions.

*Teneur en eau des organes et croissance.* Nous avons également mentionné, pour un certain nombre de sujets d'âge connu, la teneur en eau de certains organes. Aucune différence significative ne paraît se manifester avec l'âge, de 5 à 19 ans.

*Fécondité.* Nous avons, toutes les fois où cela a été possible, dénombré le nombre d'œufs présents dans les ovaires de nos femelles.

Nos résultats sont résumés dans le graphique 11. Ils montrent de façon très nette que le nombre d'œufs augmente progressivement avec la taille et l'âge.

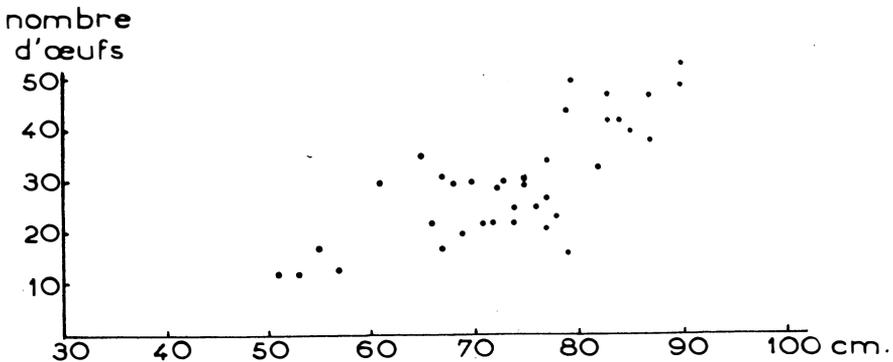


FIG. 11. — Variation de la fécondité (nombre d'œufs par ponte) en fonction de la taille (longueur du corps) chez *Natrix natrix*.

Ceci est d'ailleurs confirmé par les données d'observation d'autres naturalistes. Rollinat avait déjà noté que chez *Natrix natrix* le nombre d'œufs par ponte varie considérablement, de 16 à 51 suivant les femelles. Un dépouillement de ses notes inédites nous a permis d'établir une corrélation encore plus nette entre le nombre d'œufs pondus par une femelle et la taille de cette dernière, comme en témoignent les chiffres suivants qui ont été inclus dans notre graphique.

longueur	nombre d'œufs	longueur	nombre d'œufs
57	13	78	23
67	17	79	16
70	30	79	44
71	22	82	33
72	22	83	42
73	30	83	47
74	22	84	42
75	31	85	40
75	31	87	38
76	25	87	47
77	27	90	53
77	21		

Faut-il en conclure, comme on l'a fait parfois, que la fécondité des Serpents, comme celle des Vertébrés poecilothermes, augmentait régulièrement avec la taille (donc avec l'âge) à l'inverse de ce que l'on observe chez les homéothermes ? Il ne le semble pas.

En effet, Raitt (1933) dans son étude classique de la fécondité du Haddock, avait déjà attiré l'attention sur une probable diminution de la fécondité chez les individus les plus vieux (à partir de l'âge de 6 ans), alors que, de la 2<sup>e</sup> année jusqu'à la 5<sup>e</sup>, le nombre d'œufs augmente régulièrement de 31.000 à 224.000 par poisson.

En ce qui concerne les Ophidiens, les observations de L.M. Klauber (1936) sur *Crotalus confluentus* parlent également dans le même sens, et indiquent une légère diminution du nombre d'œufs pondus chez les plus grosses femelles (graphique 12).

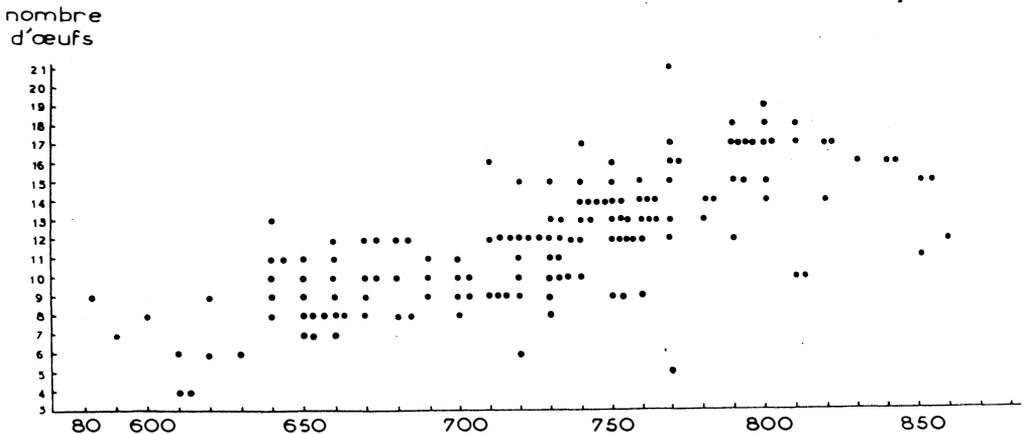


FIG. 12. — Variation de la fécondité (nombre d'œufs par ponte) en fonction de la taille (longueur du corps) chez *Crotalus confluentus*. Chiffres de Klauber.

Rappelons également que, chez les très vieux mâles de *Vipera berus* étudiés par lui au Danemark, Volsøe (1944) a trouvé que « les testicules ne suivaient plus la croissance de l'animal », ce qui paraît traduire une certaine involution sénile des glandes génitales mâles.

Cet ensemble d'observations nous amène plutôt à penser qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre l'évolution de la fécondité avec l'âge chez les Vertébrés poecilothermes et chez les Vertébrés homéothermes. Chez ces derniers, le maximum de fécondité est généralement observé peu après la maturité sexuelle et la fécondité décroît ensuite régulièrement. Pour la Poule domestique par exemple (seule espèce pour laquelle nous disposions de statistiques valables) le nombre d'œufs pondus par an décroît régulièrement de la première année à la dixième. Chez les Reptiles et les Poissons au contraire, la fécondité augmente lentement et régulièrement pendant la majeure partie de la vie, ne déclinant que chez les individus les plus âgés. Le rythme d'évolution de la fécondité est comparable mais, chez les Vertébrés poecilothermes à croissance prolongée, la fécondité augmente tant que la croissance de l'organisme (et des ovaires) continue.

*Longévité* : La méthode de détermination de l'âge que nous avons employée montre que la plus âgée des *Natrix natrix* de notre série devait être âgée de 19 ans. Un tel âge peut paraître très élevé à première vue pour un animal de la taille de la Couleuvre à collier. Il est au contraire tout à fait plausible pour qui connaît la remarquable longévité des Reptiles.

Sans parler des Chéloniens qui détiennent avec certitude le « record » de longévité des Vertébrés (*Testudo sumairei*, 152 ans; *Terrapene carolina*, 123 ans; *Testudo graeca*, 102 ans, Flower, 1925), nous ne ferons que rappeler l'observation de l'Orvet ayant vécu 32 ans en captivité et celle de la *Vipera aspis* conservée par P. Roux pendant plus de 25 ans !

## LE CYCLE ANNUEL D'ACTIVITÉ TESTICULAIRE DE *NATRIX NATRIX*

Au cours de notre étude sur la détermination de l'âge de *Natrix natrix* nous avons été amenés à étudier le cycle d'activité spermatogénétique, fort peu de documents existant sur le cycle annuel d'activité des Ophidiens. La meilleure étude sur ce sujet est incontestablement le travail de Volsøe (1944) sur *Vipera berus*. Nous n'avons pas ici la prétention de présenter un travail aussi exhaustif, mais seulement de donner quelques indications préliminaires sur le cycle annuel de la spermatogénèse.

D'après Volsøe, le cycle d'évolution du testicule de *Vipera berus* se déroule de la façon suivante : les spermatogonies se multiplient activement pendant les mois de mai-juin et juillet. En août, les tubes séminifères sont occupés en majorité par des spermatoctes primaires, qui donnent des spermatoctes secondaires durant les mois de septembre et octobre.

Les spermatides sont formées juste avant l'hibernation, et, à ce stade, le testicule entre en repos. Vers le milieu d'avril de l'année suivante, a lieu la production de spermatozoïdes, et ceux-ci restent dans les canaux déférents jusque fin juin.

Volsøe remarque d'ailleurs qu'on peut trouver des spermatozoïdes pendant toute la période d'activité; en particulier, il peut s'en former quelques-uns avant l'hibernation, mais ceux-ci sont probablement destinés à dégénérer avant l'hiver, et il est douteux qu'ils soient doués de pouvoir fécondant. Quant à ceux formés après le mois de juin, ils sont toujours en petit nombre.

L'examen des testicules de *Natrix natrix* suggère une évolution assez différente. Comme nous l'avons mentionné antérieurement, Rollinat avait déjà observé que les Couleuvres possédaient pendant l'hibernation une réserve de sperme destinée à l'accouplement au printemps suivant.

Nos observations ont porté sur 37 Couleuvres, échelonnées de fin mars à décembre.

Mars 3 coulevres

n° 76 du 28 mars

77 du 30 mars

78 du 30 mars

Les coupes des testicules de ces trois exemplaires ont un aspect semblable. Les spermatogonies y sont les plus nombreuses, occupant la position la plus externe dans le tube séminifère, sur 2 ou 3 rangs, en bordure de la membrane ; quelques noyaux sont en mitose. Il ne semble pas possible de distinguer les spermatogonies primaires des secondaires.

Dans la lumière des tubes, il y a quelques spermatozoïdes, et de rares spermatocytes ; les canaux déférents, au contraire, sont bourrés de spermatozoïdes, apparemment en bon état.

Les cellules de Sertoli sont localisées, en général, en bordure de la membrane du tubule. Mais il arrive qu'elles se dispersent dans toute l'épaisseur de l'épithélium, atteignant presque la lumière du tubule. Leur noyau, volumineux est de forme variable, irrégulière, tantôt allongée, tantôt conique, cas le plus fréquent pour les noyaux qui bordent la membrane. Il est moins colorable que les noyaux des autres cellules, et contient le plus souvent un nucléole très foncé. Les cellules de Sertoli sont souvent en état de division — nous n'avons rencontré aucun cas de mitose, mais toujours des divisions par amitose. On peut observer tous les intermédiaires depuis les cellules à ligne de séparation à peine marquée, jusqu'au couple de cellules semblables, encore très rapprochées l'une de l'autre. On peut même voir parfois un groupe de 5 à 6 cellules de Sertoli, rassemblées, semblant toutes provenir de divisions successives d'une même cellule.

Les cellules interstitielles sont groupées en petits amas entre les tubes.

Avril 6 coulevres

n° 79 du 7 avril

81 du 14 avril

82 du 14 avril

84 du 15 avril

85 du 21 avril

86 du 21 avril

Ces sujets ne présentent pas beaucoup de différences avec les précédents. Les spermatogonies sont encore les plus nombreuses ; beaucoup sont en mitose, surtout chez 2 exemplaires.

Les cellules de Sertoli, toujours en amitose, sont répandues dans toute l'épaisseur de l'épithélium germinal.

Chez les deux derniers, on peut déjà voir, vers le centre du tubule, de nombreux spermatocytes primaires en division, à noyau très volumineux.

Dans certains tubes, le centre est encore occupé par quelques spermatozoïdes retardataires. Les canaux déférents en renferment beaucoup.

Le tissu interstitiel s'est considérablement accru : les cellules, beaucoup plus nombreuses, enveloppent complètement les tubes séminifères. Par endroits, les noyaux de cellules interstitielles apparaissent en division.

Mai 9 coulevres

N° 87 du 4 mai

88 du 4 mai

89 du 6 mai

90 du 6 mai

N° 3 du 13 mai

7 du 20 mai

51 du 25 mai

54 du 29 mai

91 du 13 mai

Les spermatogonies dominent chez quelques exemplaires, tandis que chez d'autres, leur nombre est en nette décroissance. Les noyaux de Sertoli, beaucoup plus gros que ceux des spermatogonies, sont nombreux et presque toujours groupés.

Chez les spécimens du début de mai, il y a peu de méioses ; chez les autres, de la seconde partie de mai, les spermatocytes primaires dominent, occupant presque toute l'épaisseur de l'épithélium, sur cinq à six rangées, leur noyau est très gros, et très colorable, les chromosomes étant la plupart du temps, agglomérés en une masse sombre.

Il n'y a que de très rares spermatocytes secondaires, et seulement chez les derniers en date. Les testicules ne contiennent aucun spermatozoïde, mais les canaux déférents des premiers en sont remplis. Chez les derniers, ces canaux sont vides. Chez le n° 3, les canaux déférents contiennent une masse de spermatozoïdes probablement en dégénérescence, dont le noyau épaissi, a l'aspect d'un court bâtonnet.

C'est donc à partir de fin avril, mais surtout au début du mois de mai, que la méiose commence dans le testicule ; il s'agit seulement du début de la première mitose de maturation ainsi qu'en témoigne l'absence à peu près totale de spermatocytes secondaires. C'est vers cette époque que l'accouplement a lieu ; en effet, seuls quelques exemplaires sacrifiés au début du mois possèdent encore des spermatozoïdes.

Les cellules interstitielles sont encore nombreuses mais un peu moins que chez les exemplaires du mois précédent.

<i>Juin</i>	7 coulevres
n° 9	du 1 <sup>er</sup> juin
56	du 1 <sup>er</sup> juin
10	du 3 juin
58	du 6 juin
101	du 11 juin
102	du 18 juin
103	du 18 juin

Les spermatogonies sont chez toutes en nombre réduit. Leurs noyaux, gros et clairs, bordent la membrane sur une couche seulement, rarement plus.

Les noyaux de Sertoli, extrêmement nombreux, sont répartis dans toute l'épaisseur de l'épithélium. Par endroits, ils sont groupés par 5 ou 6, et quelques-uns sont en division.

Les spermatocytes primaires dominent ; comme chez les sujets du mois précédent, leurs chromosomes forment le plus souvent une masse compacte, très intensément colorée.

Chez les premiers en date, on ne trouve que quelques spermatocytes secondaires ; chez le n° 58, ils sont au contraire très nombreux, et on en voit même des groupes de formation récente.

Les canaux déférents sont vides, la plupart du temps ; parfois, on y trouve quelques spermatozoïdes en dégénérescence dans une masse de sécrétions. Cependant, le n° 101 en contient encore un grand nombre.

L'aspect de ces testicules, montre une évolution normale depuis le mois précédent ; les méioses y sont plus nombreuses et plus avancées, les spermatocytes secondaires y font leur apparition.

Les groupes de cellules interstitielles sont en décroissance encore plus nettement.

<i>Juillet</i>	2 coulevres
n° 109	du 21 juillet
112	du 28 juillet

Les méïoses sont maintenant en nombre très réduit ; les spermatogonies au repos bordent la membrane, tandis que la région centrale du tubule est occupée par de très nombreux spermatocytes secondaires dont le noyau est plus coloré et beaucoup plus petit que celui des spermatogonies. Les cellules de Sertoli ne présentent aucune particularité, ayant toujours la même variabilité de forme et de localisation.

Vers la lumière des tubules, on peut même voir d'assez nombreuses spermatides, et quelques spermatozoïdes presque formés.

Ces deux spécimens contiennent des spermatozoïdes apparemment en bon état dans leurs canaux déférents. Ces spermatozoïdes ne semblent pas pouvoir provenir de la lignée actuelle de cellules germinales, dont l'évolution n'est pas tout à fait assez avancée.

Chez le n° 109, le tissu interstitiel est comparable, en volume, à ce qu'il était fin mars. Chez le n° 112, il est au contraire extrêmement abondant.

*Août* 1 coupleuvre  
n° 116 du 14 août

Les sections de tubes seminifères ont une lumière très large par rapport à ceux des spécimens des mois précédents ; leur membrane est bordée d'une seule rangée de spermatogonies avec quelques cellules de Sertoli. Il n'y a plus de spermatocytes primaires, et les spermatocytes secondaires sont eux-mêmes devenus rares ; presque toute l'épaisseur de l'épithélium germinale est occupée par des paquets de spermatides et de spermatozoïdes presque formés.

*Octobre* 3 coupleuvres  
n° 60 du 9 octobre  
63 du 18 octobre  
65 du 22 octobre

Les spermatogonies forment une bordure ininterrompue contre la membrane. Les noyaux de Sertoli, plus volumineux, sont localisés, tantôt en bordure de la membrane, tantôt dans l'épaisseur de l'épithélium. Il y a très peu de spermatocytes primaires, et ceci, surtout chez les deux derniers. Les spermatocytes secondaires sont en nombre moyen chez le n° 60, très peu nombreux chez les deux autres.

Les spermatides dominent chez les n° 60 et 63, et la plupart d'entre elles sont en train de se transformer en spermatozoïdes. Il y a des spermatozoïdes libres dans la lumière des tubes, mais ceux-ci sont surtout extrêmement nombreux dans les canaux déférents.

Cet examen montre que testicules et canaux déférents contiennent une grande quantité de spermatozoïdes mûrs, qui viennent de se former, et pourraient probablement déjà servir à l'accouplement.

Le tissu interstitiel se montre très réduit chez les Coupleuvres de cette époque.

*Novembre* 4 coupleuvres  
n° 67 du 3 novembre  
20 du 14 novembre  
21 du 18 novembre  
22 du 21 novembre

Les spermatocytes sont rares, sauf chez le n° 22 qui contient d'assez nombreux spermatocytes secondaires. Il y a beaucoup de spermatozoïdes dans la lumière des tubes, surtout chez les nos 67

et 21 ainsi que dans leurs canaux déférents ; par contre ceux du n° 20 paraissent vides.

Il semble donc que la dernière génération de spermatozoïdes achève son évolution.

Il ne semble pas y avoir encore de multiplication des spermatogonies, du moins chez trois des exemplaires où le nombre de ces cellules ne s'est pas accru. Cependant, le n° 21 a un aspect très particulier, se rapprochant de celui observé fin mars début avril.

Les cellules interstitielles sont de nouveau plus abondantes.

Décembre 2 couleuvres

n° 70 du 17 décembre

71 du 17 décembre

Les spermatogonies ne constituent qu'une ou deux couches de cellules qui bordent la membrane des tubules.

Les spermatocytes secondaires sont nombreux chez le n° 70 ; les spermatides et spermatozoïdes sont très abondants au centre des tubules, et les conduits déférents sont bourrés de spermatozoïdes.

Le tissu interstitiel a le même aspect que chez les exemplaires précédents.

\*

\*\*

En résumé, l'évolution de la lignée germinale semble être la suivante : la multiplication des spermatogonies commence fin mars, et se poursuit pendant le mois d'avril, pour prendre fin en mai. A cette époque, les spermatocytes primaires sont déjà constitués, et la première mitose de maturation prend place. Le nombre de divisions est à son maximum en juin ; à la fin de juillet, la méiose a presque complètement cessé, et la spermiogénèse occupe les tubes d'août à octobre. En octobre-novembre, le stock de spermatozoïdes nécessaires à la fécondation est constitué, et mis en réserve dans les canaux déférents, jusqu'en avril-mai de l'année suivante, époque de l'accouplement.

Dès la fin de l'été, ces spermatozoïdes sont présents, ce qui permet un accouplement d'automne.

2 cycles successifs paraissent séparés par un repos hivernal du testicule.

L'évolution du tissu interstitiel semble présenter un maximum au début du printemps, et un minimum à la fin de l'été. Mais nos observations sont trop insuffisantes sur ce point pour qu'il nous soit possible, pour l'instant, d'en tirer de plus amples conclusions.

Après ce bref examen, on peut constater qu'il existe d'importantes différences entre les cycles annuels d'activité sexuelle de *Vipera berus* et de *Natrix natrix*, le cycle, dans cette dernière espèce, se faisant beaucoup plus rapidement, au cours d'une seule saison d'activité.

Cette diversité semble d'ailleurs être très générale chez les Reptiles :

Chez *Anguis fragilis*, étudié par Dalcq (1921), la spermiogénèse a lieu au printemps. L'évolution d'une lignée de cellules germinales commence au début du mois d'avril, pour se terminer à la fin du même mois, l'année suivante. Il y a arrêt de l'évolution des *spermatocytes primaires* pendant l'hibernation; ceux-ci occupent ainsi les tubes séminifères de juin-juillet à mars de l'année suivante. Les spermatozoïdes sont expulsés aussitôt après leur formation; deux lignées successives coexistent donc dans les tubes pendant environ un mois, les spermatogonies ayant recommencé leur division avant que la spermiogénèse ne soit terminée.

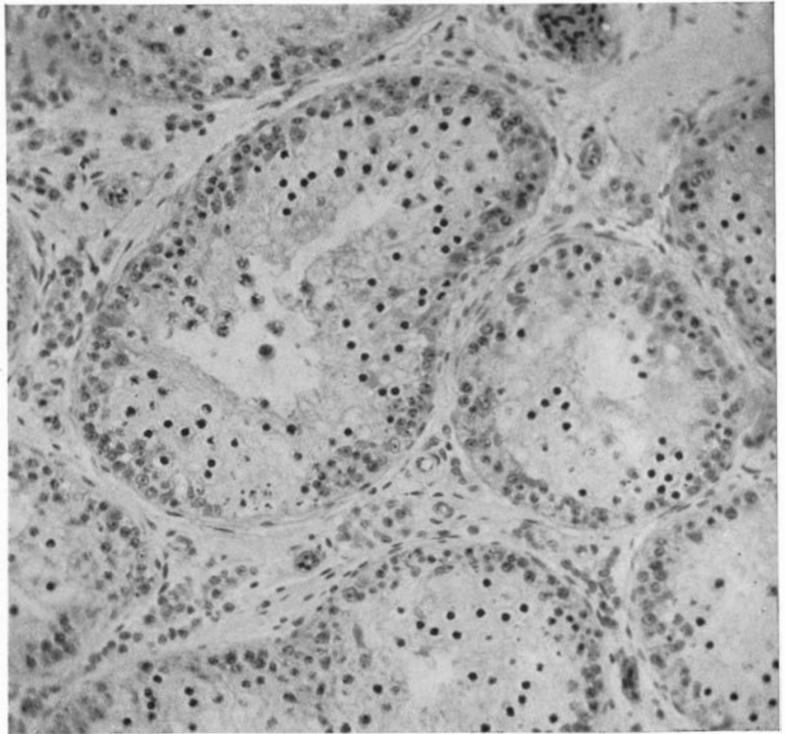
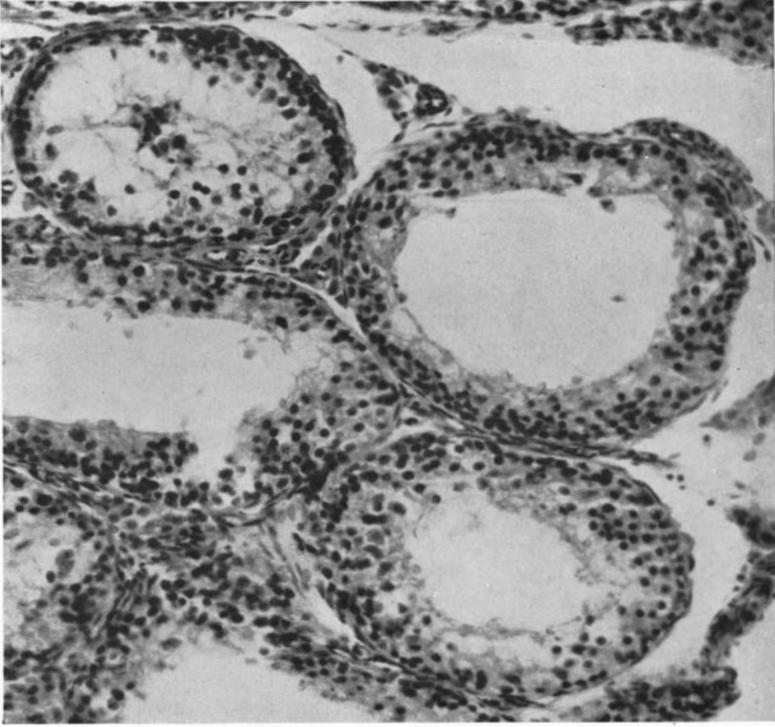
Chez *Lacerta agilis* et *Lacerta muralis* (Reiss, 1923) la spermiogénèse a lieu également au printemps, et c'est à l'état de *spermatides* que les cellules germinales se trouveraient pendant l'hibernation. Ici encore, 2 lignées coexistent probablement au printemps.

Frankenberger (1928) donne des résultats analogues concernant quelques lézards de la région de Bratislava : la spermiogénèse se fait au printemps; en septembre-octobre, se constitue une réserve de spermatocytes secondaires; mais, à la différence des cas précédents, les cellules n'attendent pas le printemps pour reprendre leur activité; et c'est pendant l'hiver qu'a lieu la formation des spermatides, qui donneront des spermatozoïdes en avril-mai.

Chez *Sternotherus odoratus*, d'après Risley (1938), la spermiogénèse a lieu en automne, et comme chez *Natrix natrix*, les spermatozoïdes sont stockés durant l'hibernation dans les canaux déférents.

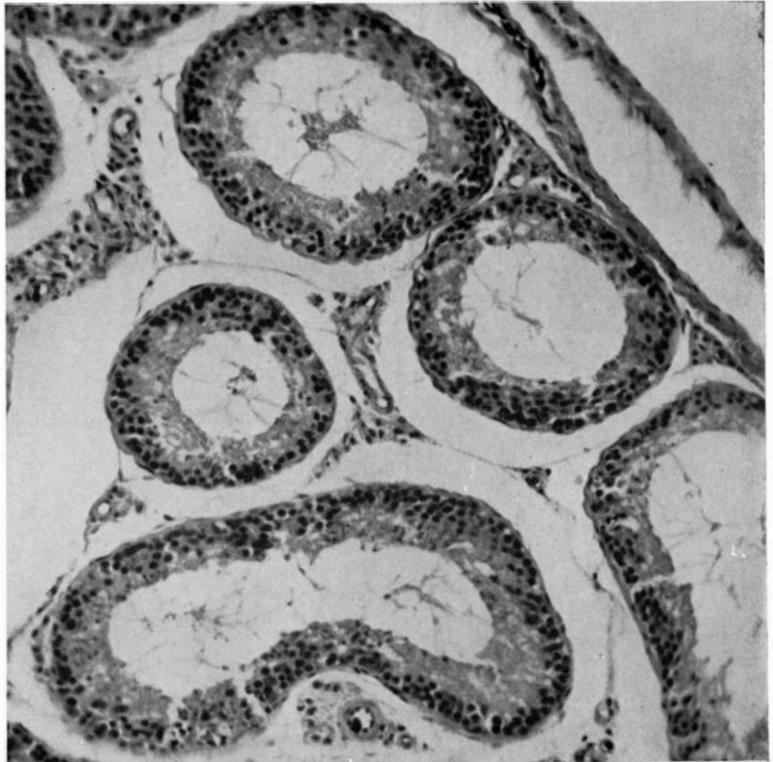
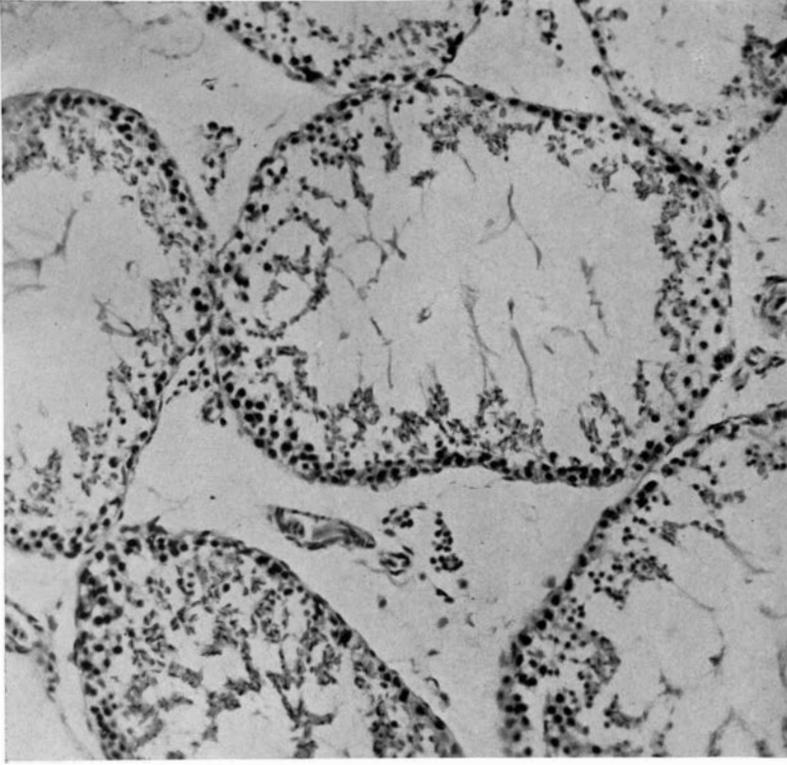
Volsøe, dans son étude classique, classe les poecilothermes en deux groupes : poecilothermes terrestres, dont la spermiogénèse, ayant lieu au printemps, est « pré-nuptiale », et poecilothermes aquatiques, dont la spermiogénèse « postnuptiale » a lieu en fin d'été. Pour lui, le type pré-nuptial serait plus évolué, et serait caractéristique en général des Vertébrés supérieurs, tandis que le type post-nuptial se rencontrerait surtout chez les Poissons et Batraciens, ainsi que chez quelques Reptiles aquatiques.

Nous reproduisons (fig. 13) un diagramme inspiré de Volsøe, schématisant le cycle spermatogénétique de quelques Reptiles. A ce diagramme, nous avons ajouté le cycle de *Natrix natrix*. Le passage de 0 à 3 représente la formation des spermatocytes primaires, le passage de 3 à 2 signifie que la moitié des spermatocytes primaires ont donné des spermatides, le passage de 3 à 1 indique que



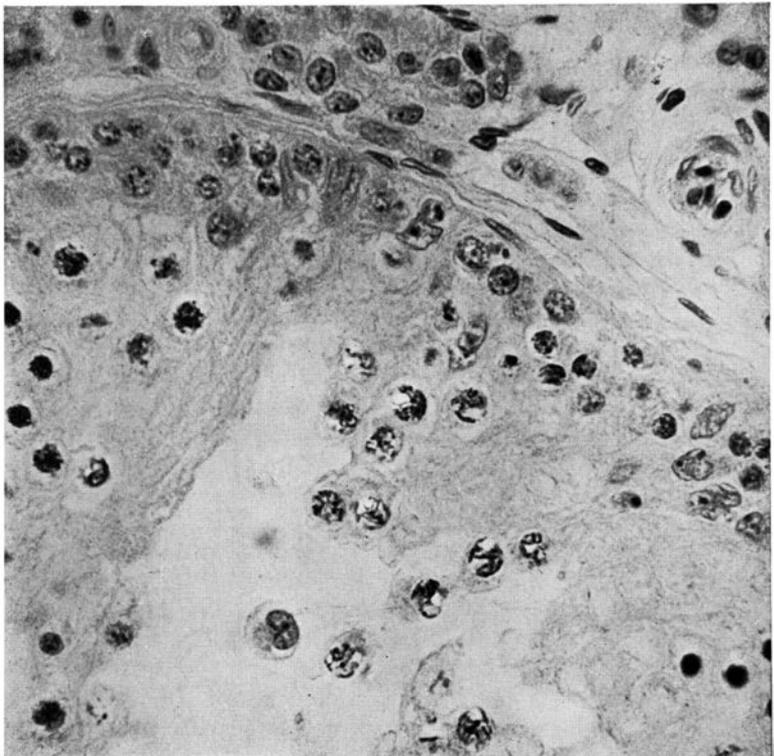
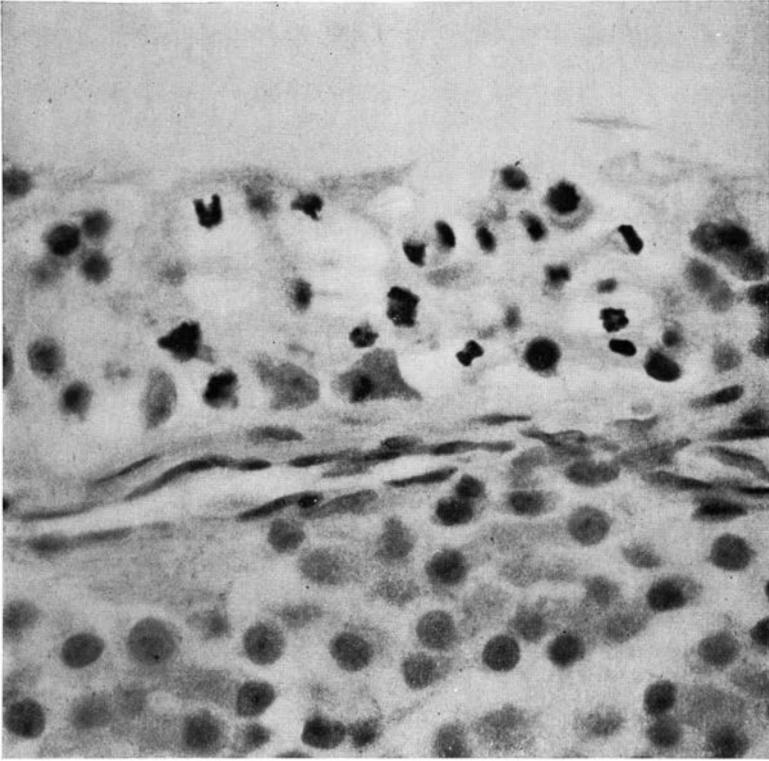
Coupes de testicules de **Natrix natrix** ;  
en haut, mois de mars ; en bas, mois de juin,  $\times 800$

L. Le Charles phot. imp.



Coupes de testicules de **Natrix natrix** ;  
en haut, mois d'août ; en bas, mois de novembre,  $\times 300$

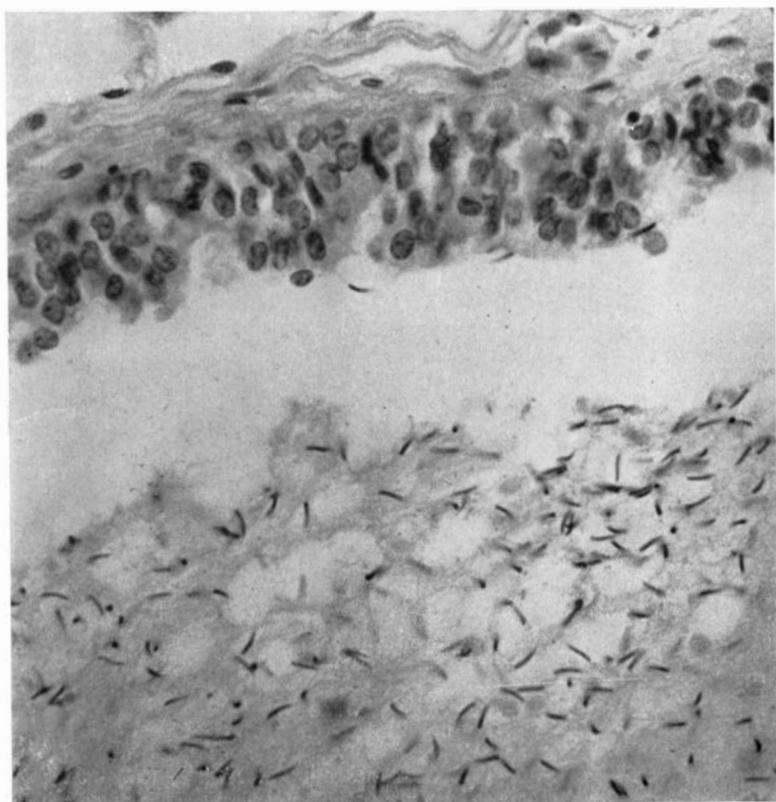
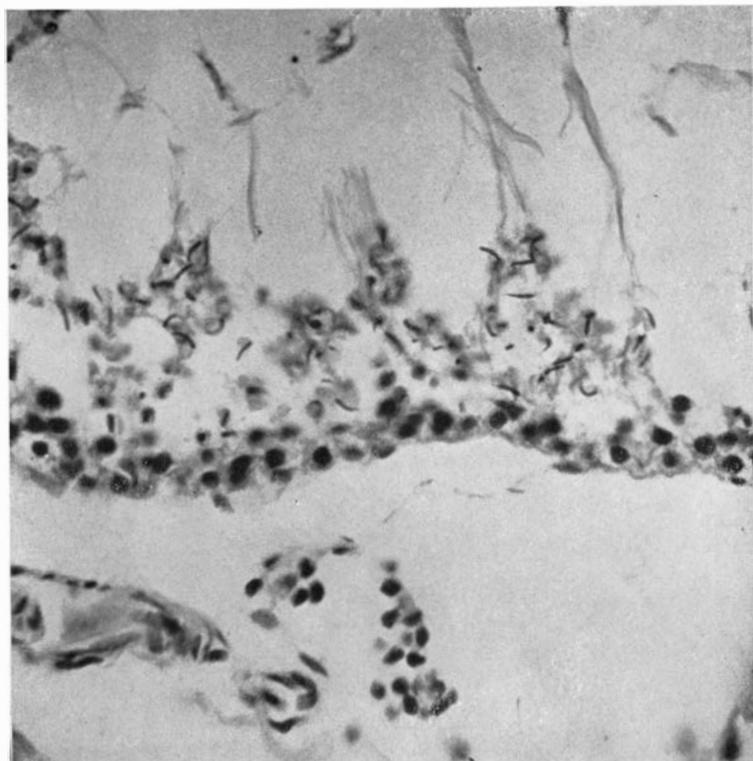
L. Le Charles, phot.-imp.



L. Le Charles, phot. - imp.

**Epithelium séminifères :**

en haut, mois de mars  $\times 1.800$  ; en bas, mois de juin,  $\times 1.200$



L. Le Charles, phot. - imp.

**Epitheliums séminifères :**

en haut, mois d'août,  $\times 800$  ; en bas, mois de décembre,  $\times 800$

toutes les spermatides sont formées, et le passage de 3 à 0 représente la formation des spermatozoïdes.

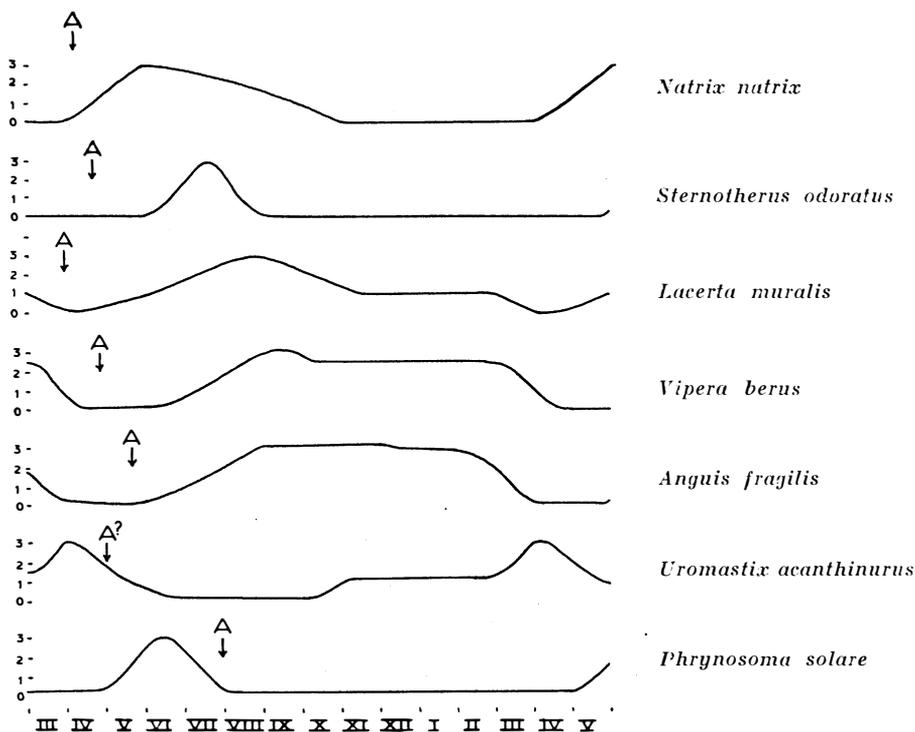


FIG. 13. — Diagramme représentant l'évolution du cycle spermatogénétique et ses rapports avec l'époque de l'accouplement (A). En abscisses, mois de l'année. Adapté d'après Volsöe.

La comparaison de *Vipera berus* et de *Natrix natrix* conduit à penser que l'influence de la température ambiante sur la marche de la spermatogénèse n'est pas, comme le pensait Volsöe, de première importance. En été, la Couleuvre à collier se tenant près des ruisseaux, vit dans un milieu plus frais et moins lumineux que la Vipère. Mais toutes les deux hibernent enterrées dans des conditions très semblables, et, comme la Vipère, la Couleuvre se chauffe au soleil dès les premiers jours du printemps.

Il paraît donc indiqué d'étudier maintenant les cycles d'autres Couleuvres et Vipères et de voir en particulier s'il n'existe pas de différences dans le rythme annuel de l'activité sexuelle entre différentes populations d'une même espèce. Les Vertébrés poecilothermes étant beaucoup

plus sensibles aux variations du milieu ambiant que les homéothermes, il n'est pas impossible que leur cycle s'adapte plus étroitement aux variations locales des facteurs écologiques. Nous avons entrepris quelques expériences à ce sujet.

## CONCLUSION

Dans le présent travail, nous nous sommes attachés à préciser un certain nombre de points de l'écologie de la Couleuvre à collier, en particulier, la détermination de l'âge, la croissance, la fécondité, et le cycle annuel de la spermatogénèse.

1 — Les couleuvres à collier des populations françaises que nous avons étudiées se rattachent incontestablement à la sous-espèce *Natrix natrix helvetica* (Lacépède). Sa répartition en France, son biotope, son régime, son rythme d'activité annuelle, et ses périodes de reproduction et de maturité sexuelle sont précisés.

Le rythme d'activité de cette espèce paraît suivre étroitement l'évolution de la température moyenne du milieu dans lequel elle vit. La question contestée de l'existence d'un accouplement automnal normal de cet Ophidien est discutée, et il est incontestable qu'il est physiologiquement possible, mais ce phénomène paraît surtout fréquent en captivité.

2 — La méthode de Bryuzgin, une fois adoptées les modifications que nous lui proposons, paraît parfaitement susceptible de donner des indications relativement précises sur l'âge de la Couleuvre à collier. Les « anneaux d'âge » n'apparaissent effectivement qu'après la naissance, et, dans les conditions où nous nous sommes trouvés, semblent bien avoir une périodicité annuelle.

3 — L'échantillon de 113 sujets que nous avons étudié, montre que la croissance longitudinale de la couleuvre à collier se poursuit pratiquement pendant toute la durée de la vie de l'animal; très rapide au cours des premières années, la croissance se ralentit considérablement par la suite, mais persiste encore jusqu'à l'âge de 15 ans.

Cette croissance est donc prolongée et indéterminée, son taux variant, semble-t-il, suivant les conditions écologiques.

4 — La croissance des femelles est nettement plus rapide que celle des mâles, et le dimorphisme sexuel est particulièrement marqué dans cette espèce. L'ensemble de ces faits concorde parfaitement avec les autres observa-

tions faites sur la croissance des Vertébrés poecilothermes.

5 — La variabilité de la scutellation, du nombre des plaques ventrales en particulier, est assez grande dans l'échantillon étudié. Les mâles paraissent avoir un nombre de plaques ventrales plus grand que les femelles. Les *Natrix natrix* de France ont toujours un nombre de plaques ventrales plus grand que celles d'Italie. La cause de cette différence est discutée.

6 — Quelques indications numériques sur la croissance pondérale et la croissance relative de divers organes sont données. Une légère involution pondérale des organes étudiés a été constatée chez les cinq individus les plus vieux. Ce fait tendrait à montrer que les Ophidiens n'échappent pas à l'involution sénile des différents organes, constatée chez les Vertébrés supérieurs. Le nombre des très vieux individus est malheureusement toujours très faible dans les populations sauvages, ce qui a empêché jusqu'ici toute analyse de ce phénomène sur un grand nombre de sujets.

7 — La fécondité de la couleuvre à collier augmente régulièrement avec la taille (donc avec l'âge) comme celle des quelques autres espèces d'Ophidiens qui ont été étudiés à ce point de vue.

8 — La longévité de la couleuvre à collier est nettement supérieure à celle des Vertébrés homéothermes de taille comparable, le plus vieil individu de notre série étant âgé de 19 ans.

9 — Chez la couleuvre à collier, la multiplication des spermatogonies commence fin mars pour prendre fin en mai, et la formation des spermatozoïdes a lieu d'août à octobre. Dès la fin de ce mois, les spermatozoïdes sont mis en réserve dans les canaux déférents jusqu'en avril-mai de l'année suivante, époque de l'accouplement. Ce cycle annuel de spermatogénèse est donc très différent de celui de *Vipera berus*, seul Ophidien ayant jusqu'ici fait l'objet d'une étude approfondie à ce point de vue. Une comparaison avec les cycles d'autres reptiles est faite.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANGEL F. — *Faune de France. Reptiles et Amphibiens*. Paris 1946.  
BACKMANN G. — Wachstumszyklen und phylogenetische Entwicklung  
*Acta universitatis Lundensis*. N. S., 34, 1938.  
BALLI A. — Variabilità in rapporto al sesso nel numero delle squame  
in *Tropidonotus natrix*. *Atti Soc. Ital. Sci. nat.* Milano, 80.  
1941, p. 295-342.  
— Se alcuni rapporti biometrici in *Tropidonotus natrix*. L.  
*Arch. Zool.* Turin, 1941, 29, p. 113-157.

- BERGMANN R. A. M. — The anatomy of *Lapemis hardwickei*. Gray. *Konink. Ned. Akad. Wetens. Proc.*, 52, 1949, 8, p. 1-19.  
 — The life of *Natrix vittata* (L.) *Zool. Meded. Leiden*, vol. 31, n° 1, 1930, p. 1-11.  
 — The anatomy of *Homalopsis buccata*. *Konink. Ned. Akad. Wetens. Proc.*, 54, n° 5, 1951, p. 511-524.
- BOLAM H. G. — Some notes on the breeding of Grass-snake. *Vasculum*, vol. 8, 1922, p. 47-49.
- BOURLIÈRE F. — The role of comparative physiology in the studies of aging. In *Problems of Aging, Josiah, Macy Foundation*, New-York, 1953.
- BRYUZGIN V. L. — Procedure for investigating age and growth in Reptilia. *C. R. Acad. Sci. Moscou, N. S.*, 23, 4, 1939, p. 403-405.
- CHEVEY P. — Sur la valeur de la méthode de la lecture des écailles appliquée aux poissons de la zone intertropicale. *C. R. Acad. Sciences*, vol. 190, 1930, p. 207-208.  
 — Sur divers rythmes autres que les rythmes thermiques susceptibles de marquer les écailles de poissons de la zone intertropicale. *Ibid.*, p. 280-281.
- DALCQ A. — Etude de la spermatogénèse chez l'orvet *Anguis fragilis*. *L. Arch. de biol.*, t. 31, 1921, p. 347-445.
- FITCH H. S. 1949. — Study of snake populations in central California. *Amer. Midl. Naturalist*, vol. 41, p. 513-579.
- FLOWER S. S. 1939. — Further notes on the duration of life in Animals III Reptiles. *Proc. Zool. Soc. London*, A. 1937, 1-39.  
 1945. — Persistent growth in the Tortoise, *Testudo graeca*, for thirty-nine years with other notes concerning the species. *Ibid.*, vol. 114, p. 451-455.
- FOX W. — Effect of temperature on development of scutellation in the Gartner Snake, *Thamnophis elegans atratus*. *Copeia*, 1948, p. 252-262.
- FRANKENBERGER F. — Etudes sur la spermatogénèse de quelques lézards de la région de Bratislava. *C. R. Assoc. Anat.*, N° 23, 1928, p. 163-66.
- GABRIEL M. L. — Factors affecting the number and form of the Vertebrae in *Fundulus heteroclitus*. *J. exper. Zool.*, vol. 95, 105-147.
- HERLANT M. — Recherches histologiques et expérimentales sur les variations cycliques du testicule et des caractères sexuels secondaires chez les Reptiles. *Arch. Biol.*, 1933, 44, p. 347-468.
- HEYREND F. L. M. et CALL A. — Growth and age in Western Striped Races and Great Basin rattlesnake. *Herpetologia*, San Diego, vol. 7, 1951, p. 1-52.
- KLAUBER L. M. — A statistical study of the Rattlesnake III. Birth rate. *Occas. Papers, San Diego Soc. Nat. Hist.*, I, 1936, p. 14-24.  
 IV. The growth of the Rattlesnake. *Ibid.*, 3, 1937, p. 1-66.
- KRUMHOLZ L. A. — Reproduction in the Western Mosquito fish *Gambusia affinis affinis* (Baird and Girard) and its use in mosquito control. *Ecol. Monogr.*, 18, 1948, p. 1-43.
- LE CREN E. D. 1947. — The determination of the age and growth of the Perch from the opercular bone. *J. animal Ecology*, 16, 1947, p. 188.
- LEIGHTON G. — *The life history of british serpents and their local distribution in the British Isles*. London 1901.
- LESTER J. — Autumn mating in Grass snakes. *Brit. J. Herpetol.*, vol. 1, 1949, p. 54.

- MARCH F. 1937. — Relative growth in Amphibia. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 107 A, p. 415-469.
- MERTENS R. — Studien zur Eidonomie und Taxonomie der Ringelnatter (*Natrix natrix*). *Abh. Senckenb. Naturf. Ges.*, 476, 1947, 1-38.
- MONOD T. — Causes des anneaux de croissance chez les poissons tropicaux. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 220, 1945, p. 629-630.
- PARKER G.H. — Growth of the Loggerhead Turtle. *Amer. Nat.*, 63, 1929, p. 367-372.
- RAIT D.S. — The fecundity of the haddock. *Fischery Board for Scotland. Scientific Investigations*, 1932, N° 1, 1-42.
- REISS P. — Cycle testiculaire du lézard. *C. R. Soc. biol.*, 88, 1923, p. 447-448.
- RISLEY P.L. — Observations on the natural history of the common musk Turtle. *Sternothaerus odoratus*. *L. Pap. Michigan. Acad. Sci.*, 17, 1933.
- ROLLINAT R. — Accouplement des Ophidiens d'Europe à la fin de l'été ou au commencement de l'automne. *Bull. Soc. Acclim.*, vol. 23, 1898.  
— *La vie des Reptiles de la France Centrale*. Paris. Delagrave 1934.  
— *Manuscrits inédits*. 1891-1931.
- SAINT-GIRONS H. — Croissance, cycle annuel et mues chez *Vipera aspic*. *Bull. Soc. Zool. France*. vol. 71, 1946, p. 198-203.
- SENNING W.C. — A study of age determination and growth of *Necturus maculosus*, based on the parasphenoid bone. *Amer. J. Anat.*, 66, 1940, p. 483-496.
- SMITH M. — *The British Amphibians and Reptiles*. London. Collins 1951.
- STEIN J. — Von der Ringelnatter. *Bl. Aquar. Terrar.*, vol. 35, 1924, p. 303-306.
- VOLSÖE H. — Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* L. *Skrift. undg. af. univ. Zool. museum*, Copenhagen, 5, 1944, 157 p.

TABLEAU I FEMELLES

N°	AGE en ANNÉES	NOMBRE D'ÉCAILLES		LONGUEUR EN CM.	POIDS TOTAL en g.	FOIE		PANCRÉAS	POIDS de la RATE	REINS		LONGUEURS des OVAIRES gauche + droit	NOMBRE D'ŒUFS	DATE
		V	SC			poids	% d'eau			Poids	d'eau			
001	13			55 + 12										
002	13	159	51	79 + 16,2	213	8,379		0,529	0,131	1,202 + 1,266				11/5
006	9	167	58	46,5 + 10,9	43	1,236		0,099	0,012	0,162 + 0,179				
012	2	168	57	32,4 + 7,5	8,5	0,214		0,019		0,041 + 0,047				12/7
013	3	165	60	36 + 8,5	15,5	0,463		0,033	0,002	0,068 + 0,077				15/7
014	6-7	169	56	44,2 + 9,9	22	0,452		0,042	0,003	0,103 + 0,087				15/7
016	11	170		61,8 +	74	3,183		0,213	0,018	0,529 + 0,496				19/7
023	10-11	163	61	66 + 17	156	4,731	73	0,334	0,026	0,570 + 0,636	80,5	6 + 7		24/4
0,24	14-15	160	47	63,5 + 14	182	5,867	73,4	0,450	0,064	0,869 + 0,868	81,9	7 + 8		25/4
025	10	162	56	58 + 14	122	4,682	71,7	0,463	0,049	0,593 + 0,546	79,2	5 + 6		28/4
028	12-13	164	54	67,5 + 15	168							7 + 7		4/5
031	7-8	162	60	57,5 + 14	87	3,045	73,1	0,240	0,018	0,403 + 0,424	78,1	5 + 6		11/5
032	15	168	60	73 + 15,5	187	7,239	74,1	0,388	0,071	0,733 + 0,745	78,5	8 + 8		16/5
033	14-15	162	58	66,5 + 16	139				0,044	0,600 + 0,580	78,3	6 + 8		17/5
034	13-14	160	52	60,5 + 14	125	3,988	74,5	0,320	0,068	0,478 + 0,494	79,6	5 + 7		20/5
035	11-12	164	55	64,5 + 15	105	3,000	74,4	0,261	0,036	0,376 + 0,392	79,9	4,5 + 7		23/5
036	12-13	162	59	62 + 15	112	2,961	73,2	0,271	0,079	0,455 + 0,347	78	5 + 6		25/5
038	10-11	170	60	57,5 + 13	73	1,970	74,3	0,144	0,056	0,208 + 0,222	79,9	5 + 6,5		30/5
045	11	165	45	54 + 10	41	1,140	78	0,128	0,082	0,254 + 0,237	80,6	4 + 6		15/6
046	7-8	166	56	53,5 + 13	67	2,340	73,4	0,158	0,032	0,271 + 0,316	79,1	4 + 5		16/6
049	12-13	165	49	60 + 12	71	2,783	72,8	0,181	0,065	0,319 + 0,303	77,9	4,5 + 5,5		21/6
053	6	164	52	39,5 + 10	22,5	0,600	73,5	0,067	0,005	0,100 + 0,117	78			28/5
055	7	166	48	55 +	63	1,971	74,8	0,143	0,014	0,327 + 0,305	80,4	4,5 + 5		30/5
061	9-10	165		59,5 +	77	1,890	86			0,570 + 0,540	82,2		12	16/10
062	6	163	59	66 + 15	117	3,937	54	0,341	0,041	0,820 + 0,878	81,2			17/10
064	10-11	163	54	71 + 16,5	175	5,098	74,8	0,368	0,026	0,290 + 0,374	81,5		18 + 25	20/10
066	10-11	168	59	51 + 12	60	1,875	75,2	0,171	0,030	0,573 + 0,555	84,1	3 +		31/10
068	11-12	176	58	68,2 + 13	120	3,456	74	0,271	0,042	0,717 + 0,645	84,4	6 + 9,5	10 + 20	4/11
069	8-9	161	56	65 + 15	132	3,323	75,5	0,281	0,042	0,856 + 0,899	81,4	8,5 +	15 + 20	5/11
072	9	169	45	75 + 16	117	4,103	72,8	0,425	0,055	0,708 + 0,711	80,6	8 + 11	11 + 19	18/12
073	12-13	162	64	55 + 15	82	3,590	74	0,255	0,030	1,251 + 1,2	80,2	6,5 + 7	8 + 9	18/12
074	19	170	62	90 + 20	290	9,908	75	0,761	0,174	2,093 + 1,785	82,6	12 + 20,5	21 + 28	20/12
075	15	169	60	77 + 17	202	5,544	74,6	0,601	0,052	1,060 + 1,035	83,6	7 + 10,5	14 + 20	22/12
083	14	167	60	67 + 15		4,140		0,441	0,146	0,266 + 0,269		9 + 12,5	19 + 12	15/4
092	15-16	162	32	74 + 10		6,852	74,5	0,665	0,066	0,804 + 0,858	80,3	9,5 + 14	11 + 14	13/5
100	6	160	60	53 + 13,5	59	1,677	73,9	0,156	0,119	0,866 + 0,905	83	4 + 7	5 + 7	11/6
104	13-14			89 + 19,5								12 +	12 +	19/6
105	16-17	162	66	69 + 18	175	6,070	77,3	0,461	0,178	0,804 + 0,858	82,4	12,5 + 16,5	8 + 12	6/7
106	13-14	165	57	65 + 15	176	8,855	76,7	0,503	0,137	0,866 + 0,905	82,4	9 + 14,5	9 + 13	6/7
107	18			87 + 17										15/7
108	13			71 + 17										15/7
110	17			74,5 +									0	15/7
111	9-10	170	53	61 + 14	85	2,790	77,8	0,291	0,029	0,420 + 0,451	82,7	5,8 + 10	7 + 16	28/7
113	14-15	167	57	72,5 + 17	299	4,946	74,7	0,417	0,20	0,860 + 0,822	80,9	7,5 + 6,5	16 + 13	4/8
114	12	164	58	79,5 + 18	371	6,261	71,3	0,375	0,058	0,835 + 0,931	79,7	6,5 + 6,5	25 + 30	4/8
115	18			99 + 19										6/8

TABLEAU 2 - MALES

N°	AGE en ANNÉES	NOMBRE D'ÉCAILLES		LONGUEUR EN CM.	POIDS TOTAL en g.	FOIE		PAN	SAS % eau	POIDS de la RATE	REINS		TESTICULES		DATE			
		V	SC			Poids	% d'eau				Poids	POIDS gauche + droit		% eau		POIDS gauche + droit		% eau
003	16	170	55	63,3 + 13,8		2,141		0,143		0,020	0,751 + 0,731		0,177 + 0,144		13 5			
004	11	162	66	56 + 15	67	2,073		0,109		0,026	0,685 + 0,715		0,134 + 0,194		17 5			
007	9	165	65	55,9 + 15,1	74	2,272		0,145		0,011	0,688 + 0,689		0,151 + 0,154		20 5			
008	8	167	62	51 + 12,8	56	1,486		0,140		0,013	0,438 + 0,439		0,093 + 0,133		27 5			
009	10	171	65	60,8 + 15,2	84	2,727		0,190		0,025	0,604 + 0,658		0,128 + 0,139		1 6			
010	10	171	65	58,9 + 15,2	104	4,189		0,315		0,040	1,031 + 1,064		0,184 + 0,164		3 6			
011	6-7	168		54,3 +	52	1,411		0,110		0,042	0,396 + 0,374		0,051 + 0,054		8 6			
015	11-12			57,6 + 15,3	47										19 7			
020	9	163	63	50 + 12,5	55	1,344	72	0,107		0,039	0,568 + 0,649	74	0,100 + 0,119	83,2	14 11			
021	12-13	170	46	55 + 10,2	57	1,409	72,7	0,106		0,014	0,549 + 0,589	72,5	0,080 + 0,116	81,9	18 11			
022	11-12	171	66	50,2 + 12,9	40	1,011	74,2	0,072		0,012	0,420 + 0,385	72,8	0,105 + 0,110	85,5	21 11			
026	7-8	165	64	44,5 + 12	43	1,294	72,8	0,107		0,010	0,515 + 0,513	70,8	0,090 + 0,078	84,6	2 5			
027	6	169	68	47,5 + 13,5	38	1,037	74,9	0,078		0,027	0,391 + 0,403	73	0,044 + 0,058	82,8	2 5			
029	7	165	64	54,5 + 15	57	1,556	72,1	0,132		0,025	0,525 + 0,517	74,4	0,083 + 0,077	83,1	6 5			
030	7	166	63	53 + 14,5	71	1,898	74,1	0,137		0,013	0,552 + 0,540	74,5	0,093 + 0,129	83	9 5			
037	9-10	167	52	57,5 + 12	70	2,746	76,8	0,101	79,2	0,023	0,705 + 0,783	75,4	0,049 + 0,057	82,5	27 5			
039	10	170	62	51,5 + 13	54,5	1,529	74,9	0,141	79,5	0,029	0,461 + 0,482	75,2	0,096 + 0,132	85,7	31 5			
040		166	68	53 + 14,5	62													
041	10-11	166	67	50,5 + 14,5	44	1,397	74,6	0,102	76,5	0,017	0,535 + 0,478	74,5	0,101 + 0,121	84,4	7 6			
042	7	167	66	55 + 15	53	1,972	76,2	0,111	79,0	0,019	0,606 + 0,583	78,3	0,112 + 0,124	83,1	9 6			
043	7-8	164	64	43 + 11,5	44	1,240	74,8	0,150	78,7	0,008	0,358 + 0,365	77,5	0,051 + 0,052	82,8	13 6			
044	8	169	68	48,5 + 13	34	0,979	75,4	0,079	74,8	0,020	0,368 + 0,372	73,2	0,081 + 0,098	85,7	15 6			
047		169		37,5 +	16,5	0,409	75,4	0,044	75,1	0,008	0,171 + 0,164	76,3	0,022 + 0,027	81,5	17 6			
048	7-8	163	67	48,5 + 14	55	1,948	74,4	0,133	76	0,023	0,418 + 0,398	74,7	0,146 + 0,154	85,1	20 6			
051	6-7	169	66	50,5 + 14	45	1,766	76,4	0,101	75,9	0,017	0,600 + 0,636	74,2	0,076 + 0,086	79,4	25 5			
052	6-7	163	64	52 + 15	63,5	1,640	71,8	0,150	76	0,014	0,798 + 0,823	71,2	0,042 + 0,093	81,8	28 5			
054	8-9	161	68	41 + 11,5	33,5	1,520	70	0,098	76,2	0,009	0,305 + 0,314	73,6	0,048 + 0,055	83,6	29 5			
056	8	165	66	43 + 12,5	29	0,900	75,1	0,072	76,5	0,010	0,286 + 0,274	73,4	0,053 + 0,068	85,3	1 6			
057	5-6	167	66	45,5 + 12,5	37	1,013	74,3	0,106	75,4	0,012	0,311 + 0,303	73	0,076 + 0,104	82,7	5 6			
058	7	170	71	40,5 + 12,5	25	0,659	76	0,040	74,2	0,006	0,157 + 0,154	76,6	0,062 + 0,066	86,4	6 6			
059	4-5	165	64	35,5 + 10	19	0,635	76,1	0,036	76,3	0,005	0,124 + 0,126	76,3	0,046 + 0,048	83,4	7 6			
060	7	163	62	44 + 11		1,094	72,2				0,212 + 0,235	74	0,138	84,5	9 10			
063	5	180	67	38 + 10	25	0,933	80	0,055	79,4	0,005	0,264 + 0,249	81,4	0,058 + 0,079	86	18 10			
065	10	168	62	52 + 13	64	2,965	74	0,138	55	0,014	0,727 + 0,829	72,3	0,134 + 0,154		22 10			
067	7-8	169	73	53,5 + 17	58	1,775	74,1	0,108	76,4	0,015	0,665 + 0,637	74,5	0,135 + 0,168	76,4	3 11			
070	8	173	70	53,5 + 15,5	57,5	2,447	75,6	0,225	77,7	0,060	1,113 + 1,167	77,8	0,145 + 0,134	84,8	17 12			
071	6-7	173	73	48 + 14,5	37,5	1,414	75,4	0,095	75	0,028	0,699 + 0,665	80,7	0,181 + 0,205	94	17 12			
076	11-12	170	68	51,5 + 13		1,516		0,136		0,013	0,754 + 0,778		0,064 + 0,102		28 3			
077	7-8	169	65	43,5 + 11		1,244		0,064		0,009	0,474 + 0,500		0,089 + 0,073		30 3			
078	9	168	67	48 + 13		1,439		0,116		0,022	0,658 + 0,621		0,098 + 0,131		30 3			
079	14	167	67	57 + 15,5		2,163		0,197		0,028	1,262 + 1,234		0,042 + 0,163		7 4			
080	12	167	70	54 + 15		2,332		0,182		0,014	0,934 + 0,954		0,127 + 0,154		7 4			
081	9-10	175	72	55,5 + 16		2,072		0,183		0,020	1,017 + 0,977		0,137 + 0,201		14 4			
082	7			53,5 + 15		2,732		0,153		0,015	0,990 + 0,930		0,128 + 0,119		14 4			
084	12-13	173	70	58 + 14		2,520		0,149		0,017	0,808 + 0,833		0,106 + 0,118		15 4			
085	12	167	57	57 + 14		2,224		0,197		0,002	1,057 + 1,109		0,079 + 0,114		21 4			
086	8	165	66	47 + 13,5		1,980		0,124		0,036	0,615 + 0,612		0,089 + 0,117		21 4			
087	7-8	170	67	54 + 14		1,723	77	0,113	75,9	0,017	0,694 + 0,712	74	0,122 + 0,130	85,2	4 5			
088	10	163	74	50 + 14,5		1,798	77,8	0,075	70,7	0,008	0,672 + 0,767	74,2	0,077 + 0,107	81,8	4 5			
089	13	167	57	56 + 12		2,328	74,6	0,182	75,4	0,029	1,014 + 1,132	76,9	0,115 + 0,117	84,3	6 5			
090	10-11	169	69	58,5 + 15		3,733	73,8	0,298	75,6	0,041	1,265 + 1,336	73,1	0,147 + 0,168	83,7	6 5			
091	11	168	41	61 + 10		2,371	73,8	0,200	79	0,053	1,144 + 1,160	85,1	0,162 + 0,172	84,5	13 5			
093	11-12	170	69	54 + 15		1,760	74,8	0,141	79,1	0,022	0,814 + 0,854	72,2	0,140 + 0,178	84,2	21 5			
094	9-10	166	68	50 + 14														
095	8-9	174		55 +		1,823	74,9	0,154	75,2		0,304 + 0,918	77,4	0,124 + 0,196	83	23 5			
096	10-11	170	67	54 + 14		1,506	74,4	0,108	77,1	0,024	0,567 + 0,585	77,4	0,190 + 0,222	86	28 5			
097	9-10	164	63	54 + 13,5		1,583	77,8	0,133	79,8	0,010	0,643 + 0,618	78,5	0,216 + 0,246	89,3	28 5			
098	11-12	166	66	53 + 15		1,697	77,7	0,142	80	0,020	0,678 + 0,629	78,8	0,143 + 0,190	86,7	3 6			
099	10	169	68	58 + 16		1,641	77	0,128	57	0,035	0,530 + 0,538	82	0,145 + 0,203	86,2	3 6			
101	10-11	169	55	48,5 + 12	52	1,684	75,4	0,107	75	0,012	0,490 + 0,565		0,067 + 0,114	83,5	11 6			
102	12-13	166	61	60 + 14	80	2,916	73	0,188	73,8	0,017	0,922 + 1,002	77,7	0,131 + 0,190	84,7	18 6			
103	9-10	165	59	55 + 12,2	145	1,988	75,2	0,166	87,2	0,024	0,659 + 0,616	77,6	0,086 + 0,125	86	18 6			
109	12	164	73	55 + 16	56	1,339	77	0,136	77,2	0,015	0,413 + 0,478	83,5	0,117 + 0,152	86,7	21 7			
112	16-17	165	68	56,5 + 16	64	2,329	82,8	0,145	85,9	0,012	0,692 + 0,766	84,2	0,095 + 0,102	88,2	28 7			
116	12	168	67	50,5 + 14,5	52	1,473	76,5	0,134	77,3	0,023	0,418 + 0,479	78,7	0,125 + 0,164	87,1	14 8			