

VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

Université de Paris - Biologie Marine - Banyuls-sur-Mer

Périodique d'Ecologie générale

Tome XIV - 1963 - Fasc. 2



HERMANN

115, Bd St-Germain, Paris VI^e

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS

Vie et Milieu paraît par fascicules trimestriels. Chaque volume, comprenant 4 fascicules, contient 1 000 pages environ.

Les manuscrits sont reçus par M. G. PETIT, Directeur de la publication, ou par M. L. LAUBIER, Secrétaire de rédaction (Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, Pyrénées-Orientales).

Les manuscrits, dactylographiés à double interligne avec marge, seront présentés sous leur forme définitive pour l'impression. Les noms scientifiques seront soulignés d'un seul trait, les autres indications typographiques doivent être laissées aux soins de la rédaction. L'emplacement des figures sera indiqué au crayon en marge du texte, les légendes étant groupées sur une feuille séparée. La bibliographie, groupée en fin d'article par ordre alphabétique, sera conforme au modèle ci-dessous :

FOREST, J. and HOLTHUIS, L.-B., 1960. — The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163, 1 figure.

PRUVOT, G., 1895a. — Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Arch. Zool. exp. gén.*, (3) 3 : 629-658, pl. xxx.

Cinquante tirages à part sont offerts aux auteurs. Les exemplaires supplémentaires seront facturés à prix coûtant par l'imprimeur.

Les demandes d'abonnement sont reçues par la librairie Hermann, 115, boulevard Saint-Germain, Paris (6^e), qui assure également la vente par fascicules séparés. Les demandes d'échanges doivent être adressées au Laboratoire Arago.

Abonnement (un an) : France et Etranger 60 F

Prix du fascicule 15 F

Tous livres ou mémoires envoyés à la rédaction seront analysés dans le premier fascicule à paraître.

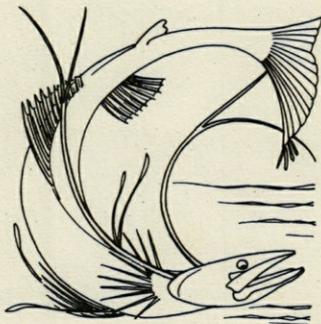
VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

Université de Paris - Biologie Marine - Banyuls-sur-Mer

Périodique d'Ecologie générale

Tome XIV - 1963 - Fasc. 2



HERMANN

115, Bd St-Germain, Paris VI•

VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago
Université de Paris - Institut National de la Recherche Scientifique

Périodique d'écologie générale

Tome XIV - 1982 - Fasc. 4



HERMANN

115, 51 St-Germain, 75006 Paris

SOMMAIRE

Katharina MANGOLD-WIRZ. — Contribution à l'étude de <i>Rossia caroli</i> Joubin	205
VU - Tân - Tuê. — Sur la présence de dents vomériennes et ptérygoïdiennes chez <i>Boops boops</i> (L.) (Pisces, <i>Sparidae</i>) en rapport avec l'Isopode phorétique intrabuccal <i>Meinertia</i>	225
J. SOYER. — Copépodes Harpacticoïdes de Banyuls-sur-Mer. II. <i>Typhlamphiascus lutincola</i> sp. n.	233
Jan H. STOCK et Gertjannie KLEETON. — Copépodes associés aux Invertébrés des côtes du Roussillon. 2. <i>Lichomolgidae</i> ecto-associés d'Octocoralliaires	245
Claude MONNIOT. — <i>Kystodelphys drachi</i> n.g. n.sp., Copépode enkysté dans une branchie d'Ascidie	263
Annie VIDAL. — Contribution à l'étude de la zone des Ouillals (Mer Catalane)	275
Odette TUZET et Jean PARIS. — Recherches sur la régénération de <i>Sycon raphanus</i> O.S.	285
Odette TUZET et Jean PARIS. — La cicatrisation chez <i>Verecillum cynomorium</i> Pall. (Cnidaire, Octocoralliaire) ...	293
René GINET et Jean DAVID. — Présence de <i>Niphargus</i> (Amphipode Gammaridé) dans certaines eaux épigées des forêts de la Dombes (département de l'Ain, France)	299
R. DUGUY. — Biologie de la latence hivernale chez <i>Vipera aspis</i> L.	311

Marc ANDRÉ et Pierre ROBAUX. — Sur la présence en France d'une nouvelle variété d' <i>Allothrombium meridionale</i> Berlese 1887. <i>Allothrombium meridionale</i> Berl. var. <i>occidentalis</i> n. var.	445
Joseph TRAVÉ. — Oribates (Acariens) des Pyrénées-Orientales (2 ^e série) <i>Zetorchestidae</i> (1 ^{re} partie) : <i>Saxicolestes pollinivorus</i> sp. n.	449
<i>Documents faunistiques, écologiques et météorologiques</i> ...	457
Observations de cicatrices de morsures chez les Delphinidés.	457
J. KUFFERATH. — Un procédé simple de fixation des Holothuries	458

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE *ROSSIA CAROLI* JOUBIN

par Katharina MANGOLD-WIRZ

Rossia caroli L. JOUBIN, 1902, p. 138, figs. 1-2; 1902a, p. 135, figs. 34-36.
— H. FISCHER et L. JOUBIN, 1906, p. 331, figs. 3-5, pl. XXIV. —
C. CHUN, 1913, p. 12. — L. JOUBIN, 1920, p. 35, pl. VIII, fig. 164. —
G. BELLOC, 1950, p. 3. — W. ADAM, 1960, p. 471. — E. MORALES, 1962,
p. 101-103. — K. MANGOLD-WIRZ, 1963, p. 176.

1. INTRODUCTION

Rossia caroli fut découverte en 1901 par la « Princesse-Alice », bateau de recherche du Prince Albert de Monaco, près des îles Açores. Elle fut décrite par L. JOUBIN en 1902. L'expédition du « Travailleur » et du « Talisman » récolta quatre échantillons au large de la côte africaine entre 20° et 25° de latitude Nord. Le « Michael Sars » captura cette espèce au large de Terre-Neuve.

En Méditerranée, un seul exemplaire de *Rossia caroli* fut trouvé en 1910, près de Monaco. En 1955, R. DIEUZEIDE signala la présence de deux espèces de *Rossia* sur la côte algérienne. L'une était *Rossia macrosoma*, l'autre fut déterminée par W. ADAM, comme *Rossia caroli*.

En 1960, ce dernier auteur décrit des *Rossia* récoltées par l'Institut Français d'Afrique Noire. Il les rangea avec quelques hésitations dans l'espèce *caroli*. La détermination des animaux provenant de la côte algérienne lui paraissait désormais douteuse.

Dans la mer Catalane et très probablement dans toute la Méditerranée occidentale, il existe deux espèces de *Rossia*. L'une est *Rossia macrosoma*. L'autre, que nous avons récoltée en de nom-

breux exemplaires depuis 1960, est identique à la *Rossia* décrite par L. JOUBIN en 1902; il s'agit donc incontestablement de *Rossia caroli*.

Dans un récent travail, E. MORALES (1962) signale la présence assez régulière de *Rossia caroli* sur les fonds de pêche de Blanes (Prov. de Barcelone). L'auteur souligne la très grande ressemblance de ses échantillons avec l'exemplaire type.

En dépit des nombreux travaux systématiques qui ont été consacrés aux espèces du genre *Rossia*, une révision de ce genre s'impose. Cette révision doit se fonder sur une parfaite connaissance des différentes espèces, ou prétendues telles, qui en font partie. Nous nous proposons donc de donner une description détaillée de *Rossia caroli*, espèce encore mal connue, et de faire quelques observations sur sa biologie.

2. MORPHOLOGIE

D'après L. JOUBIN, le caractère le plus saillant de *Rossia caroli* serait la très grande largeur de la tête. Celle-ci atteint ou dépasse la largeur ou même la longueur du manteau (fig. 1, A). Mais il semble bien que ce caractère soit commun à plusieurs espèces, toutes celles qui sont réunies dans le sous-genre *Allorossia*, comme nous le verrons plus loin.

Les yeux, énormes, se rejoignent presque sur la ligne médiane dorsale de la tête. Sur le côté ventral de la tête existe une légère dépression où se loge la partie distale de l'entonnoir. Les yeux sont pourvus d'une faible paupière inférieure. Le manteau est court. Sa largeur est égale, chez les jeunes individus, à sa longueur. Chez les exemplaires frais (non fixés), son extrémité postérieure est parfaitement arrondie. Le bord palléal antérieur forme, sur la face dorsale, un angle obtus qui s'applique sur l'organe nuchal. Sous l'entonnoir ainsi que sous les yeux, le bord palléal est légèrement incurvé (fig. 1, B).

Les nageoires, assez courtes, sont larges et bien arrondies. Elles sont attachées au manteau sur toute leur longueur à l'exception d'une partie du petit lobe antérieur. Le bord antérieur des nageoires remonte presque jusqu'au bord palléal; la distance entre leur bord postérieur et l'extrémité du corps dépasse nettement celle laissée entre le bord du manteau et l'attache antérieure des nageoires (fig. 1, A).

Les bras sont forts et longs. Ils se suivent, en ce qui concerne leur taille, dans l'ordre 3 2 4 1 ou encore 3 4 2 1. Ils sont reliés par une courte membrane interbrachiale qui n'est absente qu'entre les

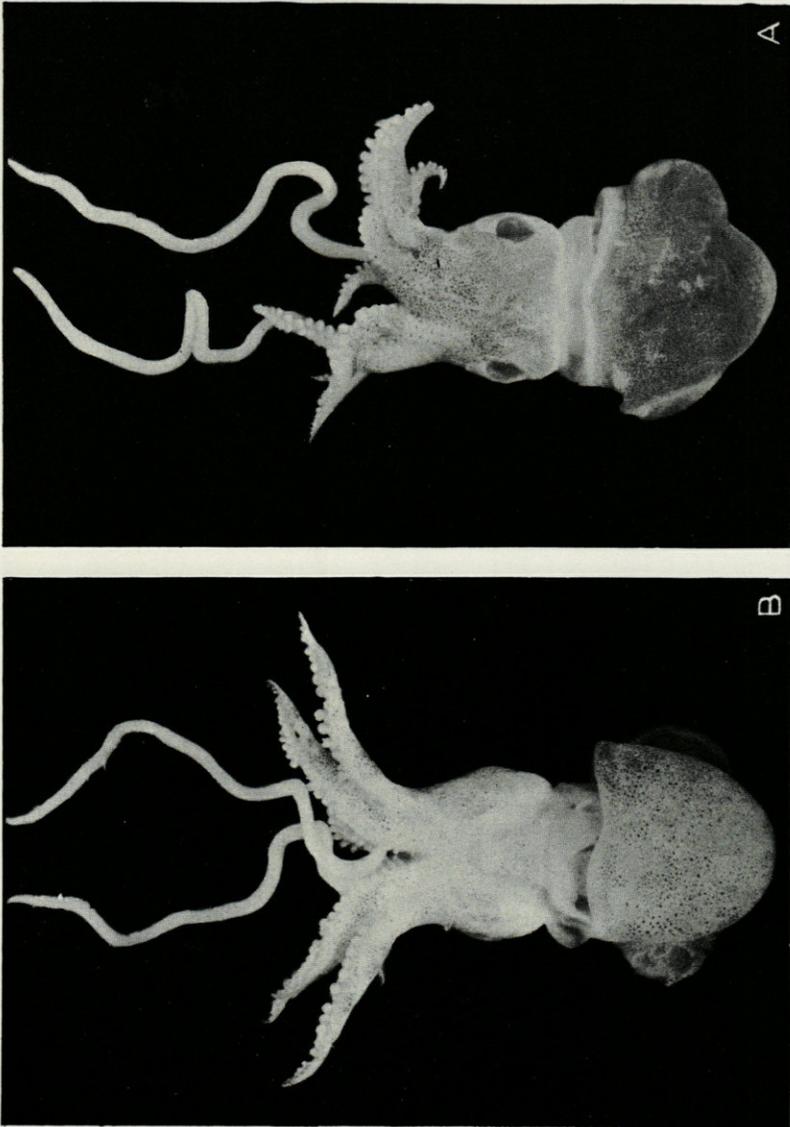


Fig. 1. — A, *Rossia caroli*, face dorsale (longueur dorsale du manteau 45 mm);
B, le même animal, face ventrale.

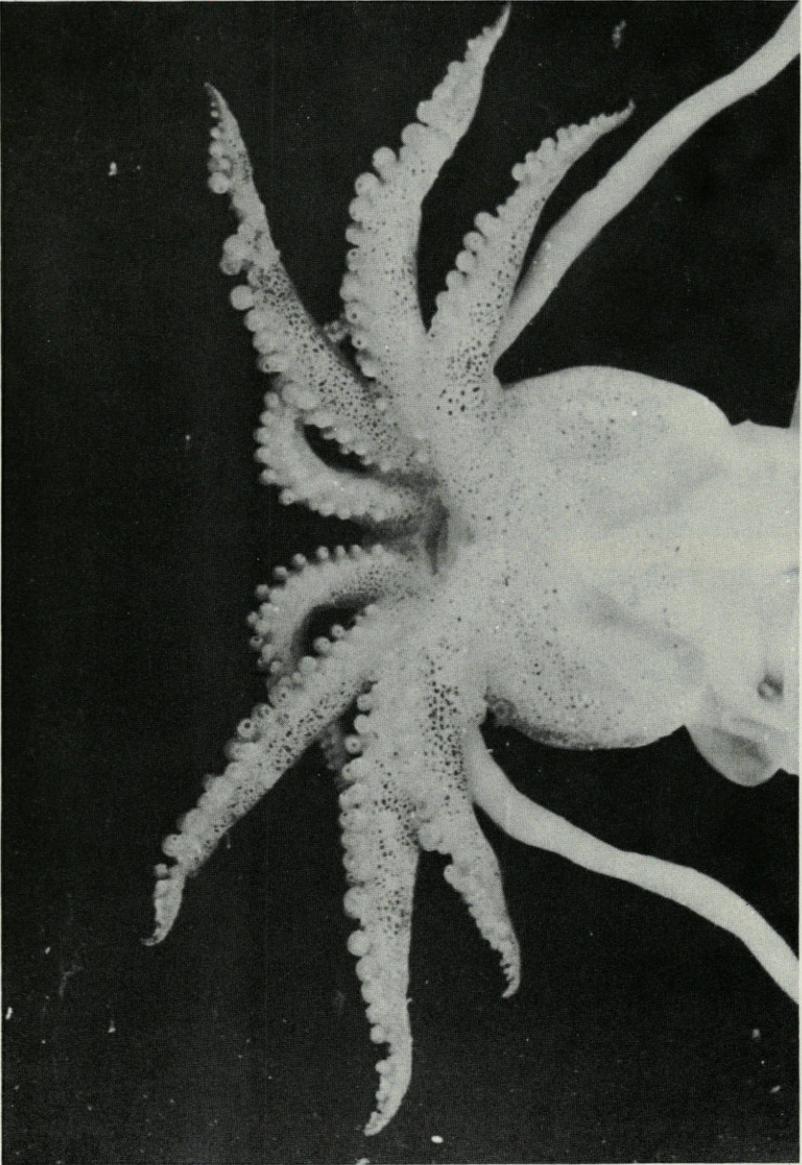


Fig. 2 — Couronne brachiale de *Rossia caroli* (largeur de la tête 40 mm).

bras ventraux. Cette membrane atteint, entre les bras dorsaux et les bras latéraux, le niveau de la deuxième ou troisième rangée transversale de ventouses. Entre les troisième et quatrième paires de bras, elle est plus profonde, remontant jusqu'à la cinquième ou sixième rangée.

Contrairement à ce qu'indiquait L. JOUBIN, les bras possèdent des membranes natatoires, faiblement développées, il est vrai. Des membranes protectrices véritables manquent. Elles sont toutefois présentes sous forme de petits tubercules qui se dressent sur la face extérieure des pédoncules.

Les ventouses sont disposées en deux rangées sur toute la longueur du bras. Leur nombre varie entre 40 et 45. Leur taille augmente assez régulièrement depuis la base jusqu'au milieu du bras; elle reste sensiblement égale jusqu'au quart distal, pour diminuer ensuite assez rapidement (fig. 2).

La forme des ventouses est sphérique. Leur ouverture, ronde, est très petite; elle est bordée d'un cercle corné non denté. Les pédoncules sont grêles.

Chez les mâles, les deux bras dorsaux sont hectocotylisés. La modification est peu apparente. Les ventouses, disposées en deux rangées comme sur les autres bras, sont toutes de taille sensiblement égale, à l'exception des quatre paires proximales, plus petites, et de six à huit ventouses minuscules sur la pointe des bras. Les ventouses ne diffèrent pas, dans leur forme et leur structure, de celles des autres bras. Cependant, les pédoncules sont plus longs et très charnus; seule, la pointe d'attache des ventouses est mince et fragile.

Les hectocotyles sont bordés, sur le côté ventral, d'une crête assez saillante qui s'estompe avant d'avoir atteint les dernières ventouses. On remarque, à l'intérieur de cette crête, des sillons transversaux plus ou moins distincts qui partent entre deux pédoncules. Il existe également une crête dorsale, mais elle est plus faiblement développée que la ventrale.

Les tentacules sont longs et assez forts. Chez les animaux frais, leur longueur dépasse quatre à six fois celle du manteau. Ils sont parcourus, sur la face interne, par un sillon qui aboutit à la base de la massue. Celle-ci, acuminée vers son extrémité distale, est la continuation directe du tentacule, elle n'est point élargie. Les membranes protectrices bordant toute la massue sont très étroites. Il existe une membrane natatoire, également assez étroite, du côté dorsal. Elle suit une ligne parallèle à la membrane protectrice dorsale. Elle commence 5 à 7 mm avant la base de la massue et s'étend jusqu'au niveau de la 7^e ou 8^e rangée transversale de ventouses.

Les ventouses, très nombreuses, sont minuscules. Leur taille décroît régulièrement et insensiblement de la base vers l'extrémité distale. Le diamètre des ventouses varie à la base entre 0,27 et 0,32 mm, au milieu entre 0,19 et 0,26 mm, et à la pointe entre 0,15 et 0,19 mm. Les ventouses du bord dorsal et du bord ventral de la massue sont de la même taille. Elles sont largement ouvertes; leur orifice interne est garni de huit à dix dents.

Il est très malaisé de préciser la disposition des ventouses de la massue. A la base, il y en a six à sept par rangée transversale. Mais à l'exception de celles de la base, il est difficile de suivre les rangées transversales qui deviennent, en réalité, obliques. Le nombre de ventouses par rangée est de six à sept si l'on tient compte seulement de celles situées strictement sur une ligne perpendiculaire à l'axe longitudinal de la massue. Il est au contraire de dix à treize, si l'on tient compte de celles d'une rangée oblique (fig. 3). Nous insistons sur ce détail qui, de prime abord, pourrait paraître négligeable, car le nombre de ventouses par rangée transversale a précisément été employé comme caractère spécifique, comme nous le verrons plus loin.

La base de l'entonnoir est large; elle est occupée par les deux fossettes adhésives très profondes. Le tube de l'entonnoir, libre, est élancé et mince; il arrive jusqu'à la base des bras ventraux (fig. 1, B). La glande de l'entonnoir est puissamment développé (fig. 4). Les parties dorsales sont largement réunies, formant ainsi un V renversé.

La peau est parfaitement lisse, aussi bien sur le manteau que sur la tête. Sa couleur est rouge foncé, virant au violet ou au bleuâtre. Les animaux ressemblent, par leur couleur et la consistance flasque de la peau, à *Bathypolypus sponsalis*. Les chromatophores sont plutôt grands. Ils sont particulièrement denses sur la face dorsale des yeux et du manteau. Les nageoires en portent, plus espacés, sur les deux faces, à l'exception d'une très fine ligne formant le bord. Les chromatophores ne sont absents que dans la fossette de l'entonnoir et sur la face interne de celui-ci.

La radula ne présente aucune particularité; elle est typique pour le genre *Rossia*. La dent centrale et l'admédiaire sont assez longues et étirées, leurs ectocones sont bien développés. Les dents latérales, étroites et effilées, dépassent plus de deux fois en longueur les dents médianes (longueurs en mm : centrale, 0,24; admédiaire, 0,275; première latérale, 0,54; seconde latérale, 0,635; pour un animal de 50 mm de longueur dorsale du manteau).

Les spermatophores ressemblent beaucoup à ceux de *Rossia macrosoma*, décrits par E. RACOVITZA. La trompe, chez ces derniers.

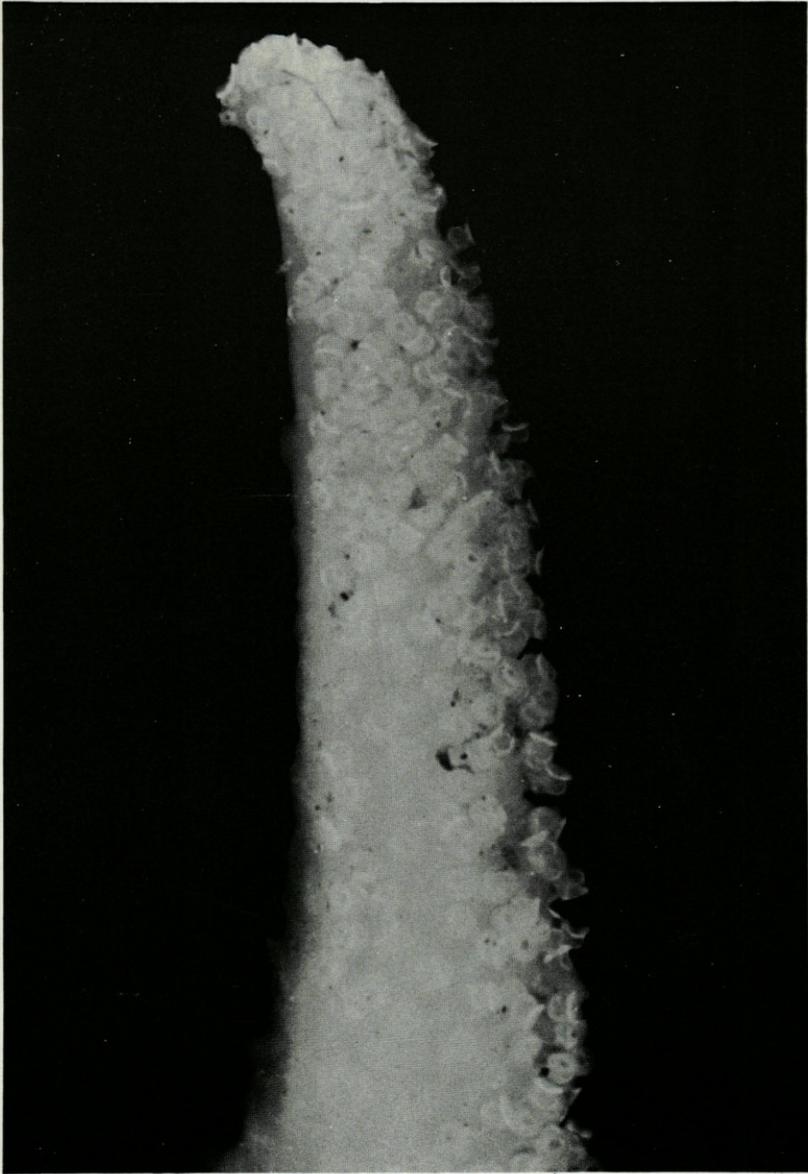


Fig. 3. — Partie distale de la massue tentaculaire de *Rossia caroli*.

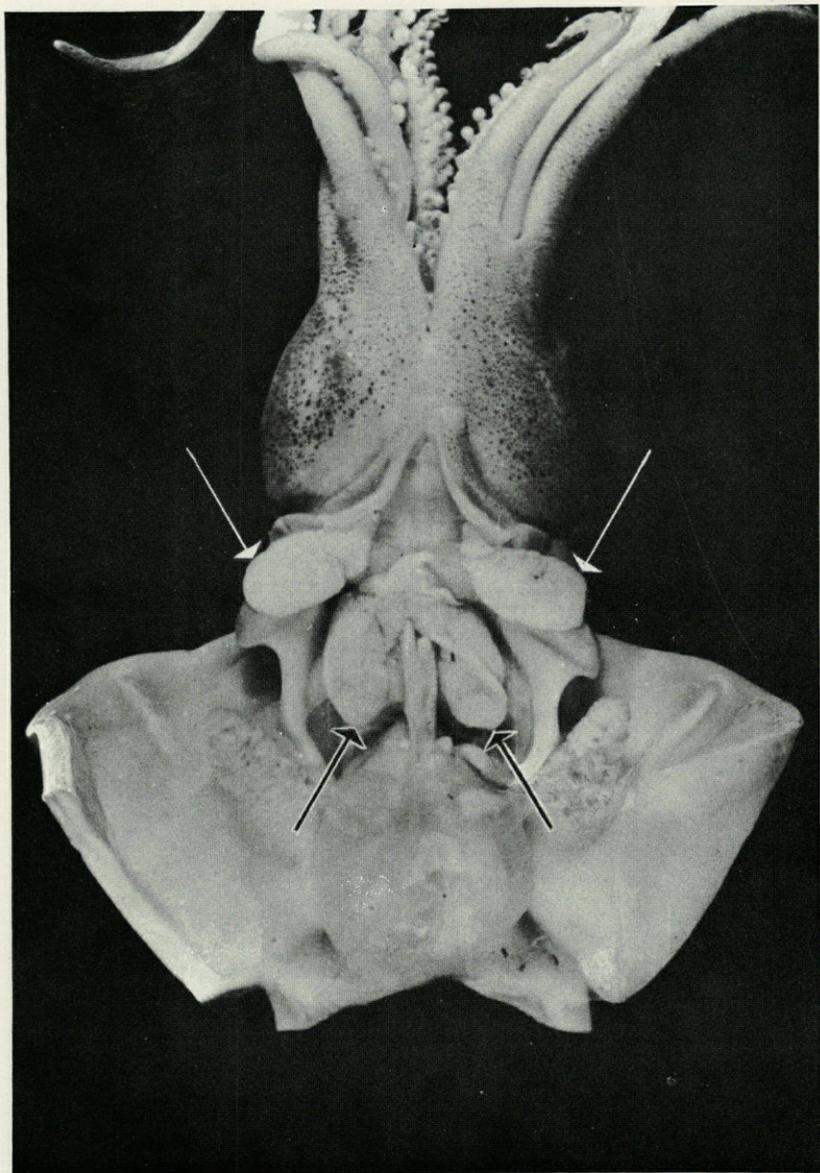


Fig. 4. — Glande de l'entonnoir de *Rossia caroli*.

est un peu plus longue; la tête de la trompe est plus fortement enroulée chez *R. caroli* que chez *R. macrosoma*.

Les spermatophores mesurent entre 16 et 21,5 mm; le réservoir spermatique comporte, en moyenne, 52,5 % de la longueur. L'épaisseur varie entre 0,8 et 1,0 mm.

3. MESURES ET INDICES

Les femelles atteignent une taille plus importante que les mâles. La plus grande femelle que nous avons récoltée avait une longueur dorsale du manteau de 76 mm, le plus grand mâle mesurait 56 mm. Dans le tableau I nous indiquons les mesures relatives (indices) pour chacun des sexes.

La tête, nous l'avons dit, est très large chez les deux sexes. Il n'existe pas de différence entre mâles et femelles. Chez ces dernières, la largeur du manteau dépasse légèrement celle de la tête; alors que chez les mâles, manteau et tête sont de la même largeur. Cependant, chez des animaux fixés, la tête est sensiblement plus large que le manteau, ce dernier se contractant davantage dans le liquide fixateur.

Les bras sont un peu plus longs chez les mâles que chez les femelles. Mais la différence n'est significative que pour les bras latéraux. Chez les deux sexes, les bras diffèrent entre eux quant à

TABLEAU I

*Dimensions relatives (indices) des mâles et des femelles
et niveau de probabilité des différences (P)*

	♂	♀	P
Largeur de la tête	90,4	87,8	—
Largeur du manteau	90,7	90,4	—
Longueur des bras :			
dorsaux	119	110	—
dorso-latéraux	138	124	0,05
ventro-latéraux	159	144	0,05
ventraux	136	127	—
Diamètre des ventouses :			
bras dorsaux	2,87	2,35	0,01
dorso-latéraux	5,14	3,15	0,001
ventro-latéraux	5,55	3,31	0,001
ventraux	4,06	2,77	0,001
Longueur de la massue	64,4	75,9	0,001
Diamètre des ventouses de la massue	0,64	0,80	0,001
Longueur des nageoires	52,6	59,0	0,001
Largeur des nageoires	37,3	38,6	—

leur longueur, à l'exception toutefois de la deuxième et de la quatrième paires qui sont sensiblement égales. Les différences sont plus accusées chez les mâles que chez les femelles.

Les bras des mâles sont munis de ventouses nettement plus grandes que celles des femelles. La différence, faible pour les bras dorsaux, est hautement significative pour les autres bras. Si l'appareil brachial est plus puissamment développé chez les mâles, chez les femelles, par contre, les tentacules, ainsi que les massues, sont bien plus longs. De même, les ventouses tentaculaires sont plus grandes chez les femelles.

Les nageoires sont plus courtes chez les mâles. Leur largeur est égale chez les deux sexes.

4. DISCUSSION SYSTÉMATIQUE

Rossia caroli appartient au sous-genre *Allorossia* Grimpe, caractérisé par deux rangées de ventouses sur toute la longueur des bras sessiles et par la transformation des deux bras dorsaux en hectocotyles. Le sous-genre comprend, outre *Rossia caroli*, quatre espèces atlantiques : *Rossia glaucopis* Loven, *Rossia megaptera* Verrill, *Rossia bullisi* Voss et *Rossia tortugaensis* Voss, et une espèce du Pacifique, *Rossia mollicella* Sasaki.

Nous écartons volontairement la question de savoir s'il est opportun ou non de maintenir le sous-genre à l'intérieur du genre *Rossia* pour ne discuter que de la position de *Rossia caroli* à l'intérieur du sous-genre.

Les caractères morphologiques par lesquels on distingue les six espèces du sous-genre *Allorossia* ne sont pas très significatifs. Ainsi, le caractère qui, selon L. JOUBIN, devrait être le plus marquant chez l'espèce *R. caroli*, la très grande largeur de la tête, est commun à toutes les *Allorossia*, et, semble-t-il, à certaines espèces d'autres sous-genres (tableau II).

Nous avons réuni dans le tableau III les caractères considérés comme spécifiques à l'intérieur du sous-genre *Allorossia*, ainsi que les indices des espèces pour lesquelles nous disposons de mesures exactes.

Rossia glaucopis se distingue des cinq autres *Allorossia* par sa peau. Elle est la seule à porter de petites papilles blanches sur la face dorsale du manteau. En plus, les ventouses des bras des mâles sont particulièrement grandes.

Chez *Rossia tortugaensis*, les ventouses des bras sessiles ne sont pas sphériques mais allongées; leur ouverture est longue et étroite, comme c'est d'ailleurs le cas pour *Rossia mollicella*. Ces

TABLEAU II
Indice de la largeur de la tête

Espèces	Indices	Auteurs
<i>Allorossia caroli</i> (Mer Catalane)	89	MANGOLD et MORALES
<i>Allorossia caroli</i> (Afrique)	89	ADAM
<i>Allorossia caroli</i> (Açores, type)	113	JOUBIN
<i>Allorossia bullisi</i>	83	VOSS
<i>Allorossia tortugaensis</i>	88	VOSS
<i>Allorossia glaucopis</i>	79	
<i>Allorossia megaptera</i>	113	VERRILL
<i>Allorossia mollicella</i>	111	SASAKI
<i>Austrorossia antillensis</i>	74	
<i>holotype</i>	135	VOSS
<i>Austrorossia bipallitta</i>	100	SASAKI
<i>Semiorossia equalis</i>	66	VOSS
<i>Semiorossia tenera</i>	77	VOSS
<i>Rossia macrosoma</i>	64	MANGOLD
<i>Rossia pacifica</i>	69	SASAKI

deux espèces peuvent également être séparées des autres par la structure particulière de leurs spermatophores (M. SASAKI, 1929; G.L. Voss, 1956).

En outre, chez *Rossia mollicella*, le manteau, sur la face ventrale, n'est pas échancré, mais, au contraire, étiré, si bien que la longueur ventrale dépasse la longueur dorsale.

Rossia megaptera, espèce connue par très peu d'exemplaires, est caractérisée par ses énormes nageoires et par les ventouses des bras sessiles, dont l'orifice est bordé de dents très fines. La grande taille des yeux et la longueur des tentacules qui, selon la description originale de A.E. VERRILL (1881), seraient également des caractères spécifiques, ne peuvent être retenues comme tels. Le premier est commun à toutes les *Allorossia*, le second à quatre d'entre elles.

Rossia bullisi, décrite par G.L. Voss en 1956, se rapprocherait beaucoup de *Rossia tortugaensis*, découverte par le même auteur; elle se distinguerait de *Rossia caroli* par le nombre plus élevé de ventouses tentaculaires par rangée transversale.

W. ADAM, nous l'avons vu, a mis en doute sa première détermination comme *Rossia caroli* des animaux de la côte algérienne. Il dit, en 1960, que ces animaux ressemblent beaucoup à *Rossia bullisi*. Il est incontestable que la parenté entre les deux espèces, *R. caroli* et *R. bullisi*, est très étroite. Le critère morphologique qui, selon Voss, séparerait les deux espèces, le nombre de ventouses par rangée transversale, est caduc. En effet, la disposition des ventouses de la massue subit des transformations au cours du développement.

TABLEAU III

	<i>R. megaptera</i>	<i>R. glaucopis</i>	<i>R. caroli</i>	<i>R. bullisi</i>	<i>R. tortugaensis</i>	<i>R. mollisella</i>
Longueur dorsale du manteau des animaux mesurés (en mm)	32	21-32	18-76	30-41	34-41	12-36
Largeur de la tête	113	79	89	83	88	111
Largeur du manteau	88	73	91	74	76	94
Paupière	peu épaisse	épaisse ridée	peu épaisse	ridée		
Longueur des nageoires	« longues »	63	55	70	69	73
Largeur totale des nageoires	197	157	146	153	130	167
Bras se suivant pour leur taille dans l'ordre	3 2 = 4 1	3 2 4 1	3 2 4 1	3 4 2 = 1	2 3 4 1	3 2 = 4 1
Longueur des bras :						
dorsaux			115 (97)	88	77	67
dorso-latéraux			132 (116)	88	96	89
ventro-latéraux			152 (123)	97	94	105
ventraux			132 (117)	91	88	88
Diamètre de la plus grande ventouse des bras	♀ 4,69	♂ 7,37 ♀ 3,21	♂ 5,55 ♀ 3,31	♂ 4,86 ♀ 3,84	♂ 3,90 ♀ 1,18	♂ 5,28 ♀ 5,00

Forme des ventouses	sphériques	sphériques	± sphériques	± sphériques	allongées	sphériques
Ouverture des ventouses	ronde, finement dentelée	ronde, lisse	ronde, lisse	ronde, lisse	allongée, lisse	allongée, lisse
Longueur du tentacule replié	dépassant 2× le corps	jusqu'au milieu du corps	dépassant 2 à 3× le corps	« long »	« long »	jusqu'à l'extrémité postérieure du corps
Longueur de la massue	75	36	♂ 64 ♀ 76			40
Largeur de la massue par rapport à celle du tentacule		à peine plus large	égale	à peine plus large	nettement plus large	
Diamètre des ventouses de la massue..	0,78		0,35-0,8	0,54	0,98	1,11
Nombre des rangées transversales	« nombreuses rangées »	8-10	10-13	10-12	ca. 10	8
Peau	lisse	papilles	lisse	lisse	lisse	lisse
Glande de l'entonnoir			très grande	petite	moyenne	moyenne

Les rangées, encore transversales chez les jeunes exemplaires, deviennent fortement obliques chez les individus plus âgés. *Rossia caroli* possède, tout comme *Rossia bullisi*, douze ventouses environ (10 à 13) par rangée « transversale ».

Rossia caroli semble atteindre une taille plus importante que les autres *Allorossia*, y compris *R. bullisi*, considérée par Voss comme une espèce de grande taille.

Notre espèce est plus large de corps que *R. bullisi*; ses bras sont plus longs, ses nageoires plus courtes. La taille et la forme des ventouses des bras et de la massue ne diffèrent pas sensiblement. Taille et structure des spermatophores se ressemblent beaucoup. Notons cependant la différence considérable dans la taille de la glande de l'entonnoir. Celle-ci est puissamment développée chez notre espèce, alors qu'elle est assez petite chez *Rossia bullisi*.

Il est légitime de se demander si de telles différences, comme nous venons de les énumérer, en particulier pour *Rossia caroli* et *Rossia bullisi*, justifient le maintien d'espèces distinctes. On pourrait émettre l'hypothèse qu'il s'agit simplement de formes géographiques d'une même espèce. G. GRIMPE (1925) a suggéré la même idée à propos de *Rossia glaucopsis* et *Rossia mollicella*; cette dernière pourrait en effet être la forme pacifique de l'espèce atlantique *R. glaucopsis*.

5. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET HABITAT DES ESPÈCES DU SOUS-GENRE *ALLOROSSIA*

Ces dernières considérations nous amènent à donner un bref aperçu de la distribution géographique ainsi que de l'habitat des différentes espèces du sous-genre *Allorossia* (tableau IV).

Rossia glaucopsis est une espèce boréale et polaire; elle avance dans l'Océan arctique jusqu'à 80° N. La limite de sa répartition vers le Sud se situe, sur la côte européenne, entre 55° et 60° N; sur la côte américaine, elle pénètre dans des eaux plus méridionales et qui sont plus froides que les eaux de l'Atlantique oriental de même latitude. Elle est la seule *Allorossia* qui monte dans des eaux côtières, mais c'est exclusivement dans les eaux arctiques qu'elle se trouve en surface.

Rossia megaptera est uniquement connue de Terre-Neuve et du Groenland, régions également fréquentées par l'espèce précitée.

Rossia mollicella se trouve dans la zone de la côte pacifique du Japon où s'affrontent les masses d'eaux chaude et froide, mais habite exclusivement les fonds très importants; elle doit être considérée comme une espèce des eaux tempérées froides.

TABLEAU IV

*Distribution géographique et profondeur de l'habitat
des espèces du sous-genre Allorossia*

Espèces	Distribution géographique	Profondeurs
<i>R. megaptera</i> ..	Sud de Terre-Neuve, Groenland	275
<i>R. glaucopsis</i> ...	Partie septentrionale de la Mer du Nord, Mer de Norvège, Mer de Barents, Mer de Kara, Mer polaire jusqu'à 80° N, Iles Shetland, Ecosse, Groenland, Côte orientale de l'Amérique jusqu'à la limite Sud de 32° N.	8 à 631
<i>R. caroli</i>	Iles Açores, côte africaine, Irlande ? Terre-Neuve. Méditerranée occidentale.	600 - 1 230 400 - 1 100
<i>R. bullisi</i>	Golfe du Mexique, à l'Est et à l'Ouest de l'embouchure du Mississippi.	372 - 487
<i>R. tortugaensis</i> .	Floride.	685
<i>R. mollicella</i> ...	Côte du Japon, Pacifique.	447 - 805

Rossia tortugaensis et *Rossia bullisi*, espèces de profondeur, sont connues d'une région très limitée de l'Amérique tropicale.

Rossia caroli remplace *Rossia glaucopsis* dans les eaux plus méridionales. La limite méridionale de sa répartition se situe à 16° N. En Méditerranée, elle monte sur des fonds moins importants qu'en Atlantique.

Voss avait avancé comme deuxième critère — écologique celui-ci — séparant *Rossia bullisi* de *Rossia caroli*, la différence d'habitat. Cependant, les conditions hydrologiques des fonds où vit *Rossia caroli* ne diffèrent pas essentiellement de celles qui règnent dans le Golfe du Mexique à la profondeur de 400 à 500 mètres. De même, le substrat est, dans l'un et l'autre cas, de la vase profonde.

En conclusion, il ne nous paraît pas impossible que *Rossia bullisi* et *Rossia caroli* constituent deux races géographiques d'une même espèce. Il faudrait cependant avoir une connaissance plus approfondie des *Rossia caroli* de l'Atlantique oriental pour trancher cette question.

Les espèces du genre *Rossia* sont en majeure partie assez largement répandues. Elles sont exclusivement benthiques. Les animaux nouveau-nés adoptent immédiatement le mode de vie des adultes, sans passer par un stade planctonique. Ce fait est évidemment favorable à la formation de races locales dont témoignent d'ailleurs les très nombreux noms sous lesquels, selon la prove-

nance, une seule et unique espèce, comme par exemple *Rossia glaucopis* ou *Rossia macrosoma*, a été décrite.

6. HABITAT DE *ROSSIA CAROLI*

Rossia caroli, nous l'avons vu, se trouve exclusivement sur des fonds de vase profonde, en Méditerranée aussi bien qu'en Atlantique. Elle descend jusqu'à une profondeur de 1 100 mètres et probablement au-delà. La limite supérieure de son aire de répartition se situe à 400 mètres environ, et exceptionnellement à 300 mètres. Il semble bien que notre espèce fréquente surtout les fonds à *Isidella elongata*.

Rossia caroli est rapportée par les chalutiers de Rosas qui pêchent les grandes Crevettes rouges. Elle se trouve toujours en compagnie des Céphalopodes *Bathypolypus sponsalis*, *Pteroctopus tetracirrhus* et *Ommatostrephes sagittatus*. Elle est souvent mélangée à *Sepietta oweniana* et plus rarement, avec *Todaropsis eblanae* et *Illex illecebrosus coindetii*. Ces deux dernières espèces préfèrent les fonds dits à Langoustines (*Nephrops norvegicus*). A la limite supérieure de son aire de répartition, elle rencontre l'autre espèce méditerranéenne du genre, *Rossia macrosoma*. Les récoltes riches en *Rossia macrosoma* sont cependant toujours pauvres en *Rossia caroli* et vice-versa.

7. DISTRIBUTION ANNUELLE ET CROISSANCE

Précisons d'abord que nos observations ont été faites, en très grande partie, pendant les années 1960 à 1962.

Rossia caroli s'avère être une espèce assez fréquente. Elle est récoltée pendant toute l'année sur les fonds de vase profonde entre 400 et 800 mètres. Des migrations ne semblent pas avoir lieu. Rappelons que *Rossia macrosoma* effectue des déplacements; elle vient déposer ses œufs sur les fonds de sable du large, dans des eaux relativement côtières.

En février et mars, les chalutiers ont ramené des *Rossia caroli* en nombre restreint. Parmi ces animaux, ceux de taille moyenne dominaient. De mai à septembre, les *Rossia* ont été récoltées en très grande quantité. Jusqu'à juillet, les animaux de grande taille, aptes à se reproduire ou en état de maturation avancée, étaient particulièrement nombreux. Dès août, ils étaient peu à peu remplacés par de jeunes animaux à gonades peu développées. Les grands individus avaient disparu en octobre. Pendant ce mois, et jusqu'à décembre, de petites *Rossia* étaient prises assez régulièrement par les chalutiers.

Les femelles récoltées en février avaient, en moyenne, une longueur dorsale du manteau de 41 mm. En septembre, elles mesuraient 59 mm. Leur croissance était donc de 18 mm en 7 mois, soit de 2,6 mm par mois (mars : 45 mm; mai : 52 mm; juin : 54 mm; juillet : 57 mm; août : 58 mm).

Pendant la même période, les mâles avaient grandi de 12 mm, soit de 1,7 mm par mois (février : 38 mm; mars : 41 mm; mai : 43 mm; juin : 47 mm; juillet : 48 mm; août : 49 mm; septembre : 50 mm).

Les jeunes mâles ramenés en juillet mesuraient 27 mm; ils avaient atteint une longueur de 40 mm en novembre. Leur taux de croissance s'élevait donc à 13 mm pour 4 mois, soit à 3,15 mm par mois. Les femelles avaient grandi de 10 mm entre août et novembre, soit de 3,3 mm par mois (août : 30 mm; novembre : 40 mm).

Comme chez *Rossia macrosoma*, les jeunes animaux croissent plus vite que les adultes, les femelles plus vite que les mâles (MANGOLD-WIRZ, 1963). Cependant, chez les deux sexes de *R. caroli*, la vitesse de croissance est nettement inférieure à celle de *R. macrosoma*. Chez ces dernières, en effet, le taux de croissance des grandes femelles s'élève à 5 mm par mois, celui des grands mâles à 3,3 mm et celui des petits mâles à 4 mm.

8. REPRODUCTION

Maturation sexuelle

Mâles : Les plus petits mâles aptes à la reproduction appartiennent à la classe de 30 mm. Ils mûrissent un peu plus rapidement que ceux de *Rossia macrosoma*. Chez cette dernière espèce, les plus petits mâles mesurent 35 mm. Le pourcentage des différents stades de maturation pour les classes de taille de 25 à 65 mm est indiqué dans le tableau V.

A l'exception du mois de novembre, nous avons récolté des mâles mûrs pendant toute l'année. Ils sont particulièrement nombreux de mai à septembre (tableau VI).

La longueur des spermatophores varie entre 16 mm et 21,5 mm pour des mâles de 31 à 55 mm. Ils sont plus courts que ceux de *Rossia macrosoma*. Chez ces derniers, nous avons trouvé des spermatophores de 23 mm à 26,5 mm pour des mâles de 36 à 57 mm.

La longueur des spermatophores dépend, d'une façon plus ou moins stricte, de la taille du mâle. Leur nombre est extrêmement variable; nous en avons compté entre 1 et 52. Il est en relation avec la taille du mâle et l'activité reproductrice.

TABLEAU V

Pourcentage des différents stades de maturation pour les classes de taille de 25 à 65 mm

Classe	mâles			femelles				
	n.m.	Sp.f.	Sp.	t.p.o.	p.c.	o.m.	gr.o.	mû.
25	100,0			100,0				
30	78,9	15,8	5,3	100,0				
35	33,3	23,4	43,3	94,1	5,9			
40	12,2	14,3	73,5	81,8	18,2			
45	2,4	2,4	95,2	51,5	36,5	6,0	6,0	
50			100,0	8,6	34,3	37,1	14,3	5,7
55					4,2	25,0	20,8	50,0
60					5,3	5,3	31,5	57,9
65								100,0

mâles : n.m. = non mûrs; Sp.f. = spermatophores en formation; Sp = avec spermatophores dans la poche de Needham. — Femelles : t.p.o. = très petits œufs; p.c. = petits œufs; o.m. = œufs moyens; gr.o. = grands œufs; mû. = mûres (voir ci-dessous).

Femelles : Les femelles les plus précoces, aptes à se reproduire, appartiennent à la classe de 50 mm. Elles sont encore peu nombreuses. En majeure partie, elles atteignent la maturité sexuelle à une taille de 55 à 60 mm (tableau V).

Les tailles des œufs que nous distinguons chez *Rossia caroli* sont les suivantes :

- très petits œufs jusqu'à 1,7 mm
(taille des œufs inférieure au quart de la taille définitive).
- petits œufs 1,8 - 3,5 mm
(les œufs ont de 1/4 à 1/2 de leur taille définitive).
- œufs moyens 3,6 - 5,3 mm
(les œufs mesurent entre la 1/2 et les 3/4 de leur taille définitive).
- grands œufs 5,4 - 7,0 mm
(les œufs ont dépassé les 3/4 de leur taille définitive).

Comme les mâles, les femelles de *Rossia caroli* mûrissent un peu plus rapidement que celles de *Rossia macrosoma*.

Nous avons trouvé des femelles mûres de mars à septembre et quelques exemplaires même en décembre (tableau VI).

Le diamètre des œufs prêts à être déposés est de 6,5 à 7,0 mm. Le nombre d'œufs qui arrivent à maturité varie entre 35 et 45.

TABLEAU VI

Pourcentage des différents stades de maturation
pour les mois de février à décembre

Mois	Mâles			Femelles				
	n.m.	Sp.f.	Sp.	t.p.o.	p.o.	o.m.	gr.o.	mû.
II	25,0	25,0	50,0	57,2	21,4	14,0	7,4	
III	3,4	13,8	82,8	44,7	34,0	14,9	2,1	4,3
V			100,0	33,4	23,3	23,3	13,3	6,7
VI			100,0	15,4		15,4	38,5	30,7
VII	7,1	4,8	88,1	19,5	6,6	16,0	29,0	35,5
VIII	28,0	8,0	64,0	52,6	5,1	6,4	5,1	30,8
IX	26,3	10,6	63,1	36,3		5,3	5,3	53,1
X	56,3		43,7	85,8	14,2			
XI	100,0			100,0				
XII	38,5	23,0	38,5	87,5				12,5

Il est probable, d'après l'état des gonades mâles et femelles, que la période de ponte s'étende sur toute l'année; elle atteint toutefois un maximum d'intensité en été.

Une ponte fut pêchée par le bateau du Laboratoire Arago, le 18 juin 1963, sur des fonds de vase profonde, entre 430 et 600 mètres. Elle était composée d'une trentaine d'œufs dont le diamètre variait entre 8,5 et 9,5 mm. Les œufs ressemblent à ceux de *Rossia macrosoma*. Leur enveloppe est aussi dure, mais leur couleur, d'un violet très soutenu, est plus foncée que celle de *R. macrosoma*. La masse des œufs, accolés les uns aux autres, entourait une *Isidella elongata*.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, W., 1960. — Les Céphalopodes de l'Institut Français de l'Afrique Noire. *Bull. Inst. Français Afrique Noire*, 22 (2) : 465-511.
- BELLOC, G., 1950. — Catalogue des types du Musée Océanographique de Monaco. I. Céphalopodes. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 46, (970).
- CHUN, C., 1913. — Cephalopoda from the « Michael-Sars » North-Atlantic Deep-Sea Expedition 1910. *Rep. « Michael-Sars » North-Atl. Deep-Sea Exp.*, 3 : 1-21.
- DIEUZEIDE, R., 1955. — Recherches sur les fonds chalutables de la région d'Alger. *Stat. Aquicult. Pêche Castiglione*, N.S., 7 : 1-86.
- FICHER, H. et JOUBIN, L., 1906. — Céphalopodes. *Expéditions scientifiques du « Travailleur » et du « Talisman »*, Zoologie, 8 : 313-353.

- GRIMPE, G., 1925. — Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee. *Wiss. Meeresunt. Kiel*, N.F. 16, 3 (1) : 1-124.
- JOUBIN, L., 1902. — Observations sur divers Céphalopodes. 6^e note : Sur une nouvelle espèce du genre *Rossia*. *Bull. Soc. Zool. France*, 27 : 138-143.
- JOUBIN, L., 1902. — Révision des *Sepiolidae*. *Mém. Soc. Zool. France*, 15 : 80-145.
- JOUBIN, L., 1920. — Céphalopodes provenant des campagnes de la « Princesse Alice » (1898-1910). 3^e partie. *Rés. Camp. Sci. Monaco*, 54.
- MANGOLD-WIRZ, K., 1963. — Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. *Vie et Milieu*, suppl. 13 : 1-285.
- MORALES, E., 1962. — Cefalopodos de Cataluña. II. *Invest. Pesq.*, 21 : 97-111.
- SASAKI, M., 1929. — A monograph of the dibranchiate Cephalopods of japanes and adjacent waters. *Journ. Coll. Agric. Hokkaido Imp. Univ.*, 20, suppl. : 1-357.
- VERRILL, A.E., 1881. — The Cephalopoda of the Northeastern Coast of America. *Trans. Connect. Acad. Sci.*, 5 : 177-446.
- VOSS, G.L., 1956. — A review of the Cephalopods of the Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribbean*, 6 (2) : 85-178.

— 226 —

SUR LA PRÉSENCE
DE DENTS VOMÉRIENNES ET PTÉRYGOÏDIENNES
CHEZ *BOOPS BOOPS* (L.) (PISCES, *SPARIDAE*),
EN RAPPORT
AVEC L'ISOPODE PHORÉTIQUE INTRABUCCAL
MEINERTIA

par Vu-Tân-Tuê

Dans le cadre d'une étude écologique sur les poissons du plateau continental de la Mer Catalane, l'examen du Sparidé très commun *Boops boops* (L.) a révélé l'existence de structures et de faits biologiques jusqu'alors méconnus, qui font l'objet de la présente note.

Je remercie vivement le Dr. J. GÉRY qui a bien voulu me guider dans ce travail.

I. REVUE DE LA LITTÉRATURE

ARTEDI (*Genera Piscium*, 1738) avait défini le genre *Sparus*, entre autres caractères, par : « *palatum et lingua glabra* ».

CUVIER et VALENCIENNES (1830) pensent pouvoir exclure des Sparidés (*sensu* Artedi) « les Mendoles », dont actuellement une seule espèce est reconnue, *Spicara maena* (L.), *Centracanthidae*. Ces Mendoles ont le vomer garni d'une série longitudinale (*Sparus maena* L.) ou d'une plage antérieure (*Maena vomerina* Cuv. et Val.)

de petites dents « fines et pointues ». Les Sparidés (*sens.* Cuv. et VAL.) n'ont pas de dents sur le palais.

GÜNTHER (1859) définit les Sparidés de la même manière que CUVIER et VALENCIENNES (y compris *Boops*). Il en exclut *Pimelepterus*, un poisson-pilote, qui a le palais denté.

REGAN (1913) distingue des *Sparidae* (« palate toothless »), les *Maenidae* (actuellement *Centracanthidae*), parce que ces derniers ont, parfois, des dents vomériennes.

JORDAN (1923), qui sépare les *Sparidae s. str.* des *Denticidae* et des *Girellidae* (*Boops*, etc...), d'après la forme des dents, signale à propos du genre aberrant *Evynnus* Jordan et Thomson, 1912, du Japon : « This genus, otherwise close to *Pagrosomus*, differs from all other Sparoid fishes in having a few stout conical teeth on vomer » (p. 198, en note).

FOWLER (1936), dans la diagnose des *Sparidae*, précise : « no teeth on vomer or palatines ». Cette formule est répétée, dans la clé des genres, pour les *Boopsinae* (*Boops*, *Sarpa*, *Oblada*, *Spondylisoma*).

Enfin BERTIN (in GRASSÉ, 1958) mentionne à propos des *Sparidae* : « palais sans dents ».

Il apparaît donc, d'après cette courte revue bibliographique, que des dents vomériennes n'ont jamais été trouvées chez aucun Sparidé *s. str.*, à la seule exception de *Evynnus*.

Dans la famille voisine des *Centracanthidae*, des études récentes (ZEI, 1941, résumé in DIEUZEIDE et ROLAND, 1958) ont fait le point sur la présence de dents vomériennes chez quelques espèces. Il semble que ces dents ne soient constantes que chez *Spicara maena* (fig. 1, A et B), et que *Spicara smaris* puisse avoir, occasionnellement, quelques dents. Les mâles de *Spicara chryselis* auraient le palais granuleux (DIEUZEIDE et ROLAND).

Aucune mention n'a jamais été faite de *dents palatines* (ectopérygoïdiennes), ni chez les *Sparidae*, ni chez les *Centracanthidae*.

II. DESCRIPTION DES DENTS VOMÉRIENNES ET PTÉRYGOÏDIENNES DE *BOOPS BOOPS*

Près de la moitié des individus examinés, provenant de la région de Banyuls, ont le prévomer (1) garni de trente à cinquante petites dents plus ou moins régulièrement disposées. Chez un peu

(1) Vomer *auct.* : c'est la terminologie de WEITZMAN (1962) et autres auteurs modernes qui est ici adoptée.

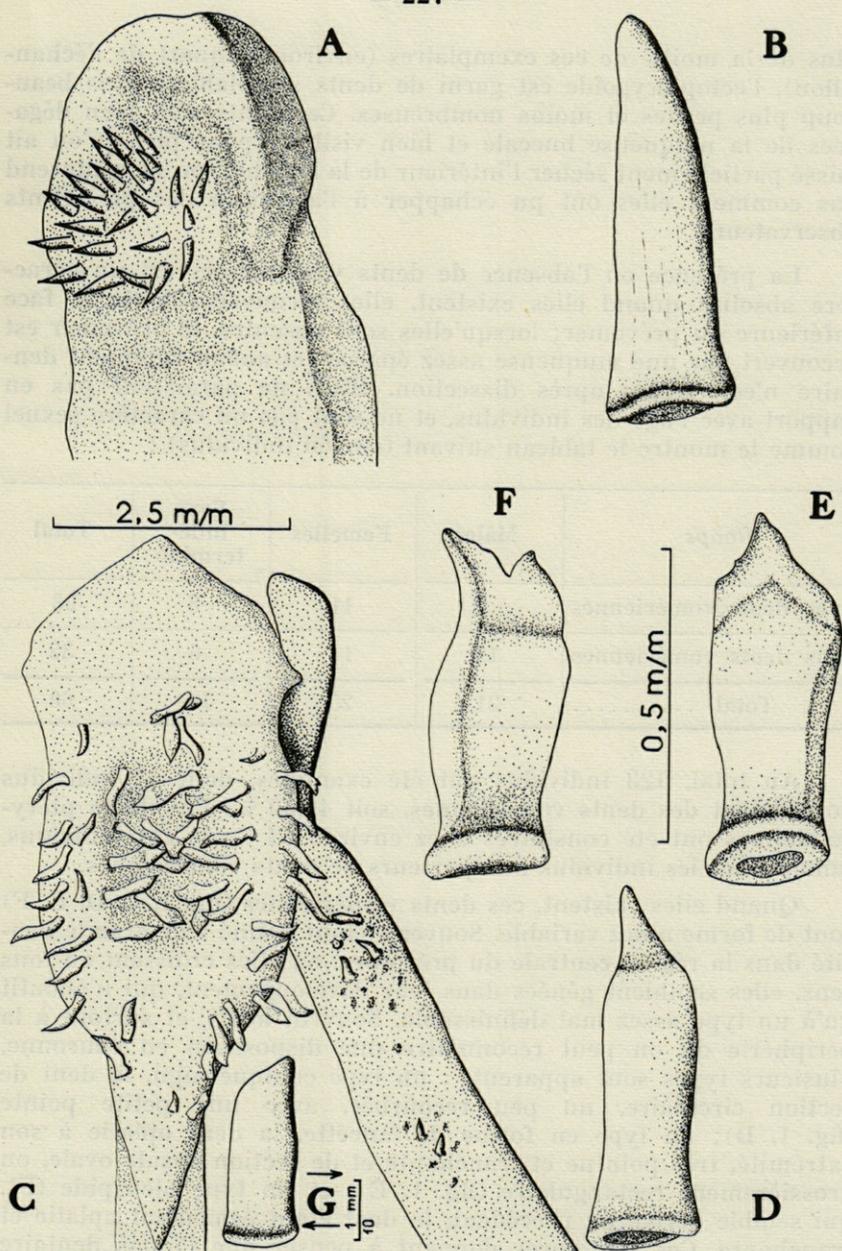


Fig. 1. — A, prévomer de *Spicara maena* (L.); B, détail d'une dent vomérienne de *Spicara maena* (L.); C, prévomer et ectoptérygoïde de *Boops boops* (L.); D, E, F, détail des dents vomériennes de *Boops boops* (L.); G, détail d'une dent ptérygoïdienne.

plus de la moitié de ces exemplaires (environ le quart de l'échantillon), l'ectoptérygoïde est garni de dents semblables, mais beaucoup plus petites et moins nombreuses. Ces dents sont bien dégagées de la muqueuse buccale et bien visibles, pour peu qu'on ait laissé partiellement sécher l'intérieur de la bouche : on ne comprend pas comment elles ont pu échapper à l'attention des précédents observateurs.

La présence ou l'absence de dents vomériennes est un caractère absolu : quand elles existent, elles recouvrent toute la face inférieure du prévomer; lorsqu'elles sont absentes, le prévomer est recouvert par une muqueuse assez épaisse, et aucun rudiment dentaire n'est visible après dissection. Elles ne paraissent pas en rapport avec l'âge des individus, et ne sont pas un caractère sexuel comme le montre le tableau suivant (sur 60 individus) :

<i>Boops</i>	Mâles	Femelles	Sexe indéterminé	Total
avec dents vomériennes	9	11	8	28
sans dents vomériennes	12	14	6	32
Total	21	25	14	60

Au total, 123 individus ont été examinés, dont 57 individus possédaient des dents vomériennes, soit 46,30 %. Les dents ptérygoïdiennes ont été constatées chez environ 54 % de ces individus, jamais chez les individus non porteurs de dents vomériennes.

Quand elles existent, ces dents vomériennes (fig. 1, C, D, E, F) sont de forme assez variable. Souvent, étant donné leur grande densité dans la région centrale du prévomer, où elles croissent en tous sens, elles semblent gênées dans leur développement, qui n'aboutit qu'à un type assez mal définissable. Souvent aussi, et surtout à la périphérie où on peut reconnaître une disposition en couronne, plusieurs types sont apparents : un type conique aigu, la dent de section circulaire, un peu recourbée, avec une petite pointe (fig. 1, D); un type en forme de lancette, la dent aplatie à son extrémité, très pointue et tranchante et de section basale ovale, ou grossièrement rectangulaire (fig. 1, E); et un type bicuspidé (F), qui semble dérivé du précédent, la dent étant également aplatie et tranchante. Ces structures donnent à penser que l'amas dentaire vomérien est véritablement « fonctionnel », mais la disposition des dents permet de douter qu'elles aient un rôle proprement masticateur.

En revanche, les « dents ptérygoïdiennes » sont de petits denticules — 5 ou 6 généralement — sans disposition particulière, parsemant irrégulièrement la face inférieure de l'ectoptérygoïde, nettement plus petits que les dents vomériennes, de forme conique, et sans différenciations notables (fig. 1, G).

III. PRÉSENCE DU PHORÉTIQUE *Meinertia*

Au cours de l'examen de cette denture intrabuccale inconstante de *Boops boops* (L.), on ne peut manquer d'être frappé par une très curieuse corrélation entre la présence de dents vomériennes et celle d'un « parasite » bien connu de la bouche et des branchies des Sparidés et groupes voisins, l'Isopode phorétique *Meinertia*.

On sait (cf. E. BARCELLS R., 1953) que *Meinertia oestroides* Risso, en Méditerranée occidentale (1), recherche particulièrement *Boops*, encore qu'il puisse se rencontrer fréquemment chez *Mullus* et surtout chez *Spicara*. Les femelles, grandes (12-29 mm), porteuses d'œufs ou de jeunes en développement dans le marsupium suivant la saison, s'accrochent le plus souvent, renversées, au plafond de la cavité buccale, grâce à leurs pattes armées d'une griffe. Plus rarement, au contraire, elles s'accolent sur la face supérieure de la langue. Quant aux mâles, nettement plus petits (7-13 mm), ils sont confinés dans la cavité branchiale.

Le pourcentage d'infestation, surtout étudié sur la côte espagnole, oscille entre 40 et 60 %. Dans la région de Banyuls, les 123 individus (examinés assez tôt pour que le phorétique soit encore *in situ*) étaient infestés à 41,5 % (51 individus sur 123), sans corrélation appréciable avec l'âge ou le sexe des poissons.

En revanche, la corrélation avec la présence de dents vomériennes, testée au moyen du χ^2 , est hautement significative, comme le montre le tableau suivant (123 *Boops*) :

<i>Boops</i>	Nombre d'individus infestés	Nombre d'individus non infestés	Total
Nombre d'individus avec dents vomériennes ...	(a) 33	(b) 24	57
Nombre d'individus sans dents vomériennes ...	(c) 18	(d) 48	66
Total	51	72	123

(1) Et aussi *Meinertia salparum* Gourret dans la région de Marseille.

$\chi^2 \neq 11,80$ (1), soit une probabilité de plus de 0,995 pour que la prédominance d'individus infestés *possesseurs de dents vomériennes* ne soit pas due à un hasard d'échantillonnage. Le coefficient d'association de YULE (2) est de $Q = + 0,57$. Son erreur standard étant $Q_s = 0,13$, il est donc compris (pour $p = 0,95$) entre $+ 0,31$ et $+ 0,83$, ce qui indique une très bonne corrélation.

Le deuxième tableau, *qui concerne uniquement les individus infestés* ($N = 51$) montre que l'Isopode ne s'accroche au palais que s'il y a des dents :

<i>Boops</i> infestés par <i>Meinertia</i>	<i>Meinertia</i> accroché au palais	<i>Meinertia</i> accroché à la langue	Total
Nombre d'individus avec dents vomériennes ...	31	2 (3)	33
Nombre d'individus sans dents vomériennes ...	0	18	18
Total	31	20	51

Le coefficient d'association est évidemment de $+ 1 \neq (Q = \frac{ad}{ad})$.

IV. DISCUSSION

A la fin de cette étude, deux questions viennent à l'esprit, qui ont respectivement trait à la présence des dents vomériennes et à celle du phorétique.

a) La présence des dents vomériennes doit faire considérer *Boops boops* (L.) comme une espèce polymorphe, aucun autre caractère n'ayant permis de distinguer les individus porteurs de dents vomériennes, de ceux qui n'en ont pas. Il est très peu probable qu'il s'agisse d'une espèce distincte (« jumelle », sympatrique), mais la systématique des *Boops* est loin d'être entièrement établie.

$$(1) \chi^2 = \frac{(ad - bc)^2 (a + b + c + d)}{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)}; \text{ 1 degré de liberté.}$$

$$(2) Q = \frac{ad - bc}{ad + bc}; Q_s = \frac{1 - Q^2}{2} \sqrt{\frac{1}{a} + \frac{1}{b} + \frac{1}{c} + \frac{1}{d}}. \text{ Cf. MORONEY, 1956, p. 264.}$$

(3) Dont un douteux : il s'agit d'un très petit *Meinertia* (mâle ?) venu, peut-être, de la cavité branchiale.

Si on admet que ces poissons représentent une population de type panmictique illimité, le pourcentage « équilibré » d'individus porteurs de dents vomériennes ($p \neq 0,46$) paraît répondre au cas où l'hétérozygote est le plus favorisé (« polymorphisme compensé » : cf. la Sickle-cell disease). On notera que le caractère apparemment favorable (pour l'alimentation) des dents vomériennes, est détruit par la présence préférentielle, à ce niveau, du phorétique. On peut donc penser, s'il y a pression de sélection en faveur de l'hétérozygotie, que celle-là s'applique sur un caractère différent, lié à la présence de dents vomériennes (pléiotropie). Ce caractère hypothétique n'est pas actuellement discernable, et d'autres facteurs (voir plus loin) peuvent être envisagés.

b) Il y a lieu, ensuite, de se demander quelle est l'incidence, sur la biologie de *Boops*, de la présence de *Meinertia* dans sa cavité buccale. En ce qui concerne l'alimentation du poisson, la présence du phorétique semble n'avoir aucune influence : en effet, 39 individus des deux sexes, *non infestés*, ont un rapport moyen

$\frac{\text{poids (en grammes)}}{\text{longueur totale (en cm)}}$ de 2,64, tandis que 24 individus *infestés* ont un rapport moyen de 2,52; la différence n'est pas significative, d'autant plus que l'écart-type d'un tel rapport est considérable (1). L'analyse de certaines croissances différentielles permettra peut-être d'infirmar ce résultat provisoirement négatif.

Dans le cadre limité de cette première étude, il est difficile, même sans verser dans le finalisme, de ne pas être amené à penser que le seul rôle « apparent » des dents vomériennes de *Boops boops* (L.) pourrait être de favoriser un bon ancrage de l'Isopode (supposé inévitable) sur le palais où il est peut-être moins gênant pour l'hôte que sur la face libre de la langue : dans cette hypothèse (gratuite), les dents vomériennes auraient effectivement un rôle adaptatif. Toutefois, la vérification provisoire de l'hypothèse (portant sur un très petit nombre d'individus) ne fait apparaître aucune différence significative dans le poids relatif des individus à phorétique vomérien, par rapport à ceux porteurs de *Meinertia* lingual.

Une étude en cours du genre *Spicara* semble montrer que, là aussi, l'Isopode phorétique recherche de préférence les Poissons (*Spicara maena*) porteurs de dents vomériennes, et paraît négliger la ou les espèces (*S. chryselis*, *S. smaris*) à voûte palatine plus ou

(1) Le poids augmente considérablement jusque vers 14 cm (point critique de croissance) pour être ensuite constamment majorant par rapport à la croissance linéaire. Cf. MATTA, 1958, p. 148.

moins lisse : la généralisation des faits rapportés ici, si elle est possible, permettra peut-être de confirmer l'une des hypothèses avancées.

BIBLIOGRAPHIE

- ARTEDI, P., 1738. — Genera Piscium. *Ichthyologia*, pars 3 : 409-500 (203-294, rééd. Weinheim, S. Cramer edit., 1962).
- BERTIN, L., 1958. — Agnathes et Poissons, in P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, 13 (3) : 2398-2400. Paris, Masson et Cie édit.
- CUVIER et VALENCIENNES, 1830. — *Histoire Naturelle des Poissons*, 6 : 346-365.
- DIEUZEIDE, R. et ROLAND, J., 1958. — Etude biométrique sur les *Centranchidae* du genre *Spicara* des côtes algériennes. *Bull. Stat. Aquic. Pêch. Castiglione*, nouv. sér., 9 : 136-200.
- E. BARCELLS, R., 1953. — Sur les Isopodes parasites de Poissons. *Vie et Milieu*, 4 (3) : 547-551.
- FOWLER, H.W., 1936. — The marine fishes of West Africa. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 70 (2) : 811-855.
- GÜNTHER, A., 1859. — Catalogue of the Acanthopterygian Fishes in the Collection of the British Museum, 1 : 412-496.
- JORDAN, D.S., 1923. — A classification of Fishes. *Stanford Univ. Publ. Biol. Sc.*, 3 (2) : 197-199.
- MATTA, F., 1958. — La pesca a strascico nell' Arcipelago Toscano. *Bol. Pesc. Pisc. Idro. Roma*, 13 (1-2) : 135-172.
- MORONEY, M.J., 1956. — Fact from figures. Penguin Books Ltd. (Third and rev. edit.).
- REGAN, C.T., 1913. — The classification of the Percoid Fishes. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 8^e série, 12 : 124.
- WEITZMAN, S.H., 1962. — The Osteology of *Brycon meeki*, a generalized Characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichth. Bull.*, 8 (1), 77 p., 21 figs.
- ZEI, M., 1941. — Studies on the morphology and taxonomy of the Adriatic species of *Maenidae*. *Acta Adriatica. Inst. Ocean. Split*, 2 (4) (réf. cop.).

COPÉDODES HARPACTICOÏDES DE BANYULS-SUR-MER

II. — *TYPHLAMPHIASCUS LUTINCOLA* sp. n.

par J. SOYER

Au cours de recherches sur la microfaune des fonds vaseux de la Mer de Banyuls, j'ai trouvé un grand nombre de Copépodes Harpacticoïdes appartenant au genre *Typhlamphiascus* Lang.

A ma connaissance, une seule espèce de ce genre était connue en Méditerranée : *Typhlamphiascus confusus* (Scott), trouvée en deux exemplaires par KLIE (1942) près de Rovigno, en Adriatique. Ces deux individus, dont un mâle, étaient conformes au type décrit pour la première fois par SCOTT (1902) et repris par SARS (1911).

Les formes rencontrées à Banyuls, bien que proches de cette espèce par l'aspect de la furca et la présence de soies fourchues à la P5, diffèrent par un certain nombre de caractères des descriptions données par les auteurs précédents. Après avoir examiné un grand nombre d'individus, j'ai observé la constance de ces caractères distinctifs et j'ai été amené à faire de cette forme une nouvelle espèce.

TYPHLAMPHIASCUS LUTINCOLA sp. n.

MATÉRIEL EXAMINÉ

14 ♀ ♀ et 12 ♂ ♂ ont été entièrement disséqués. L'examen des caractères distinctifs les plus apparents a été étendu à la totalité des individus récoltés, soit 64 ♀ ♀ et 21 ♂ ♂. Les exemplaires étu-

diés provenaient de dragages effectués sur des fonds de vase situés au large de la plage du Troc, par 35 m de profondeur (3/10/62, 26/11/62 et 8/1/63), par 50 m de fond au large du Cap l'Abeille (26/11/62), à la même profondeur par le travers de Canet, et enfin à 450 m de profondeur dans le Rech Lacaze-Duthiers (1 ♀).

Une femelle a été choisie comme holotype, un mâle comme allotype; les autres exemplaires deviennent paratypes (Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer : B V a 3c 0004).

DESCRIPTION

Le corps, blanc-jaunâtre, est allongé et cylindrique (fig. 1, a). Aucun œil n'est visible. La taille varie (soies furcales non comprises) de 780 μ à 870 μ pour les femelles, de 650 μ à 720 μ pour les mâles.

Le céphalothorax et l'urosome sont à peu près de même taille. Le premier présente à sa partie antérieure un rostre aigu (fig. 1, e), dépassant nettement le deuxième article de l'A1. L'urosome possède une ornementation riche, légèrement différente d'un sexe à l'autre. Les branches furcales (fig. 1, d) sont bien développées et plus longues que le dernier segment de l'urosome. La longueur ne dépasse jamais 2,5 fois la largeur maximale. Le bord interne est concave, mais l'importance de cette concavité varie selon les individus. Le bord externe est finement serrulé. Les soies furcales sont normales, la soie médiane interne étant plus longue que la moitié de l'ensemble céphalothorax-urosome.

F e m e l l e

Les caractères de la femelle sont assez voisins de ceux de *T. confusus* ♀. Elle en diffère cependant par l'A1, les pièces buccales et la longueur des lames furcales.

A1 (fig. 3, a). — Elle possède huit articles. Le premier porte seulement une soie glabre et une spinule à son bord interne et distal. Le 2^e, plus large que long, présente un grand nombre de soies à son bord distal interne. Le 4^e porte l'aesthète; il est plus court que le 3^e. Les 5^e, 6^e et 7^e segments sont courts et portent deux ou trois soies sur leur bord interne. Le 7^e possède une seule soie sur son bord externe. Le 8^e, aussi long que les trois précédents réunis, porte cinq soies à son extrémité distale et trois courtes soies à son bord externe. Cette disposition ainsi que la chétotaxie du 1^{er} segment se rapproche plus de celle observée chez *T. typhlops* (Sars) que de celle observée chez *T. confusus*.

A2 (fig. 1, c). — Elle est bien développée, avec un basipodite. Le dernier article, très fortement armé, présente à sa partie distale

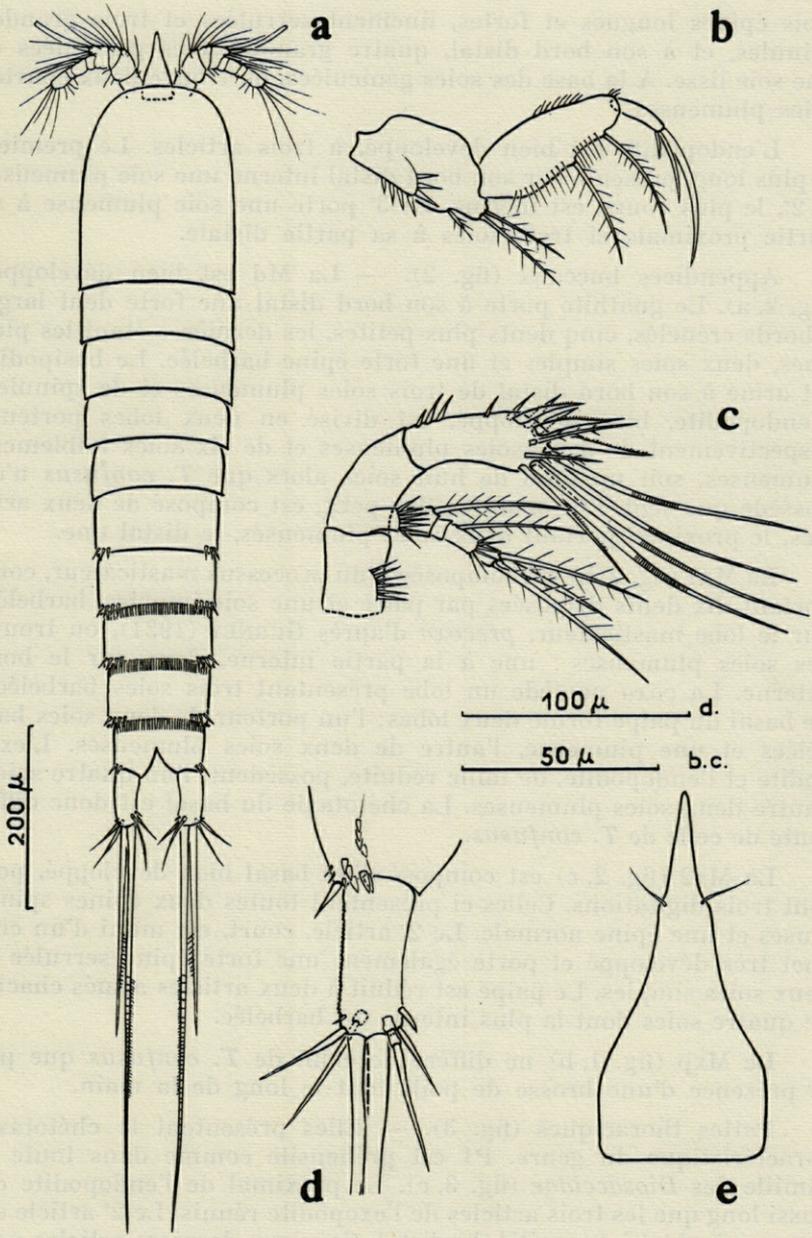


Fig. 1. — *Typhlamphiascus lutincola* ♀ sp. n. : a, habitus; b, maxillipède; c, antenne; d, furca; e, rostre.

trois épines longues et fortes, finement serrulées et trois grandes spinules, et à son bord distal, quatre grandes soies géniculées et une soie lisse. A la base des soies géniculées, on trouve deux courtes soies plumeuses.

L'endopodite est bien développé, à trois articles. Le premier, le plus long, présente sur son bord distal interne une soie plumeuse; le 2°, le plus court, est inerme. Le 3° porte une soie plumeuse à sa partie proximale et trois soies à sa partie distale.

Appendices buccaux (fig. 2). — La Md est bien développée (fig. 2, a). Le gnathite porte à son bord distal une forte dent large, à bords crénelés, cinq dents plus petites, les dernières étant les plus fines, deux soies simples et une forte épine barbelée. Le basipodite est armé à son bord distal de trois soies plumeuses et de spinules. L'endopodite, bien développé, est divisé en deux lobes porteurs respectivement de deux soies plumeuses et de six soies faiblement plumeuses, soit un total de huit soies alors que *T. confusus* n'en possède que sept. L'exopodite, plus petit, est composé de deux articles, le proximal portant deux soies plumeuses, le distal une.

La Mx1 (fig. 2, b) est composée d'un processus masticateur, comportant dix dents disposées par paire et une soie impaire, barbelée. Sur le lobe masticateur, *precoxa* d'après GURNEY (1931), on trouve des soies plumeuses : une à la partie interne, deux sur le bord externe. La *coxa* possède un lobe présentant trois soies barbelées. Le basal du palpe forme deux lobes; l'un porteur de deux soies barbelées et une plumeuse, l'autre de deux soies plumeuses. L'exopodite et l'endopodite, de taille réduite, possèdent, l'un quatre soies, l'autre deux soies plumeuses. La chétotaxie du basal est donc différente de celle de *T. confusus*.

La Mx2 (fig. 2, c) est composé d'un basal bien développé, portant trois digitations. Celles-ci présentent toutes deux épines spinuleuses et une épine normale. Le 2° article, court, est muni d'un crochet très développé et porte également une forte épine serrulée et deux soies simples. Le palpe est réduit à deux articles armés chacun de quatre soies dont la plus interne est barbelée.

Le Mxp (fig. 1, b) ne diffère de celui de *T. confusus* que par la présence d'une brosse de poils tout le long de la main.

Pattes thoraciques (fig. 3). — Elles présentent la chétotaxie caractéristique du genre. P1 est préhensile comme dans toute la famille des *Diosaccidae* (fig. 3, c). Le proximal de l'endopodite est aussi long que les trois articles de l'exopodite réunis. Le 2° article est à peu près égal à la moitié du distal. Ces deux derniers articles portent des spinules sur le côté externe. L'article terminal présente trois addendes bien développés. Les deux premiers articles de l'exopodite

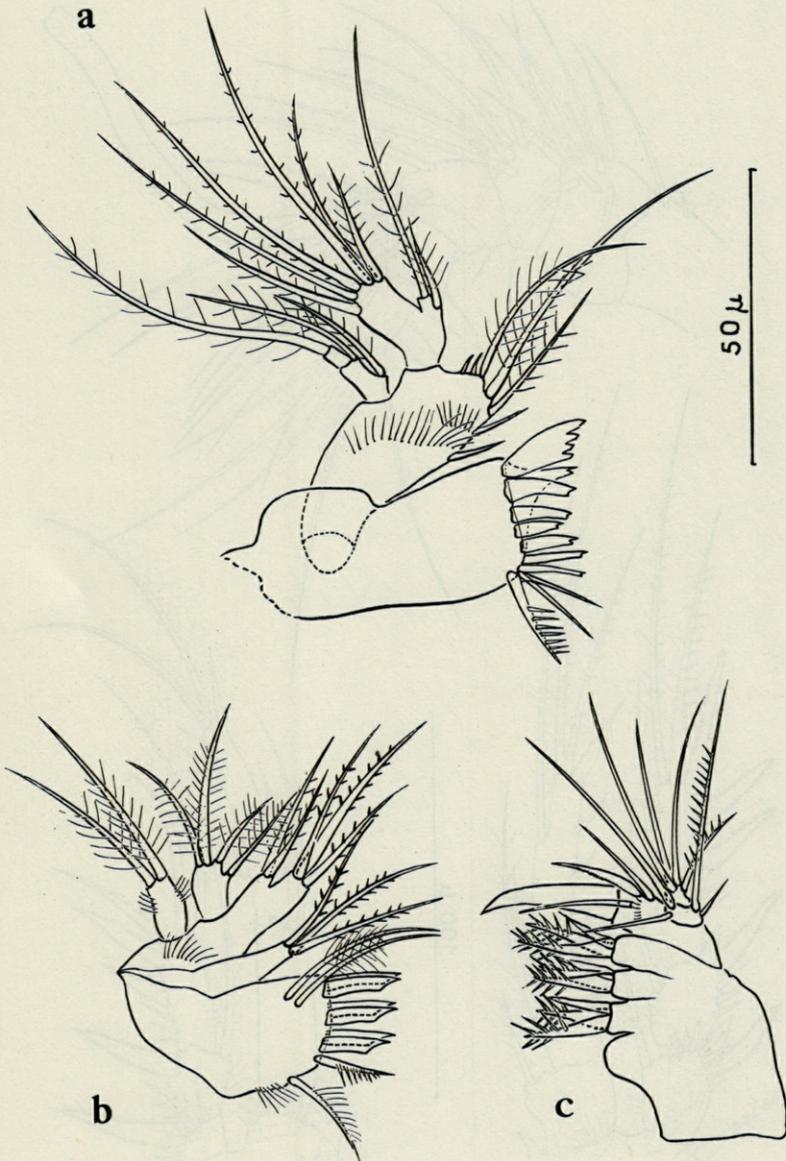


Fig. 2. — *Typhlamphiascus lutincola* ♀ sp. n. : a, mandibule; b, maxillule; c, maxille.

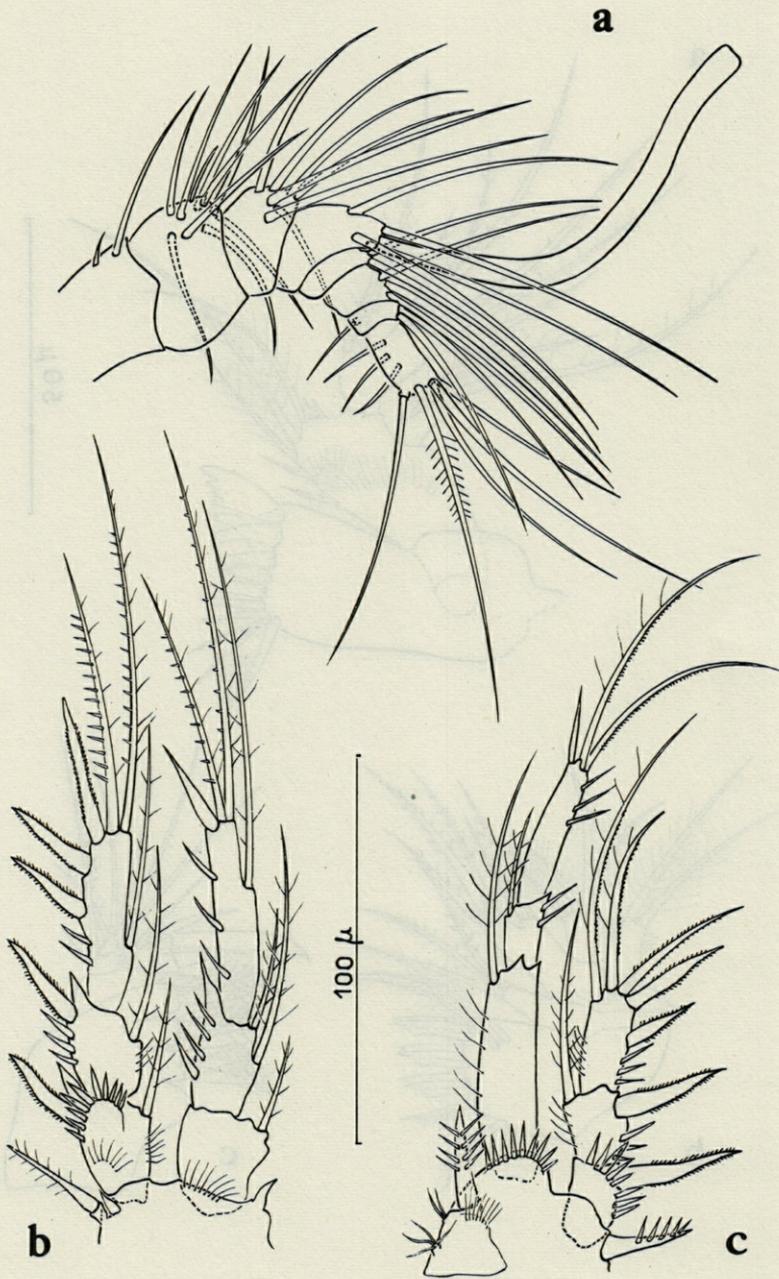


Fig. 3. — *Typhlamphiascus lutincola* ♀ sp. n. : a, antennule; b, deuxième patte; c, première patte.

portent sur le côté externe des spinules et une très forte épine. Seul le médian porte une soie interne. Le distal est armé de cinq addendes et de spinules.

La chétotaxie des autres pattes est la suivante :

		1	2	3
P2	Ex.	1	1	1-2-3
	End.	1	2	1-2-1
P3	Ex.	1	1	1-2-3
	End.	1	1	2-2-1
P4	Ex.	1	1	2-2-3
	End.	1	1	2-2-1

La P5 est comparable à celle de *T. confusus* (fig. 4, c).

Urosome. — L'ornementation de l'urosome (fig. 4, a et b) très légèrement différente de celle du ♂, comprend :

- U1 : rangée d'épines latéro-ventralement.
- U2 : sur le bord postérieur du segment, une rangée latérale, dorsale et ventrale, de fines spinules, doublée latéralement de courtes épines.
- U3, U4 : cf. segment précédent mais avec une série supplémentaire de courtes épines dorsales.
- U5 : épines courtes à la base de la furca, latéralement et ventralement, avec, dorsalement, une série de petites dents très courtes.

M â l e

Le mâle présente des caractères particuliers très nets.

A1 (fig. 5, a). — Elle est formée de neuf articles. La géniculation habituelle se situe entre le 6° et le 7° segment. Le premier article, conique, porte, comme chez la femelle, une soie lisse et une spinule. Le 2°, à peine plus large que long, est armé sur son bord internodistal d'un grand nombre de soies. Le 4°, portant l'aesthète, est beaucoup plus long que le 3°. A sa partie basale, il présente une protubérance recouvrant en partie le 3°, fortement armée à son bord interne de trois soies lisses. Le bord proximal et interne du 4° est muni d'une grosse épine, d'une soie lisse très longue et enfin d'une soie lisse sur le pédoncule de l'aesthète. Le 5°, très court, ne dépasse pas le pédoncule de l'aesthète et ne porte qu'une soie. Les 6° et 7° segments, fortement chitinisés forment l'articulation de l'A1; ils ne portent chacun qu'une soie épaisse et lisse. Les deux derniers articles possèdent, l'un quatre soies, l'autre deux soies au bord interne et cinq au bord distal. Le scape est plus long que le fouet.

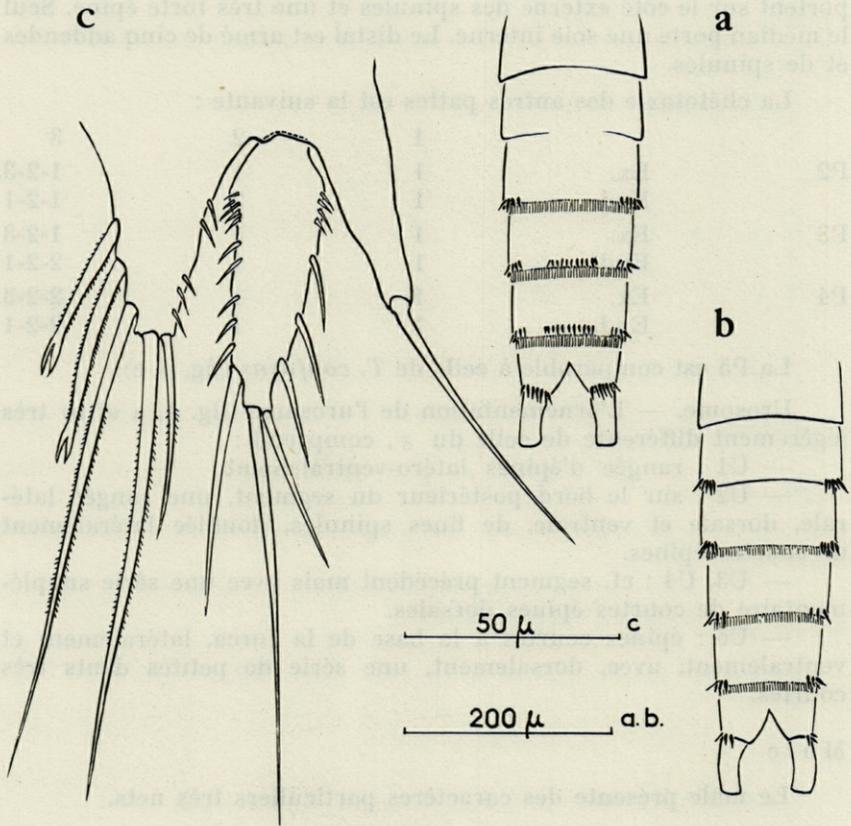


Fig. 4. — *Typhlamphiascus lutincola* ♀ sp. n. : a, ornementation de l'urosome (dorsale); b, ornementation de l'urosome (ventrale); c, cinquième patte.

L'A2 et les pièces buccales sont construites comme celles de la femelle.

Pattes thoraciques (fig. 5). — P1 (fig. 5, c) est évidemment formée de deux rames triarticulées. Les proportions des différents articles sont identiques à celles observées chez la femelle. La soie interne du distal est cependant beaucoup plus longue chez le mâle.

Le basipodite permet de distinguer cette forme de *T. confusus*. En effet, la plaque portant l'épine interne habituelle (fig. 5, d), présente également trois épines courtes, à pointe émoussée, qui forment une sorte de peigne. D'après KLIE (1942), chez *T. confusus*, il n'y aurait qu'un seul éperon strié.

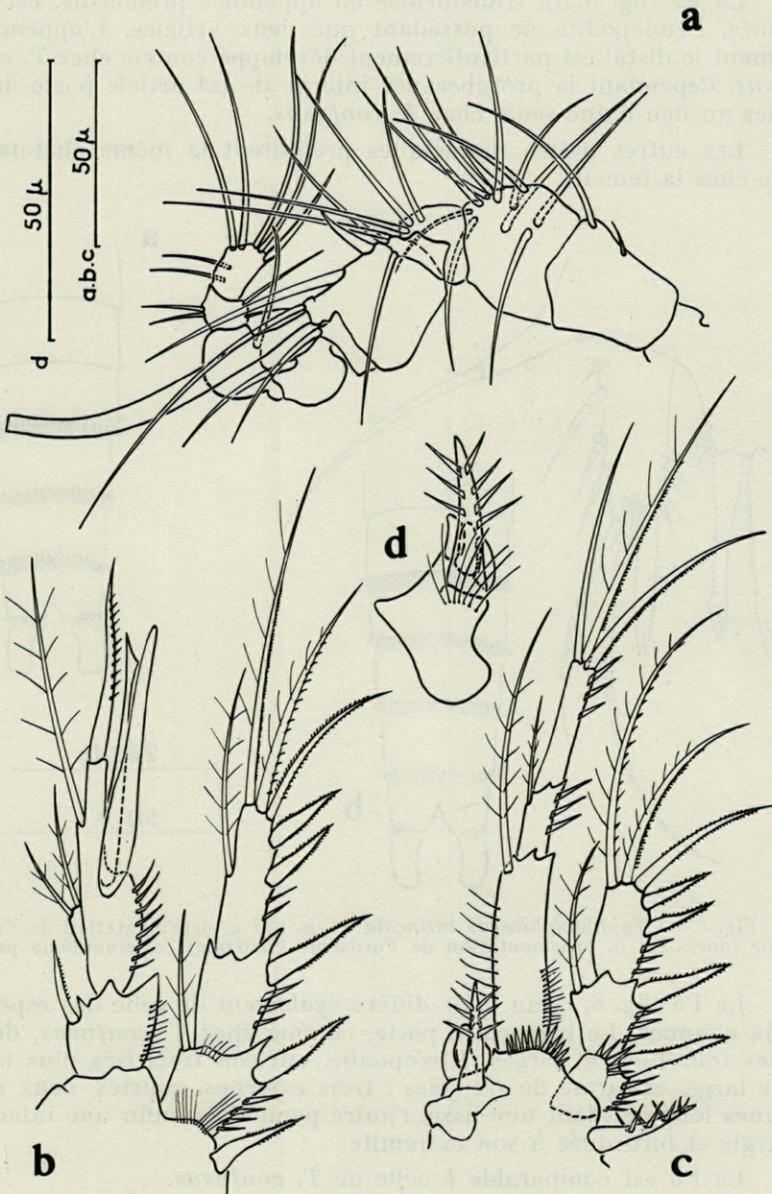


Fig. 5. — *Typhlamphiascus lutincola* ♂ sp. n. : a, antennule; b, deuxième patte; c, première patte; d, détail du basipodite de la première patte.

La P2 (fig. 5, b), transformée en appendice préhensile, est biramée, l'endopodite ne possédant que deux articles. L'appendice armant le distal est particulièrement développé comme chez *T. confusus*. Cependant la protubérance interne de cet article porte deux soies au lieu d'une seule chez *T. confusus*.

Les autres pattes thoraciques présentent la même chétotaxie que chez la femelle.

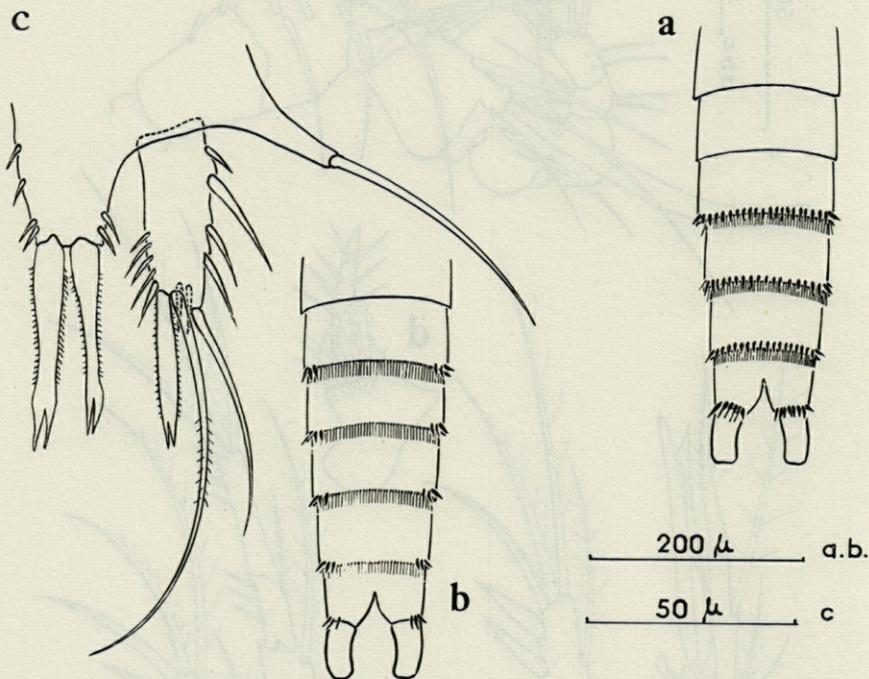


Fig. 6. — *Typhlamphiascus lutincola* ♂ sp. n. : a, ornementation de l'urosome (dorsale); b, ornementation de l'urosome (ventrale); c, cinquième patte.

La P5 (fig. 6, c) du mâle diffère également de celle des espèces déjà connues. Le basipodite porte, comme chez *T. confusus*, deux soies fourchues et larges. L'exopodite, environ trois fois plus long que large, est armé de six soies : trois externes, courtes, deux médianes longues, dont une lisse, l'autre pennée, et enfin une interne, élargie et bifurquée à son extrémité.

La P6 est comparable à celle de *T. confusus*.

Urosome. — Son ornementation est plus complète que celle de la femelle (fig. 6, a et b). Elle est différente de celle décrite par

MONARD (1935) pour un mâle de *T. confusus* récolté à Roscoff. Elle consiste en :

— U1 : rangée de spinules latérales et dorsales au bord postérieur du segment, doublée latéralement d'une rangée d'épines courtes.

— U2, U3, U4 : rangée de spinules dorsales, ventrales et latérales avec également une rangée d'épines latéralement et ventralement.

— U5 : cf. femelle.

DISCUSSION

Le genre *Typhlamphiascus* Lang ne comporte que neuf espèces, dont une seule à ma connaissance a été trouvée en Méditerranée, *T. confusus*. C'est d'ailleurs de cette espèce que la forme trouvée en grand nombre à Banyuls se rapproche le plus. Cependant, les lames furcales sont ici nettement moins allongées que dans l'espèce précédente, et le rapport longueur/largeur ne dépasse jamais 2,5 contre 3 chez *T. confusus*. De plus, leur bord externe est finement serrulé.

Par la sétation des articles 1^{er}, 7^e et 8^e, l'A1 se rapproche davantage de celle de *T. typhlops*, espèce caractérisée également par l'absence de soie interne au médian de l'endopodite de P4.

La chétotaxie des appendices buccaux, notamment de Md et de Mx1, est différente de celle de *T. confusus*.

Enfin le mâle présente des caractères très particuliers qui ne se retrouvent chez aucune des espèces déjà connues. A ma connaissance, il est vrai, trois mâles seulement ont été décrits pour les neuf espèces du genre. Le basipodite de P1, par la présence de trois épines à pointe émoussée formant « peigne » se distingue de celui de *T. confusus*, qui ne porte qu'un éperon finement strié; il se rapproche davantage de celui de *T. typhlops* qui porte un « peigne » de quatre épines. La présence d'une soie fourchue et épaissie à l'exopodite de la P5 est également unique. Enfin l'ornementation de l'urosome ne correspond pas à la description de MONARD (1935).

La constance des caractères observés, l'absence d'individus intermédiaires entre les deux espèces les plus proches, *T. confusus* et *T. typhlops*, font de cette forme une espèce originale.

L'examen des nombreux stades juvéniles accompagnant les adultes et des élevages ont été entrepris afin d'en préciser le développement.

Clef des espèces du genre *Typhlamphiascus* Lang

1. — Soies furcales normales 2
— Soies furcales modifiées *T. typhloides* (Sars)
2. — Exopodite de P5 formant une sorte de crochet 3
— Exopodite de P5 normal 4
3. — Soie apicale de l'exopodite de P5 normale
..... *T. blanchardi* (T. et A. Scott)
— Soie apicale de l'exopodite de P5 transformée; ♂ inconnu
..... *T. dentipes* (Thompson et A. Scott)
4. — Exp. P5 de la ♀ avec 5 soies, Bend. avec 5 soies 5
— Exp. P5 de la ♀ avec 5 soies, Bend. avec 4 soies, ♂ in-
connu *T. gracilicaudatus* (Thompson et A. Scott)
5. — Furca au moins 2 fois plus longue que large 6
— Furca un peu moins de 2 fois plus longue que large .. 8
6. — Furca 3 fois plus longue que large 7
— Furca moins de 3 fois plus longue que large
..... *T. lutincola* sp. n.
7. — Basend. de P5 dépassant le milieu de l'exop.
..... *T. confusus* (Sars)
— Basend. de P5 ne dépassant pas le milieu de l'exop.
..... *T. brevicornis* (Thompson et A. Scott)
8. — A1 ♀ à 8 articles 9
— A1 ♀ à 9 articles ? ♂ inconnu .. *T. accraensis* (T. Scott)
9. — Article médian de l'endp. P4 sans soie
..... *T. typhlops* (Sars)
— Article médian de l'endp. P4 avec 1 soie
..... *T. lamellifer* (Sars)

BIBLIOGRAPHIE

- GURNEY, R., 1948. — Some remarks on the Morphology of *Copepoda*.
Ann. Mag. Nat. Hist., 11 (14) : 711-714.
- KLIE, W., 1942. — Die Gattung *Amphiascus* G.O. Sars, 1911, im Mittel-
meer. *Arch. Naturgesch.* Leipzig, 10 : 443-475, 15 figs.
- KLIE, W., 1950. — *Harpacticoida* (Cop.) aus dem Bereich von Helgoland
und der Kieler Bucht, II. *Kieler Meeresf.*, 7 (1) : 76-128, 160 figs.
- LANG, K., 1948. — Monographie der Harpacticiden, Lund. 2 v., 1682 p.,
605 pls., 378 cts., 47 T.
- NICHOLLS, A.G., 1941. — A revision of the families *Dioaccidae* Sars 1906
and *Laophontidae* T. Scott 1905 (*Copepoda Harpact.*). *Rec. S. Austr.*
Mus. Adelaïde, 7 : 65-110.

Pour la bibliographie antérieure à 1938, se rapporter à LANG, K.,
1948.

COPÉPODES ASSOCIÉS AUX INVERTÉBRÉS DES CÔTES DU ROUSSILLON

2. — *LICHOMOLGIDAE*

ECTO-ASSOCIÉS D'OCTOCORALLIAIRES

par Jan H. STOCK et Gertjannie KLEETON

Nous connaissons un bon nombre de Copépodes vivant en association avec les Octocoralliaires de Banyuls. La plupart de ces associés appartiennent aux *Lamippidae*, famille à laquelle DE ZU-LUETA (1908, 1910, 1911) et plus récemment BOULIGAND (1960, 1961) ont consacré des ouvrages.

Egalement des côtes du Roussillon, STOCK (1960) a fait connaître un *Asterocheridae* (*Asterocheres mucronipes* Stock, 1960) et un *Lichomolgidae* (*Lichomoligus pteroidis* Della Valle, 1880), associés respectivement à *Eunicella verrucosa* et *Pteroides griseum*. Ces deux espèces se trouvent, contrairement à la majorité des Lamippides, sur la paroi externe de l'hôte. Dans la présente note, nous exposons les résultats des recherches systématiques sur les associés externes d'Octocoralliaires, entreprises en 1960 et 1961, grâce à l'emploi du scaphandre autonome. Nous remercions le Centre National de la Recherche Scientifique, qui — sur proposition de l'Organisation Néerlandaise pour le Développement de la Recherche Scientifique (Z.W.O.) — a bien voulu subventionner nos études.

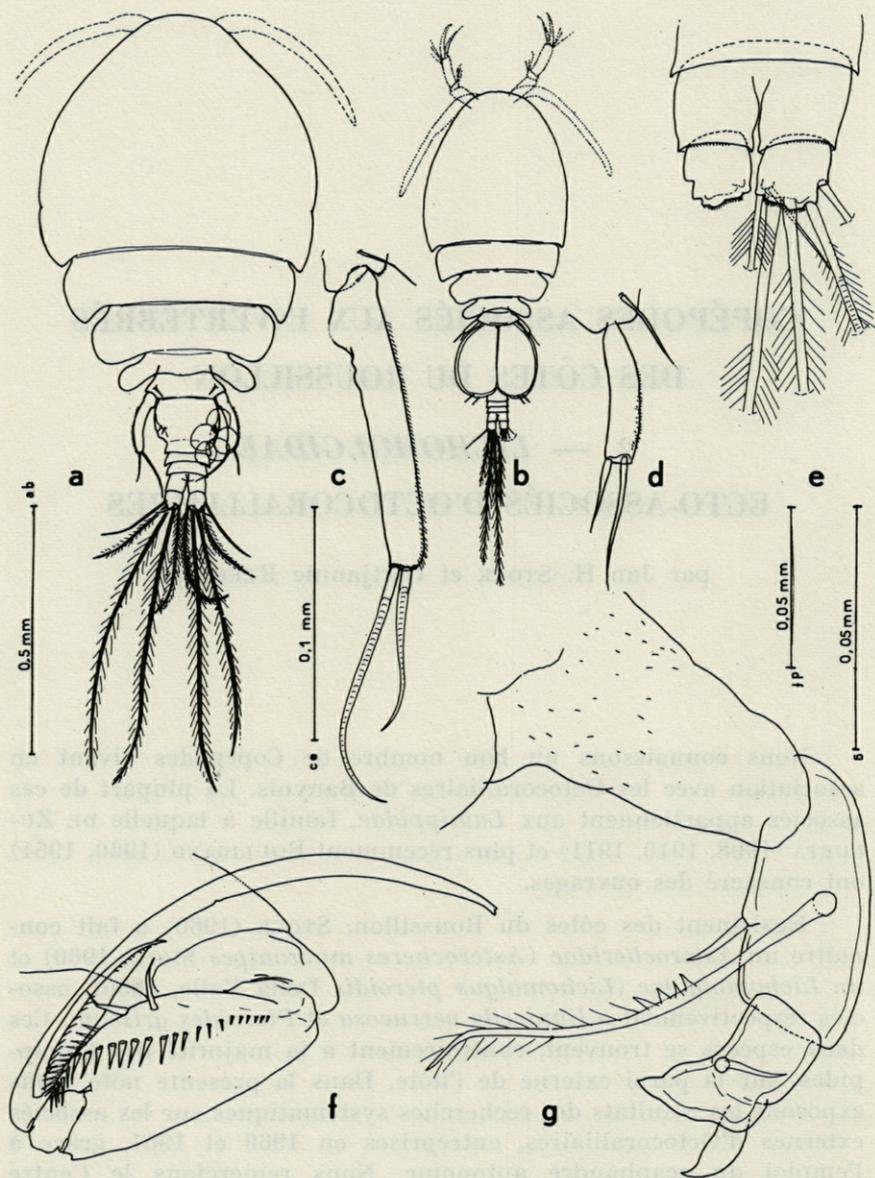


Fig. 1. — *Lichomolgus botulosus* n. sp. : a, femelle, vue dorsale; b, mâle, vue dorsale; c, cinquième patte (♀); d, cinquième patte (♂); e, segment anal et rames furcales, vue ventrale (♀); f, maxillipède (♂); g, maxillipède (♀).

Lichomolgus botulosus n. sp. (figs. 1-3).

Matériel examiné : a) 15 ♀ ♀, 5 ♂ ♂, 20 copépodites. Dans l'eau de lavage d'*Eunicella stricta* (Bert.) (1). Rochers de la digue du Laboratoire, Banyuls, par 10 m de profondeur environ. 9 août 1961. Une ♀ a été choisie comme holotype, un ♂ comme allotype; les autres exemplaires deviennent paratypes (Z.M.A. Co. 100.747).

b) 1 ♀. Sur *Paramuricea chamaeleon* (von Koch). Cap Creus, Espagne, par 20-23 m. 22 août 1961. (Z.M.A. Co. 100.748).

Description : Femelle. Corps (fig. 1, a) assez robuste; longueur totale de quatre individus, y compris les rames caudales, mais sans les soies furcales, 668, 789, 886 et 902 μ ; largeur correspondante (au niveau de l'insertion des premières pattes) 354, 467, 483 et 498 μ . Abstraction faite d'une faible échancrure au bord latéral du céphalothorax, la fusion entre le segment porteur des P1 et le céphalosome est complète. Le segment génital est élargi dans sa partie antérieure; les points d'attache des sacs ovigères sont marqués par deux soies spiniformes seulement. Sacs ovigères non observés intacts.

Les segments 3 et 4 de l'urosome ne portent pas d'épines ou de soies; une rangée de petits denticules se trouve au bord postérieur du segment anal. La rame furcale (fig. 1, e) est légèrement plus longue que large, et un peu plus courte que le segment anal. Les soies latérale et dorsale sont glabres, les quatre soies terminales sont plumeuses.

Le rostre (fig. 2, b) est bien développé, en forme de langue.

La première antenne (fig. 2, a) porte un asthète (A sur la figure) sur chacun des articles 5, 6 et 7. Au milieu du 7^e article, on trouve une soie [(A) sur la fig. 2, a], qui peut avoir l'allure d'un asthète.

La deuxième antenne (fig. 2, c), grêle, est surtout remarquable par l'allongement et la sveltesse de ses griffes terminales, finement denticulées au bord intérieur.

La mandibule est comme sur la figure (fig. 2, d). La première maxille (fig. 2, e), unilobée, porte trois soies terminales, dont une plumeuse. La deuxième maxille (fig. 2, f) consiste en un segment basal robuste et une portion distale très grêle. Le fouet principal, armé de très longues dents, est fléchi et plus court que le fouet auxiliaire.

(1) D'après Rossi, 1960 (*Ann. Mus. Civico Stor. Nat.*, 71 : 203-225), la gorgone la plus commune dans la région de Banyuls doit être nommée *E. stricta* (Bert.) et non *E. verrucosa* (Pall.), comme l'un de nous (J.H. Stock, 1960) l'avait appelée dans un précédent travail.

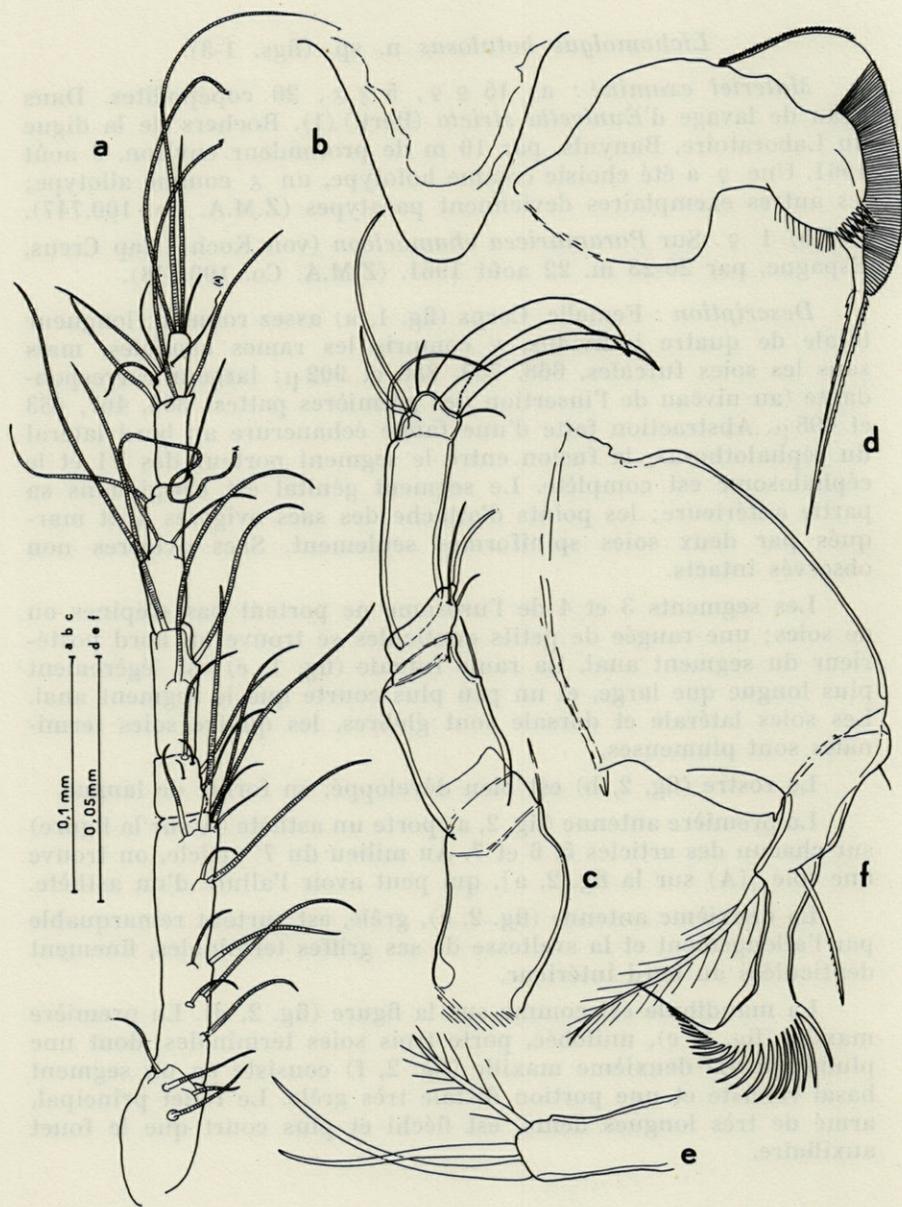


Fig. 2. — *Lichomolgus botulosus* n. sp., femelle. a, première antenne; b, rostre; c, deuxième antenne; d, mandibule; e, première maxille; f, deuxième maxille.

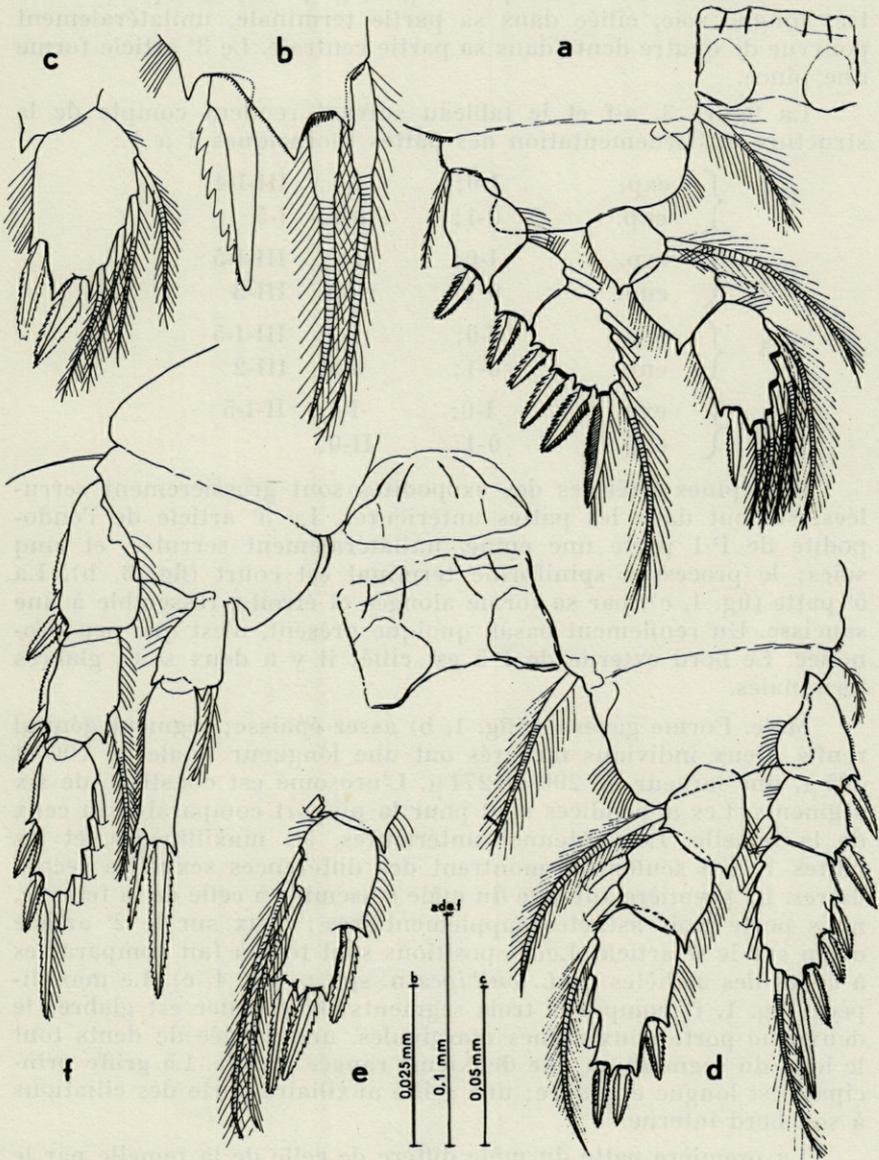


Fig. 3. — *Lichomolqus botulosus* n. sp.: a, première patte (♀); b, partie distale du 3^e article de l'endopodite de P1 (♀); c, troisième article de l'endopodite de P1 (♂); d, deuxième patte (♀); e, troisième article de l'endopodite de P3 (♀); f, quatrième patte (♀).

Le 2° article du maxillipède (fig. 1, g) porte une épine et une très longue soie, ciliée dans sa partie terminale, unilatéralement pourvue de quatre dents dans sa partie centrale. Le 3° article forme une pince.

La figure 3, a-f et le tableau suivant rendent compte de la structure et l'ornementation des pattes thoraciques 1 à 4 :

P 1	{	exp.	I-0;	I-1;	III-I-4
		enp.	0-1;	0-1;	I-5
P 2	{	exp.	I-0;	I-1;	III-I-5
		enp.	0-1;	0-2;	III-3
P 3	{	exp.	I-0;	I-1;	III-I-5
		enp.	0-1;	0-2;	III-2
P 4	{	exp.	I-0;	I-1;	II-I-5
		enp.	0-1;	II-0,	

Les épines latérales des exopodites sont grossièrement serrulées, surtout dans les pattes antérieures. Le 3° article de l'endopodite de P 1 porte une épine, unilatéralement serrulée, et cinq soies; le processus spiniforme terminal est court (fig. 3, b). La 5° patte (fig. 1, c), par sa forme allongée et étroite, ressemble à une saucisse. Un renflement basal, quoique présent, n'est que peu prononcé. Le bord externe de P 5 est cilié; il y a deux soies glabres terminales.

Mâle. Forme générale (fig. 1, b) assez épaisse; segment génital renflé. Deux individus mesurés ont une longueur totale de 700 et 725 μ , une largeur de 290 et 274 μ . L'urosome est constitué de six segments. Les appendices sont pour la plupart comparables à ceux de la femelle. Les antennes antérieures, les maxillipèdes, et les pattes 1 et 5 seulement montrent des différences sexuelles secondaires. La première antenne du mâle ressemble à celle de la femelle, mais porte trois asthètes supplémentaires : deux sur le 2° article et un sur le 4° article. Leurs positions sont tout à fait comparables à celles des asthètes de *L. bulbipes* n. sp. ♂ (fig. 4, c). Le maxillipède (fig. 1, f) comprend trois segments; le premier est glabre; le deuxième porte deux épines marginales, une rangée de dents tout le long du segment, et une deuxième rangée distale. La griffe principale est longue et glabre; une griffe auxiliaire porte des ciliations à son bord interne.

La première patte du mâle diffère de celle de la femelle par le 3° article de l'endopodite (fig. 3, c), qui porte deux épines et quatre soies, tandis que le processus spiniforme terminal-interne est plus élancé.

La cinquième patte (fig. 1, d) est, de beaucoup, moins grêle que chez la femelle; il n'y a pas de renflement basal.

Remarques : parmi les 28 espèces antérieurement connues qui présentent, pour leurs pattes biramées, la même formule chéto-taxique que *L. botulosus* n. sp., deux seulement combinent, comme l'espèce nouvelle, des rames caudales très brèves avec des 5^{es} pattes (♀) extrêmement allongées. Ces deux espèces, *L. gracilipes* A. Scott, 1909, et *L. patulus* Humes, 1958, diffèrent tous les deux par leurs 2^{es} antennes plus trapues; chez *L. botulosus* n. sp., la portion distale de la 2^e antenne est allongée, ce qui est évident surtout au niveau des griffes terminales.

L. botulosus n. sp. ressemble aussi aux deux espèces connues seulement par le mâle et décrites par GURNEY (1927) du Canal de Suez. L'une des deux, *L. aegypticus* Gurney, 1927, diffère à nouveau par ses A 2 trapues. L'autre espèce, *L. vagans* Gurney, 1927, est sans doute très proche de notre forme, mais en diffère cependant par le 4^e article des A 2 plus long, par la 2^e maxille au fouet auxiliaire court, par la 5^e patte glabre et par la forme du segment génital.

Le nom spécifique proposé pour l'espèce nouvelle, *botulosus*, vient de *botulus* (= saucisse) et fait allusion à la forme de la P 5 ♀.

Lichomolgus bulbipes n. sp. (figs. 4-6).

Matériel examiné : a) 2 ♀ ♀, 4 ♂ ♂, 1 copépodite. Sur *Alcyonium acaule* Marion. Rochers de la digue du Laboratoire, Banyuls. Par 10 à 12 m de profondeur. 12 septembre 1961. Une ♀ a été choisie comme holotype, un ♂ comme allotype; les autres exemplaires deviennent paratypes (Z.M.A. Co. 100.743).

b) 1 ♂, 1 copépodite. Même hôte, même localité. 29 août 1960. (Z.M.A. Co. 100.744).

c) 1 ♀. Sur *Paraerythropodium coralloides* (Pall.). Cap Creus, Espagne, 20-23 m. 22 août 1961. (Z.M.A. Co. 100.745).

d) 2 ♀ ♀, 1 ♂. Même hôte. Cap Rédéris (S. de Banyuls), par 26 m de profondeur environ. 25 août 1961. (Z.M.A. Co. 100.746).

e) 1 ♀. Même hôte. Jetée de Port-Vendres (Pyr.-Or.), par 20 m de profondeur environ. 26 août 1961. (Z.M.A. Co. 100.749).

Description : Femelle. Corps allongé (fig. 4, a); longueur totale de quatre individus, y compris les rames caudales, mais sans les soies furcales, 821, 901, 1 063 et 1 110 μ ; largeur au niveau de l'insertion des premières pattes, 505, 515, 531 et 515 μ . Segment porteur de P 1 complètement sondé au céphalosome; limite entre ces deux segments indiquée par une échancrure peu marquée dans le bord latéral du céphalothorax. Segment génital allongé, élargi dans sa

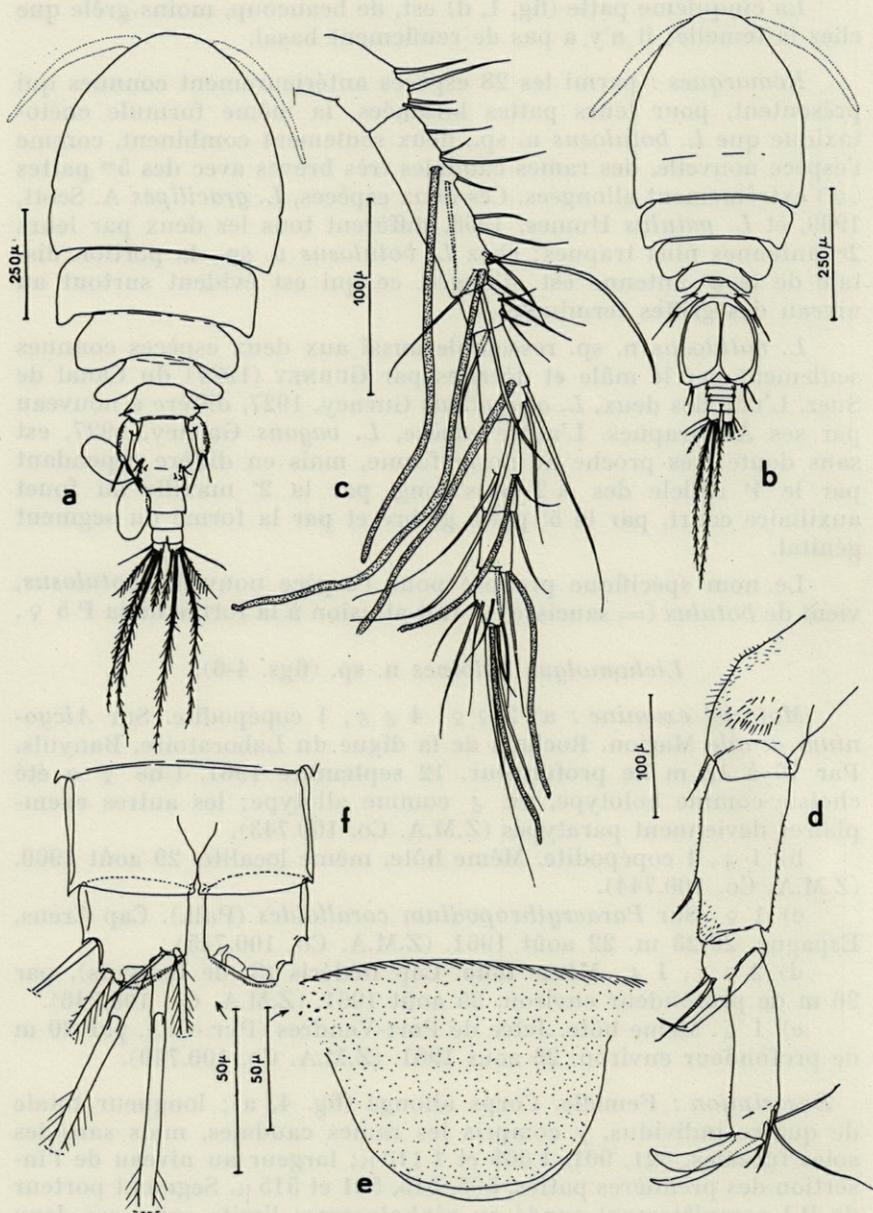


Fig. 4. — *Lichomolgus bulbipes* n. sp. : a, femelle, vue dorsale; b, mâle, vue dorsale; c, première antenne (♂); d, seconde antenne (♀); e, rostre (♀); f, segment anal et rames caudales (♀), vue dorsale.

moitié antérieure, avec les niveaux d'insertion des sacs ovigères dorso-latéraux marqués par deux soies spiniformes et deux processus cuticulaires aigus (fig. 6, g), qui forment vraisemblablement les rudiments des sixièmes pattes. Spermatophores (fig. 4, a) : $65 \times 130 \mu$. Sacs ovigères elliptiques; $421 \times 242 \mu$; œufs nombreux.

Les segments 3, 4 et 5 de l'urosome sont rectangulaires et glabres. La rame caudale (fig. 4, f) est plus large que longue, sa longueur étant les $4/5$ environ du segment anal. Les soies latérale et dorsale de la rame sont glabres, les quatre soies terminales sont plumeuses.

Le rostre est largement arrondi (fig. 4, e). La première antenne ressemble à celle du mâle (fig. 4, c), mais les trois asthètes proximaux manquent (donc ceux des segments 2 et 4). La deuxième antenne (fig. 4, d) est 4-articulée. Article basal avec une courte soie à l'angle distal, et avec une zone ciliée sur le flanc. Deuxième article avec des cils marginaux et une courte soie aux $2/3$ de sa longueur; le troisième article, court, trapézoïdal, porte deux soies subterminales et une épine ou griffe distale, courbée anguleusement. Le quatrième article, allongé et mince, est armé de trois soies sub-

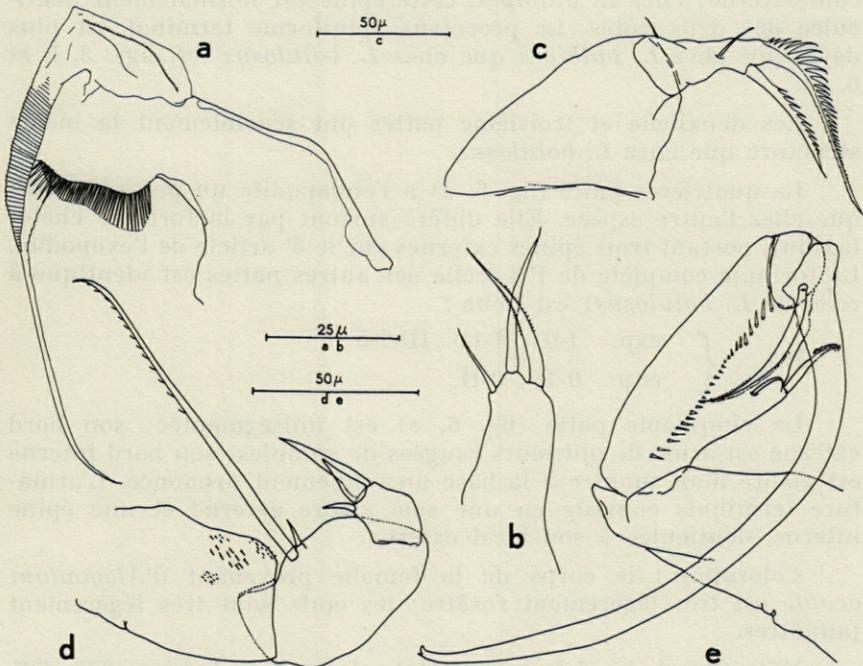


Fig. 5. — *Lichomolgus bulbipes* n.sp.: a, mandibule (♀); b, première maxille (♀); d, maxillipède (♀); e, maxillipède (♂).

terminales, de deux courtes soies — dont une externe et une interne — terminales et de deux griffes — une robuste et une grêle — terminales.

La mandibule (fig. 5, a) est pourvue d'une crête hyaline médiane, qui par son allure rectangulaire, caractérise l'aspect général de l'appendice. Le fouet terminal est long et glabre.

La première maxille (fig. 5, b), unilobée, ne porte que deux soies longues et une plus courte, terminales. La deuxième maxille (fig. 5, c) ne présente pas de caractères extraordinaires.

Le maxillipède au contraire est très typique (fig. 5, d). Son 2° article porte une épine et une soie, de longueur très inégale, la soie étant plus longue que tout l'appendice. Cette longue soie est ciliée sur l'un des côtés, de sa partie distale. Le 3° article du mxp porte trois formations articulées et spiniformes, la proximale la plus petite, la distale la plus grande.

La première patte ressemble beaucoup à celle de *Lichomolgus botulosus*. La seule différence se trouve au 3° article de l'endopodite. Chez *L. botulosus*, l'épine interno-distale n'est que denticulée au côté externe; chez *L. bulbipes*, cette épine est normalement denticulée des deux côtés. Le processus spiniforme terminal est plus développé chez *L. bulbipes* que chez *L. botulosus* (cf. figs. 3, b et 6, a).

Les deuxième et troisième pattes ont sensiblement la même structure que chez *L. botulosus*.

La quatrième patte (fig. 6, d) a l'endopodite un peu plus long que chez l'autre espèce. Elle diffère surtout par la formule chéto-taxique, portant trois épines externes sur le 3° article de l'exopodite. La formule complète de P 4 (celle des autres pattes est identique à celle de *L. botulosus*) est donc :

$$P\ 4 \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{exp. I-0; I-1; III-I-5} \\ \text{enp. 0-1; 0-II.} \end{array} \right.$$

La cinquième patte (fig. 6, e) est unisegmentée; son bord externe est armé de plusieurs rangées de spinules; son bord interne est glabre mais montre à la base un renflement prononcé. L'armature terminale consiste en une soie glabre externe et une épine interne, denticulée à son bord externe.

Coloration : le corps de la femelle provenant d'*Alcyonium acaule* est très légèrement rosâtre; les œufs sont très légèrement jaunâtres.

Mâle (fig. 4, b). Longueur totale de trois individus, 676, 725 et 757 μ ; largeur des mêmes individus, au niveau de l'insertion des

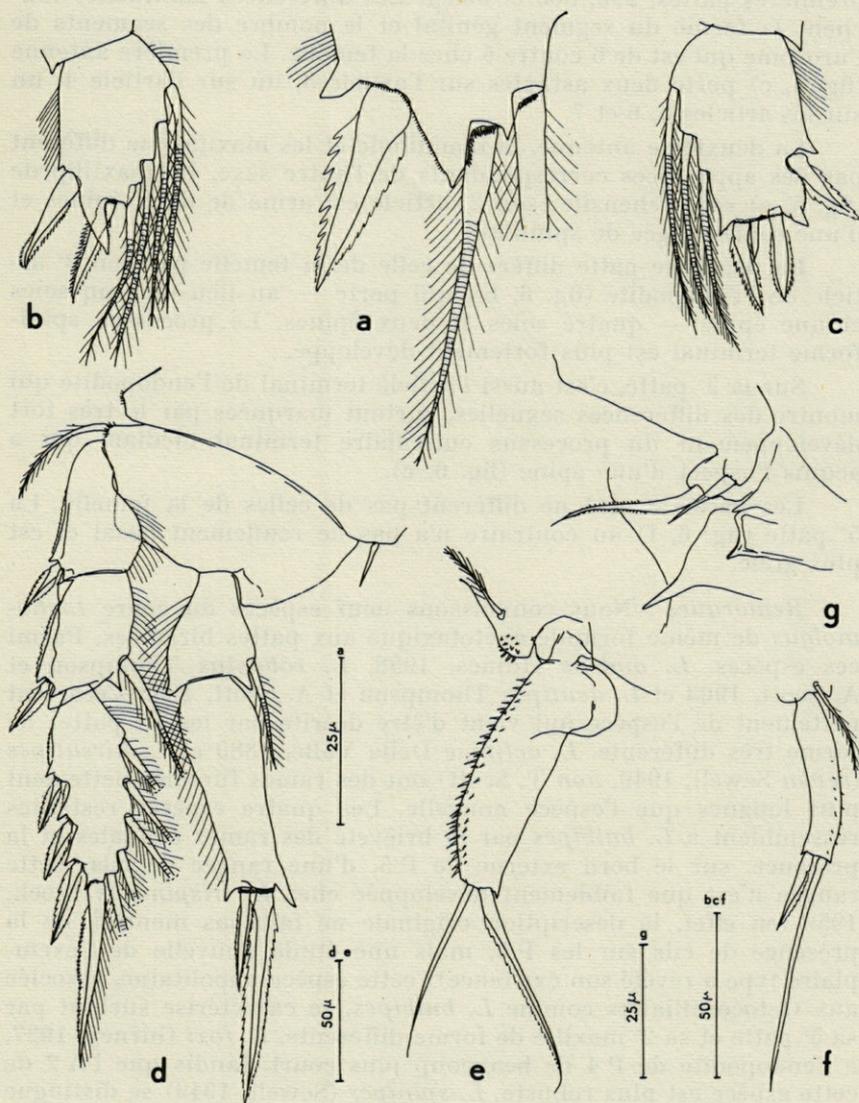


Fig. 6. — *Lichomolqus bulbipes* n. sp.: a, partie distale du 3^e article de l'endopodite de P1 (♀); b, troisième article de l'endopodite de P1 (♂); c, troisième article de l'endopodite de P2 (♂); d, quatrième patte (♀); e, cinquième patte (♀); f, cinquième patte (♂); g, sixième patte (♀).

premières pattes, 290, 306 et 306 μ . Les différences habituelles touchent la forme du segment génital et le nombre des segments de l'urosome qui est de 6 contre 5 chez la femelle. La première antenne (fig. 4, c) porte deux asthètes sur l'article 3, un sur l'article 4, un sur les articles 5, 6 et 7.

La deuxième antenne, la mandibule et les maxilles ne diffèrent pas des appendices correspondants de l'autre sexe. Le maxillipède (fig. 5, e) est préhensile; son 2° article est armé de deux épines et d'une seule rangée de spinules.

La première patte diffère de celle de la femelle par son 3° article de l'endopodite (fig. 6, b), qui porte — au lieu de cinq soies et une épine — quatre soies et deux épines. Le processus spiniforme terminal est plus fortement développé.

Sur la 2° patte, c'est aussi l'article terminal de l'endopodite qui montre des différences sexuelles, surtout marquées par le très fort développement du processus cuticulaire terminal médian, qui a acquis l'aspect d'une épine (fig. 6, c).

Les pattes 3 et 4 ne diffèrent pas de celles de la femelle. La 5° patte (fig. 6, f) au contraire n'a pas de renflement basal et est plus grêle.

Remarques : Nous connaissons neuf espèces du genre *Lichomolgus* de même formule chétotaxique aux pattes biramées. Parmi ces espèces, *L. audens* Humes, 1958, *L. robustus* Thompson et A. Scott, 1903 et *L. dentipes* Thompson et A. Scott, 1903 s'écartent nettement de l'espèce qui vient d'être décrite par les 5^{es} pattes de forme très différente. *L. actiniae* Della Valle, 1880 et *L. hirsutipes* (*sensu* Sewell, 1949, *non* T. Scott) ont des rames furcales nettement plus longues que l'espèce nouvelle. Les quatre espèces restantes ressemblent à *L. bulbipes* par la brièveté des rames caudales et la présence, sur le bord externe de P 5, d'une rangée de cils. Cette rangée n'est que faiblement développée chez *L. trispinosus* Stock, 1959 (en effet, la description originale ne fait pas mention de la présence de cils sur les P 5, mais une étude nouvelle de l'exemplaire type a révélé son existence); cette espèce napolitaine, associée aux Octocoralliaires comme *L. bulbipes*, se caractérise surtout par sa 5° patte et sa 2° maxille de forme différente. *L. foxi* Gurney, 1927, a l'endopodite de P 4 de beaucoup plus court, tandis que l'A 2 de cette espèce est plus robuste. *L. spinipes* (Sewell, 1949) se distingue de l'espèce nouvelle par sa A 2 qui ne possède qu'une griffe terminale et par son basipodite de P 4 cilié. L'espèce la plus proche de *L. bulbipes* est sans doute *L. buddhensis* Thompson et A. Scott, 1903. Elle diffère cependant nettement par son maxillipède (φ) portant sur le 2° article deux soies courtes de longueur égale et sur le 3° article deux structures spiniformes seulement.

Le nom spécifique, *bulbipes*, fait allusion au renflement basal de la 5^e patte de la femelle.

Lichomolgus pteroidis Della Valle, 1880 (fig. 7).

Lichomolgus Pteroidis Della Valle, 1880a, p. 119, pl. II figs. 32-42; DELLA VALLE, 1880b, p. 99, pl. VI figs. 32-42; DE ZULUETA, 1911, p. 10, 50.

Lichomolgus pteroidis, Stock, 1959, p. 66, figs. 5-6; STOCK, 1960, p. 242; BOULIGAND, 1960, p. 258.

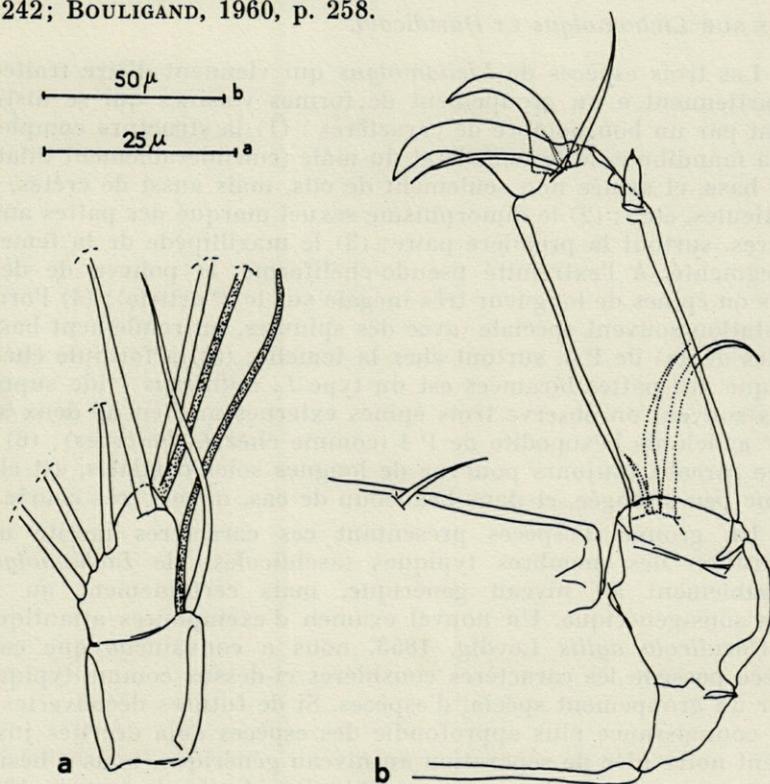


Fig. 7. — *Lichomolgus pteroidis* Della Valle, ♀. a, portion distale de la première antenne; b, deuxième antenne.

Matériel : a) Associé d'une façon constante à *Pteroides griseum* Bohadsch des fonds chalutables au large de Banyuls, par 50 à 100 m de profondeur (Z.M.A. Co. 100.710).

b) Une ♀ adulte fut trouvée sur des *Eunicella stricta* (Bert.), ramassés sur les rochers autour de la digue du Laboratoire à

Banyuls, par 10 m de profondeur environ. 9 août 1961 (Z.M.A. Co. 100.740).

Remarques : la présence de cette espèce, typiquement inféodée aux *Pteroides*, sur des Octocoralliaires du genre *Eunicella*, si éloignés de *Pteroides*, doit certainement être considérée comme accidentelle. Cependant, toute possibilité de confusion se trouve écartée, *Pteroides* — qui habite les fonds vaseux à une certaine profondeur — ne se trouvant pas sur les parois rocheuses du littoral.

NOTE SUR *Lichomolgus* ET *Doridicola*.

Les trois espèces de *Lichomolgus* qui viennent d'être traitées, appartiennent à un groupement de formes voisines qui se distinguent par un bon nombre de caractères : (1) la structure complexe de la mandibule de la femelle et du mâle (considérablement dilatée à la base, et armée non seulement de cils, mais aussi de crêtes, de denticules, etc.); (2) le dimorphisme sexuel marqué des pattes antérieures, surtout la première paire; (3) le maxillipède de la femelle (3-segmenté, à l'extrémité pseudo-chélifforme, et pourvu de deux soies ou épines de longueur très inégale sur le 2° article); (4) l'ornementation souvent spéciale (avec des spinules, un renflement basal, et des dents) de P 5, surtout chez la femelle; (5) la formule chéto-taxique des pattes biramées est du type *L. botulosus* (vide supra), mais souvent on observe trois épines externes au lieu de deux sur le 3° article de l'exopodite de P 4 (comme chez *L. bulbipes*); (6) la rame furcale, toujours pourvue de longues soies caudales, est elle-même peu allongée, et dans beaucoup de cas, même, très courte.

Un groupe d'espèces présentant ces caractères mérite une séparation des membres typiques (ascidicoles) de *Lichomolgus*, probablement au niveau générique, mais certainement au niveau sous-générique. Un nouvel examen d'exemplaires atlantiques de *Doridicola agilis* Leydig, 1853, nous a convaincus que cette espèce possède les caractères considérés ci-dessus comme typiques pour un groupement spécial d'espèces. Si de futures découvertes et une connaissance plus approfondie des espèces déjà décrites justifiaient notre idée de séparation au niveau générique, nous n'hésiterions pas à proposer le nom disponible, *Doridicola*, de LEYDIG, 1853, pour ce genre. Cette mesure aurait deux résultats : le genre *Lichomolgus*, qui n'est maintenant qu'un nom collectif pour de nombreuses espèces très différentes les unes des autres, récupérerait son uniformité; en même temps on éviterait la priorité malheureuse de *Doridicola* Leydig, 1853 sur *Lichomolgus* Thorell, 1860, qui obligeait en théorie le déplacement de *Lichomolgus* au profit de *Doridicola*, problème auquel MONOD et DOLLFUS (1932, p. 136-137) ont déjà consacré quelques mots.

Paranthesius ? parvus (Norman et T. Scott, 1905) (fig. 8).

Herrmannella parva Norman et T. Scott, 1905, p. 299.

Herrmannella parva, Norman et T. Scott, 1906, p. 199, pl. XIII fig. 15, pl. XV figs. 7-10, pl. XVI fig. 12, pl. XIX fig. 5; Sars, 1918, p. 176, pl. XCIX.

Paranthesius parvus, Illg, 1949, p. 401.

Matériel examiné : 1 ♀, dans l'eau de lavage d'*Eunicella stricta* (Bert.). Rochers de la digue du Laboratoire, Banyuls, par 10 m de profondeur environ. 9 août 1961 (Z.M.A. Co. 100.742).

Remarques : le présent exemplaire concorde dans ses caractères principaux avec *Paranthesius parvus*, décrit et figuré par NORMAN et T. SCOTT, 1906, et par Sars, 1918. Cependant, nous

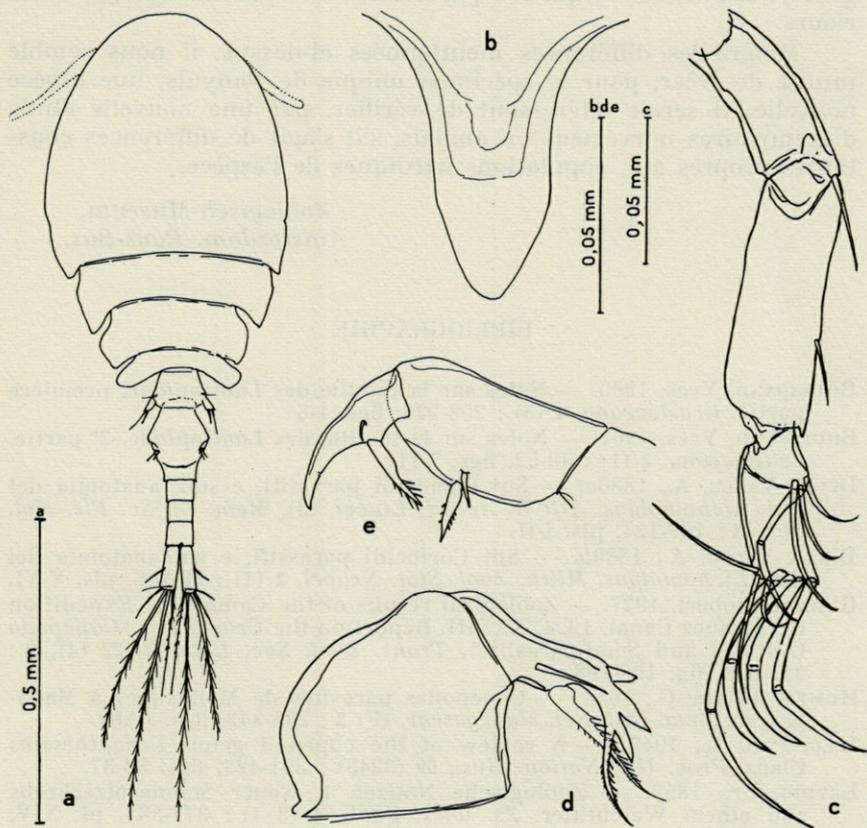


Fig. 8. — *Paranthesius ? parvus* (Norman et T. Scott), ♀. a, femelle, vue dorsale; b, rostre; c, deuxième antenne; d, deuxième maxille; e, maxillipède.

insistons sur de petites différences entre notre spécimen, malheureusement unique, et le matériel des auteurs nordiques. Ces différences portent sur l'armature plus riche chez notre exemplaire du 3° et 4° article de l'antenne postérieure (fig. 8, c); sur le 2° article du maxillipède (fig. 8, e) et surtout sur la denticulation du fouet principal de la 2° maxille (fig. 8, d). Ce fouet porte, chez le spécimen méditerranéen, trois grandes denticulations suivies, dans le sens proximodistal, d'une rangée de denticules notablement plus petits. Chez les exemplaires figurés par les auteurs anglais et norvégien, les dimensions des denticulations décroissent graduellement, sans grandes différences de taille entre les trois proximales et les autres.

Nous donnons une figure du rostre, structure typique pour le genre *Paranthesius*, qui n'a pas été observé par les auteurs antérieurs.

Malgré les différences mentionnées ci-dessus, il nous semble inutile de créer, pour le spécimen unique de Banyuls, une espèce nouvelle. Il serait intéressant de vérifier, par une nouvelle étude d'exemplaires norvégiens ou anglais, s'il s'agit de différences constantes propres aux populations nordiques de l'espèce.

Zoölogisch Museum,
Amsterdam, Pays-Bas.

BIBLIOGRAPHIE

- BOULIGAND, Yves, 1960. — Notes sur la famille des *Lamippidae*, première partie. *Crustaceana*, 1 (3) : 258-278, figs. 1-6.
- BOULIGAND, Yves, 1961. — Notes sur la famille des *Lamippidae*, 2° partie. *Crustaceana*, 2 (1) : 40-52, figs. 7-11.
- DELLA VALLE, A., 1880a. — Sui Coriceidi parassiti, e sull' anatomia del gen. *Lichomolgus*. *Atti R. Accad. Lincei*, (3), *Mem. Cl. Sc. Fis. Mat. Nat.*, 5 : 107-124, pls. I-II.
- DELLA VALLE, A., 1880b. — Sui Coriceidi parassiti, e sull'anatomia del gen. *Lichomolgus*. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, 2 (1) : 83-106, pls. V-VI.
- GURNEY, Robert, 1927. — Zoological results of the Cambridge Expedition to the Suez Canal, 1924. XXXIII. Report on the *Crustacea* : -Copepoda (Littoral and Semi-parasitic). *Trans. Zool. Soc. London*, 22 (4), 6 : 451-577, fig. 108-168.
- HUMES, Arthur G., 1958. — Copépodes parasites de Mollusques à Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, (F) 2 : 285-342, figs. 1-268.
- ILLG, Paul L., 1949. — A review of the copepod genus *Paranthesius* Claus. *Proc. U.S. Nation. Mus.*, 99 (3245) : 391-428, figs. 33-37.
- LEYDIG, Fr., 1853. — Zoologische Notizen 1. Neuer Schmarotzerkrebs auf einem Weichthier. *Zs. wiss. Zool.*, 4 (3/4) : 377-382, pl. XIV, figs. 1-5.
- MONOD, Th. et DOLLFUS, R. Ph., 1932. — Les Copépodes parasites de Mollusques. *Ann. Parasitol.*, 10 (2) : 129-204, figs. 1-30.

- NORMAN, A.M. et SCOTT, Th., 1905. *Crustacea Copepoda* new to science from Devon and Cornwall. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (7) 15 : 284-300.
- NORMAN, A.M. et SCOTT, Th., 1906. — The *Crustacea* of Devon and Cornwall. London, W. Wesley & Son : xv + 232, 24 pls.
- SARS, G.O., 1918. — An account of the Crustacea of Norway, 6. *Copepoda Cyclopoida*, pts. XIII-XIV. (Cammermeyers, Christiania).
- SCOTT, Andrew, 1909. The *Copepoda* of the Siboga Expedition. I. Free-swimming, littoral and semi-parasitic *Copepoda*. *Siboga Exp. Monogr.*, 29a : 1-323, pls. I-LXIX.
- SEWELL, R.B. Seymour, 1949. — The littoral and semi-parasitic *Cyclopoida*, the *Monstrilloida* and *Notodelphyoida*. *John Murray Exp., Sc. Reps.*, 9 (2) : 17-199, figs. 1-41.
- STOCK, Jan H., 1959. — *Copepoda* associated with Neapolitan Invertebrates. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 31 (1) : 59-75, figs. 1-8.
- STOCK, Jan H., 1960. — Sur quelques Copépodes associés aux Invertébrés des côtes du Roussillon. *Crustaceana*, 1 (3) : 218-257, figs. 1-20.
- THOMPSON, I.C. et SCOTT, A., 1903. — Report on the *Copepoda* collected by Professor Herdmann, at Ceylon, in 1902. *Ceylon Pearl Oyster Fish.*, 1, suppl. reps. 7 : 227-307, 1 fig., pls. I-XX.
- ZULUETA, Antonio de, 1908. — Note préliminaire sur la famille des *Lamippidae*. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, (4) 9 : 1-30, figs. 1-26.
- ZULUETA, Antonio de, 1910. — Deuxième note sur la famille des *Lamippidae*. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, (5) 6 : 137-148, figs. 1-13.
- ZULUETA, Antonio de, 1911. — Los Copépodos parásitos de los Celentéros. *Mem. R. Soc. esp. Hist. nat.*, 7, mem. 1a : 5-58, figs. 1-39.

KYSTODELPHYS DRACHI n. g. n. sp.,
COPÉPODE ENKYSTÉ
DANS UNE BRANCHIE D'ASCIDIE (1)

par Claude MONNIOT

Parmi les nombreuses formes connues de Copépodes parasites d'Ascidies, il n'avait été fait mention que d'un seul parasite du système circulatoire : *Scolecodes hunstmani* (Henderson) 1931. Cette espèce, Ophioséimorphe de très grande taille (1 cm et plus) habite les sinus sous-endostylaires de la grande *Pyura haustor* de la côte Pacifique des Etats-Unis.

Nous avons rencontré, dans des *Microcosmus savignyi* Monniot 1962 de Banuyls-sur-Mer et de Naples, des Copépodes inclus dans des kystes sphériques situés sur les sinus branchiaux. Nous n'avons rencontré que les mâles et les jeunes de cette forme; la femelle est provisoirement inconnue.

DESCRIPTION

Le mâle adulte (fig. 1, a), d'une longueur d'environ 1 à 1,2 cm, est blanchâtre translucide. Les longueurs respectives des différentes parties sont : céphalon 0,25 mm, quatre premiers segments thoraciques 0,4 mm, cinquième segment thoracique et segment génital 0,2 mm, reste de l'abdomen 0,18 mm.

(1) Ce travail est extrait d'un mémoire inédit présenté à la Faculté des Sciences de Paris le 14 décembre 1961 pour l'obtention du titre de Docteur en Océanographie biologique.

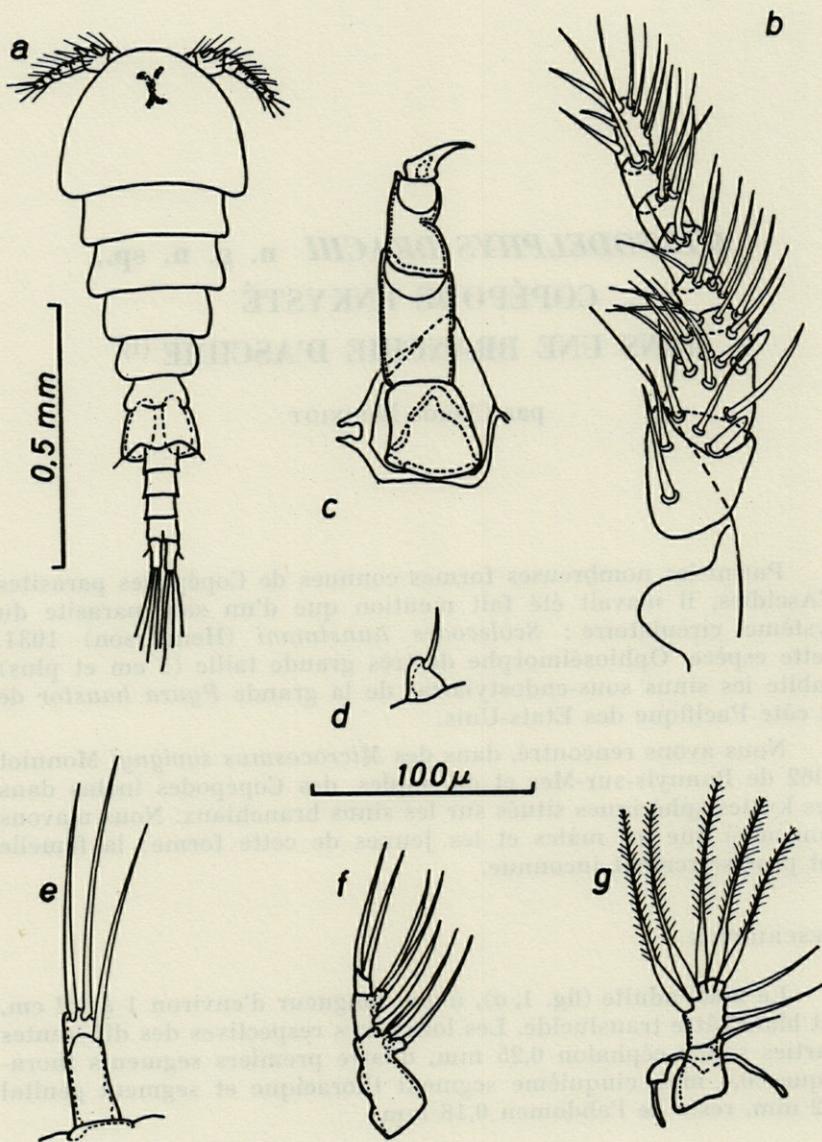


Fig. 1. — *Kystodelphys drachi* n. g., n. sp. : a, mâle; b, antennule; c, antenne; d, maxillipède; e, mandibule; f, maxille; g, maxillule.

Le céphalon est muni d'un rostre ventral arrondi et ne présente aucune soie. La limite entre le céphalon et le premier segment thoracique n'est visible que dorsalement; sur la face ventrale la soudure est totale. Les quatre premiers segments thoraciques, subégaux, sont bien séparés et diminuent régulièrement de largeur. Le cinquième, très court, est beaucoup plus étroit, ses limites sont peu nettes. Le premier segment abdominal (segment génital) est élargi, et trapézoïdal. L'abdomen, plus étroit que le segment génital, est assez court et tétraarticulé.

L'antennule (fig. 1, *b*) est constituée de sept articles. Les deux premiers segments sont trapus, une articulation majeure est visible entre les articles 2 et 3. Les cinq segments distaux sont cylindriques et de même diamètre. On rencontre sur le second article deux épines courtes et obtuses dont la position est la même que celle des épines homologues des *Notodelphyidae*. La majorité des soies est implantée sur la face ventrale, toutes sont munies d'une embase hémisphérique.

L'antenne (fig. 1, *c*) est robuste et triarticulée. L'article basal est trapu, de forme triangulaire, fortement sclérifié; le médian, cylindrique, est plus long, le distal présente au milieu de sa face postérieure un étranglement. Le dernier article est prolongé par un fort crochet chitineux articulé.

Les quatre paires de pièces buccales sont présentes mais très réduites; en particulier les deux premières paires sont dépourvues d'endites masticateurs et sont uniramées, en rapport avec le mode de nutrition hématophage de cette espèce.

La mandibule (fig. 1, *e*) est réduite à un manchon cylindrique uniarticulé armé de trois soies largement plumeuses; une aux 4/5 de la face postérieure et deux apicales.

La maxillule (fig. 1, *g*) est biarticulée. L'article basal, tronconique, porte une petite soie apicale et interne; le distal, aplati, deux petites soies latérales internes et cinq grandes soies apicales disposées dans un plan.

La maxille (fig. 1, *f*) indistinctement triarticulée se rapproche par sa forme et son type de sétation de la maxille des *Notodelphyidae*. Le premier article porte sur deux endites ventraux une et deux soies, le second article deux soies subégales, le troisième deux soies apicales.

Le maxillipède (fig. 1, *d*) est réduit à un article globuleux armé d'une petite soie.

Les pattes thoraciques sont subégales, biramées, les deux rames triarticulées. Le premier article du basipodite est rectangulaire, le second beaucoup plus court, est coupé obliquement de l'intérieur

vers l'extérieur. Le second article porte une soie externe et, sur la première paire de pattes seulement, un court stylet interne. L'exopodite est plus grand que l'endopodite. Les deux articles basaux de chaque rame sont subégaux, le troisième, aplati, est plus long de la moitié.

Nous schématiserons la sétation de la manière habituelle, les chiffres romains représentant les épines, les chiffres arabes les soies.

P. I (fig. 2, a)	r. e.	I - 0	I - 0	II - I - 0 - 2
	r. i.	0 - 0	0 - 1	1 - 3 - 1
P. II (fig. 2, b)	r. e.	I - 0	I - 0	III - I - 1 - 4
	r. i.	0 - 1	0 - 1	1 - 3 - 2
P. III	r. e.	I - 0	II - 1	III - I - 1 - 4
	r. i.	0 - 1	0 - 1	1 - 3 - 2
P. IV	r. e.	I - 0	I - 1	II - I - 1 - 4
	r. i.	0 - 1	0 - 1	1 - 2 - 2

Les épines latérales et apicales des exopodites des pattes sont d'un type très particulier. Elles sont formées d'une base mince, leur bord externe est lisse et épais; par contre, le bord interne est prolongé par un limbe très mince. On ne retrouve des épines de ce type que chez les curieux *Agnathaner* de CANU.

Le cinquième segment thoracique (fig. 2, c) tend à former avec le segment génital une seule pièce, mais la soudure est ici incomplète. Les vestiges des P. V sont rejetés latéralement et sont cachés par les basipodites des P. IV. Ils se présentent sous la forme d'un bourrelet portant une seule petite soie interne. Le segment génital, très élargi, présente, vers l'arrière, deux vastes fentes de déhiscence des spermatophores, bordées du côté externe par une soie.

La furca (fig. 2, d) est courte, cylindrique, deux fois et demie plus longue que large. Elle porte une petite soie en deçà du milieu de la face externe, une autre au milieu de la face ventrale (ces deux soies sont montées sur une embase hémisphérique), et quatre soies apicales inégales très légèrement plumeuses.

Les faces latérales et ventrales des replis pleuraux sont recouvertes de petites perforations très denses laissant passer de fines soies sensibles.

POSITION SYSTÉMATIQUE

Ce Copépode appartient sans conteste au groupe des Cyclopi-formes, de même que les autres Copépodes parasites d'Ascidies. Nous allons donc rechercher les affinités des *Kystodelphys* avec les différentes familles de parasites d'Ascidies.

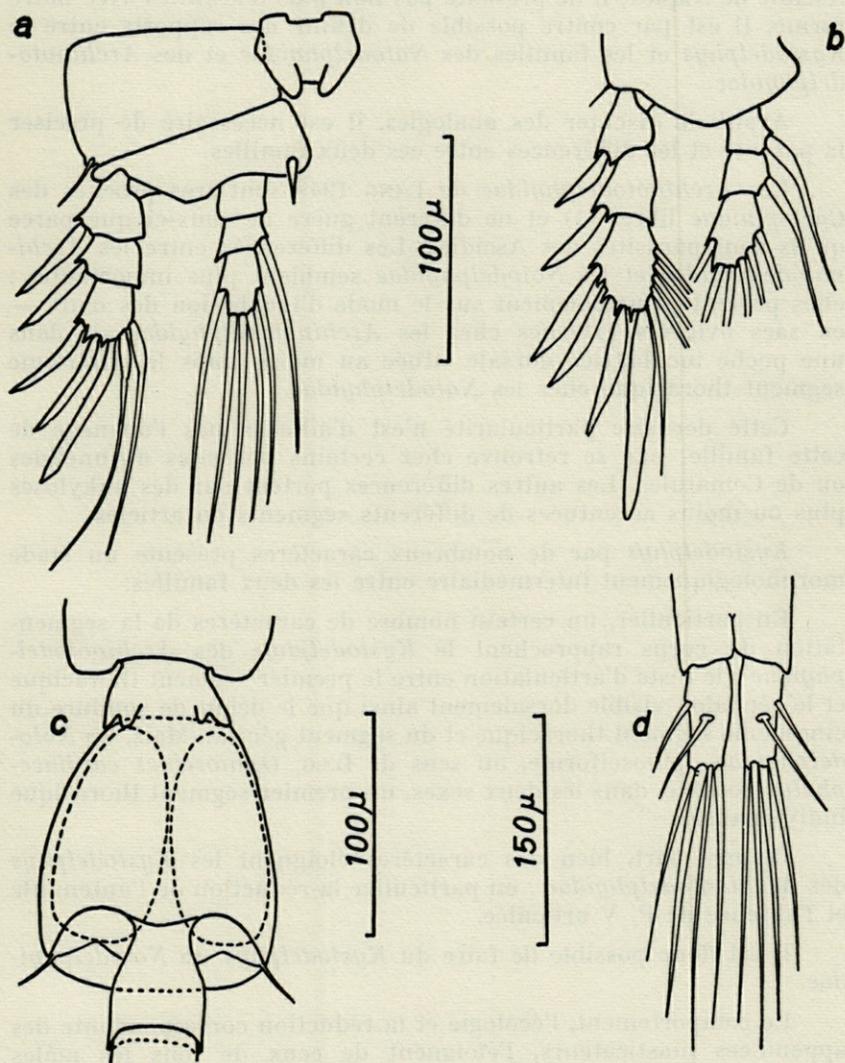


Fig. 2. — *Kystodelphys drachi* n.g., n.sp. : a, patte I; b, patte II; c, segment génital; d, furca.

Il n'y a pas d'analogies frappantes entre *Kystodelphys* et les mâles connus d'*Enterocolidae* et de *Botryllophilus*. Le mâle d'*Ascidiocola rosea* (*Ascidicolidae*), déjà identifié par Sars dans un dragage, a été rencontré également par nous pour la première fois dans une

Ascidie de Naples; il ne présente pas non plus d'affinités avec notre forme. Il est par contre possible de définir des rapports entre le *Kystodelphys* et les familles des *Notodelphyidae* et des *Archinotodelphyidae*.

Avant de discuter des analogies, il est nécessaire de préciser la parenté et les différences entre ces deux familles.

Les *Archinotodelphyidae* de LANG 1949 sont très proches des *Cyclopinidae* libres (1) et ne diffèrent guère de ceux-ci que parce qu'ils sont parasites des Ascidies. Les différences entre les *Archinotodelphyidae* et les *Notodelphyidae* semblent plus importantes : elles portent principalement sur le mode d'incubation des œufs — en sacs ovigères externes chez les *Archinotodelphyidae* — dans une poche incubatrice dorsale située au moins dans le quatrième segment thoracique chez les *Notodelphyidae*.

Cette dernière particularité n'est d'ailleurs pas l'apanage de cette famille; elle se retrouve chez certains parasites d'Annélides ou de Comatules. Les autres différences portent sur des ankyloses plus ou moins accentuées de différents segments ou articles.

Kystodelphys par de nombreux caractères présente un stade morphologiquement intermédiaire entre les deux familles.

En particulier, un certain nombre de caractères de la segmentation du corps rapprochent le *Kystodelphys* des *Archinotodelphyidae* : le reste d'articulation entre le premier segment thoracique et le céphalon visible dorsalement ainsi que le début de soudure du cinquième segment thoracique et du segment génital. Mais, un *Notodelphyidae* ophioséiforme, au sens de ILLG, *Ophioseides cardiacephalus* possède, dans les deux sexes, un premier segment thoracique individualisé.

D'autre part, bien des caractères éloignent les *Kystodelphys* des *Archinotodelphyidae* : en particulier la réduction de l'antennule et l'absence de P. V articulée.

Il est donc possible de faire du *Kystodelphys* un *Notodelphyidae*.

Le comportement, l'écologie et la réduction correspondante des appendices masticateurs, l'éloignent de ceux de tous les mâles connus de *Notodelphyidae*. Le genre le plus proche est *Agnathaner* Canu 1892. Ces deux genres ont, en commun la segmentation thoracique, la présence de champs sensoriels sur les replis pleuraux, les soies limbées des exopodites des pattes thoraciques. Mais ils diffèrent notablement par le mode de réduction des appendices mas-

(1) *Pararchinotodelphys phallusiae* a été décrit par HANSEN en 1923 sous le nom de *Cyclopinina phallusiae* et placé parmi les *Cyclopinidae*.

ticateurs. Chez *Agnathaner*, ces appendices se réduisent considérablement, mais la mandibule et la maxille restent nettement biramées. Les deux autres pièces pouvant être réduites à des moignons asétigères chez *Agnathaner minutus* Canu, 1892. Chez *Kystodelphys*, ces appendices sont tous sétigères, mais perdent toute trace d'endite masticateur et sont uniramés.

La structure de la bouche, en cône, formant trompe chez *Agnathaner*, et protégée par un labre normal chez *Kystodelphys* éloigne encore ces deux genres.

Nous proposerons du genre *Kystodelphys* n. g. la diagnose suivante :

Notodelphyidae dont au moins les mâles vivent dans des kystes branchiaux. Appendices masticateurs uniramés, cinquième paire de patte thoraciques réduite à un bourrelet portant une soie.

Ce curieux Copépode n'a été rencontré que dans des kystes de la branchie du *M. savignyi* de Banyuls et de Naples. Toutes les Ascidies examinées, neuf de Naples et trois de Banyuls étaient infestées. La plupart des kystes ne contenaient que de jeunes immatures; seuls quelques-uns étaient garnis d'un *Kystodelphys* mâle bien reconnaissable par ses spermatophores.

Les kystes sont formés d'au moins trois couches cellulaires appartenant exclusivement à l'Ascidie. Le Copépode qui n'est pas lié histologiquement à l'Ascidie, est mobile à l'intérieur de l'ampoule.

Les Ascidies en provenance de Naples fixées au formol du commerce n'ont pas donné de résultats valables en histologie. Seuls les *M. savignyi* de Banyuls ont pu être fixés *in toto* au Bouin alcoolique et disséqués. Les kystes ont été coupés dans un fragment de branchie et colorés à l'hémalun acide de Masson puis au picro-indigo-carmin.

DESCRIPTION DU KYSTE (figs. 3 et 4)

Macroscopiquement, le kyste se présente comme une petite ampoule sphérique (fig. 3, a) de 0,3 à 0,8 mm de diamètre, située le plus souvent au sommet d'un pli branchial. Il arrive qu'il se trouve sur le côté du pli ou même rarement entre deux plis.

Au milieu du kyste, les sinus longitudinaux et transverses s'aplatissent et s'interrompent. Les parois de l'ampoule apparaissent en continuité avec les sinus et la lame branchiale. A ce niveau, il n'y a pas de stigmate. La limite des sinus et du kyste est très nette. A l'état frais, on n'observe pas de granulations de ptérine autour du kyste.

Le Copépode est bien visible par transparence, il est généralement immobile courbé en arc le long d'une paroi. Il peut se dépla-

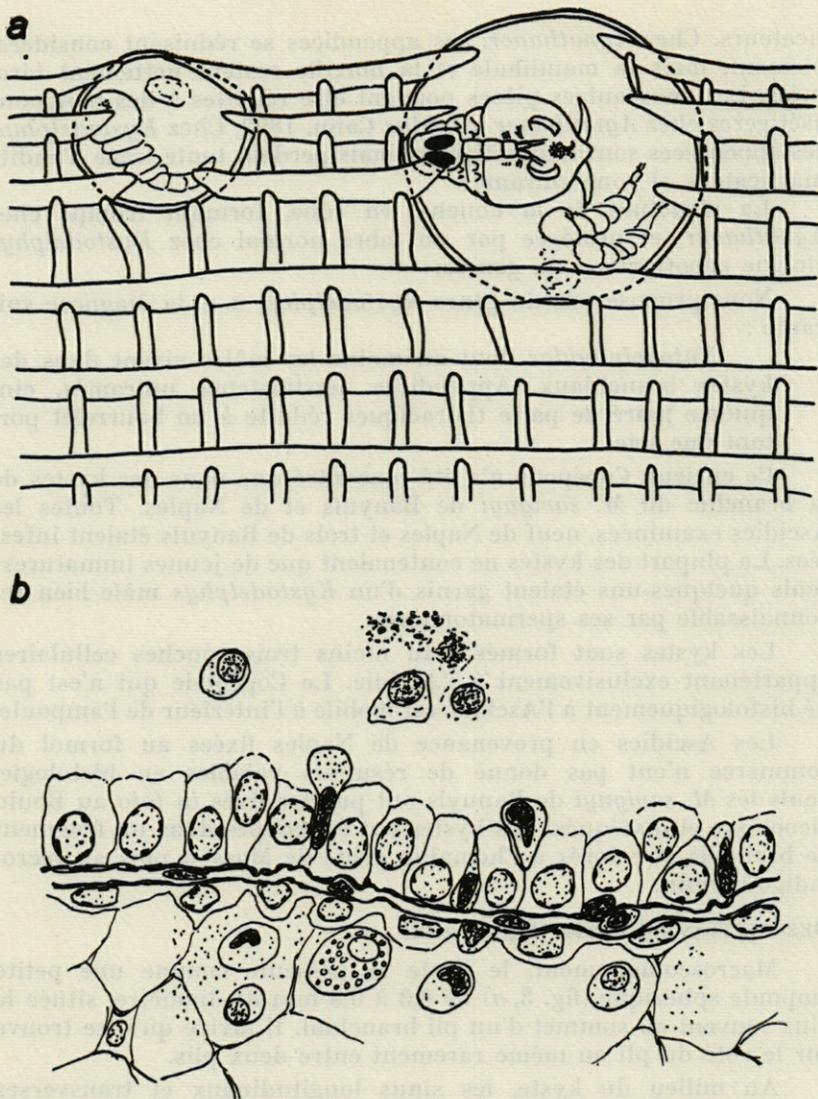


Fig. 3. — *Kystodelphys drachi* n.g., n.sp. : a, kystes en place dans le pli branchial; b, coupe de la paroi du kyste montrant la diapédèse des cellules sanguines de l'Ascidie.

cer brusquement dans son kyste. Les exuvies précédentes du *Kystodelphys* sont visibles groupées dans une partie du kyste.

Sur coupes (fig. 3, b; fig. 4, a et b), le kyste apparaît formé de trois couches de cellules.

La couche externe, continue, est constituée de cellules de deux types : d'une part, les cellules bordant le kyste vers l'extérieur et en contact avec la cavité buccale ou la cavité atriale, d'autre part, celles limitant le mésenchyme hémocélien. Les premières sont aplaties, leurs noyaux en forme d'olive apparaissent uniformément colorés. Par contre, au contact du mésenchyme hémocélien, c'est-à-dire sous les sinus branchiaux, les cellules s'espacent, les noyaux deviennent plus gros, sphériques et la chromatine se répand irrégulièrement à l'intérieur. Dans ce dernier cas la paroi propre du kyste est bordée vers l'extérieur par le mésenchyme hémocélien et par la paroi propre des divers sinus. Cette assise cellulaire, qui ressemble beaucoup aux parois internes des sinus, est perméable aux lymphocytes du sang de l'Ascidie. On peut observer des états de diapédèse de ces cellules sanguines.

La couche cellulaire externe est bordée vers l'intérieur d'une membrane basale nette.

La couche moyenne est constituée par les lymphocytes du sang de l'Ascidie qui sont mobiles dans cet espace. Ils sont bien reconnaissables grâce à leurs noyaux petits, vivement colorés, placés dans la cellule d'une manière excentrique. Le cytoplasme réduit est finement granuleux.

La couche cellulaire interne, elle aussi limitée par une membrane basale nette, est constituée d'une assise de hautes cellules polygonales. Les limites entre les cellules sont nettes, ce qui n'est pas le cas dans la première couche. Les noyaux sphériques sont situés en général au milieu de la cellule; ils sont grands et clairs; la chromatine se répartit surtout sur le pourtour de la membrane nucléaire.

Les lymphocytes qui forment la couche moyenne du kyste traversent également cette assise cellulaire. Le cytoplasme des cellules sanguines se réduit, le noyau s'allonge, le lymphocyte s'insinue entre deux cellules polygonales, et pénètre à l'intérieur du kyste. Des amas quelquefois considérables de ces cellules se rencontrent dans le kyste; elles servent de nourriture au Copépode.

Cette description de la troisième couche n'est valable que pour des kystes ne contenant pas de Copépodes adultes. Dans ce dernier cas, les cellules de la troisième couche s'aplatissent et les lymphocytes cessent de pénétrer dans le kyste. A l'intérieur, on ne rencontre plus que quelques cellules sanguines. Il est probable qu'à ce moment, le Copépode adulte quitte l'ampoule dans laquelle il a mené à bien son développement. Son avenir est inconnu.

BIBLIOGRAPHIE

- CANU, E., 1892. — Les Copépodes du Boulonnais : morphologie, embryologie, taxonomie. *Trav. Labo. Zool. mar. Wimereux-Ambleteuse*, VI : 1-294, pl. I-XXX.
- ILLG, P.-L., 1955. — A new species of *Pararchinotodelphys* (Copépoda, Cyclopoidea) with remarks on its systematic position. *J. Washington Acad. Sci.*, 45 : 216-224.
- ILLG, P.-L., 1958. — North American copepods of the family *Notodelphyidae*. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 107 (3390) : 463-649.
- MONNIOT, C., 1962. — Les *Microcosmus* de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, 13 (3) : 397-432.
- SARS, G.-O., 1921. — An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species. VIII. Copepoda. *Monstrilloida and Notodelphyoidea*. Pts. 1-6, p. 1-91, pls. 1-37.

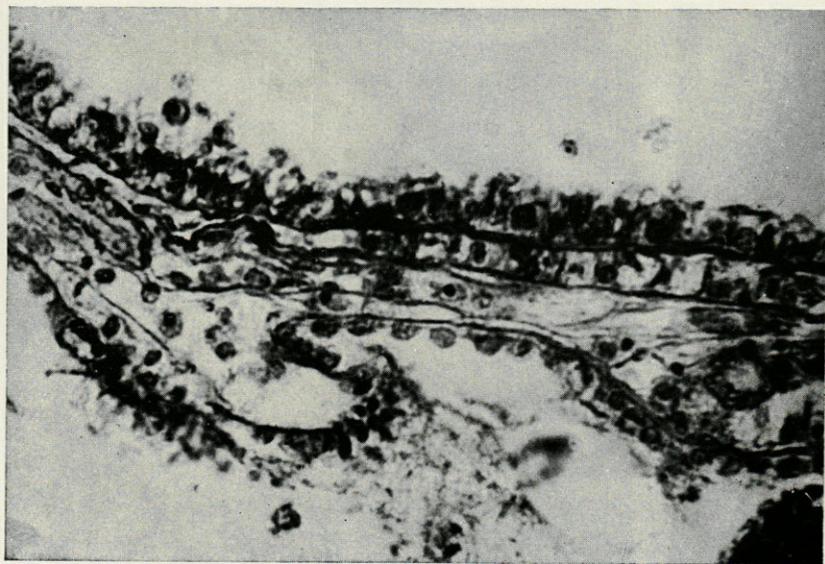
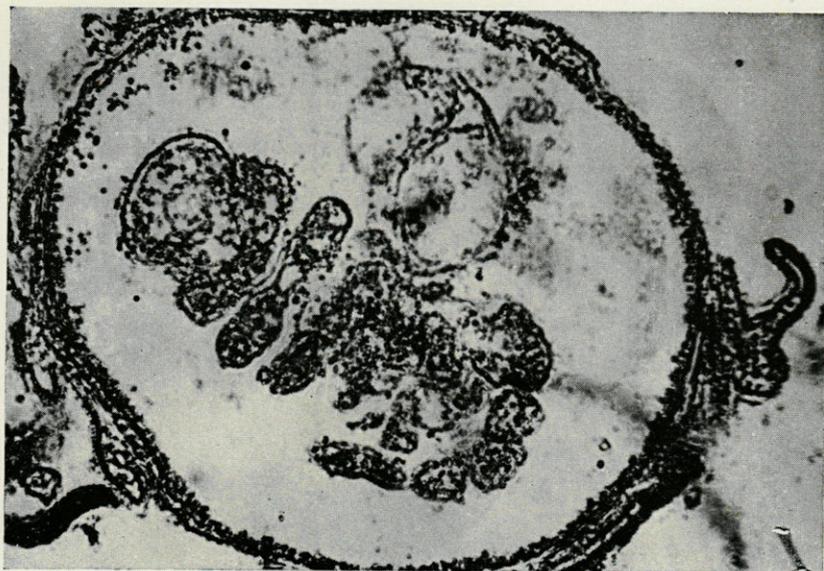
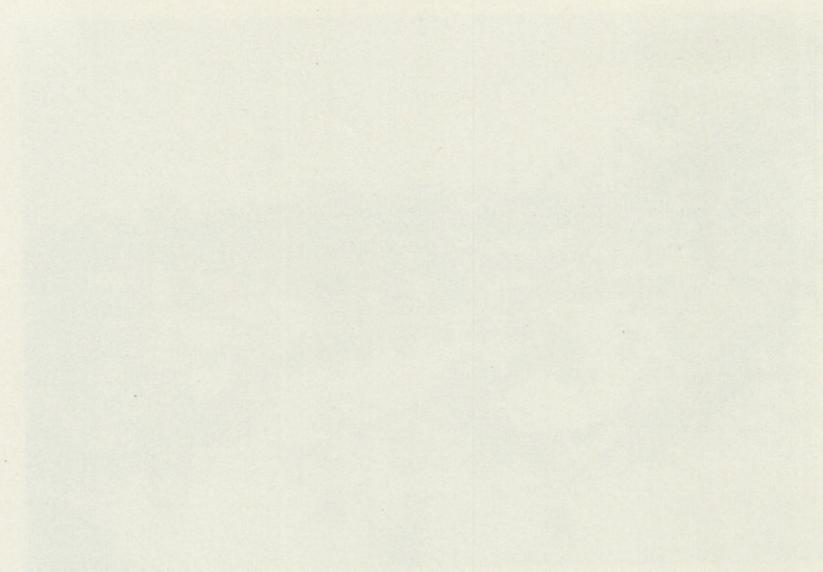
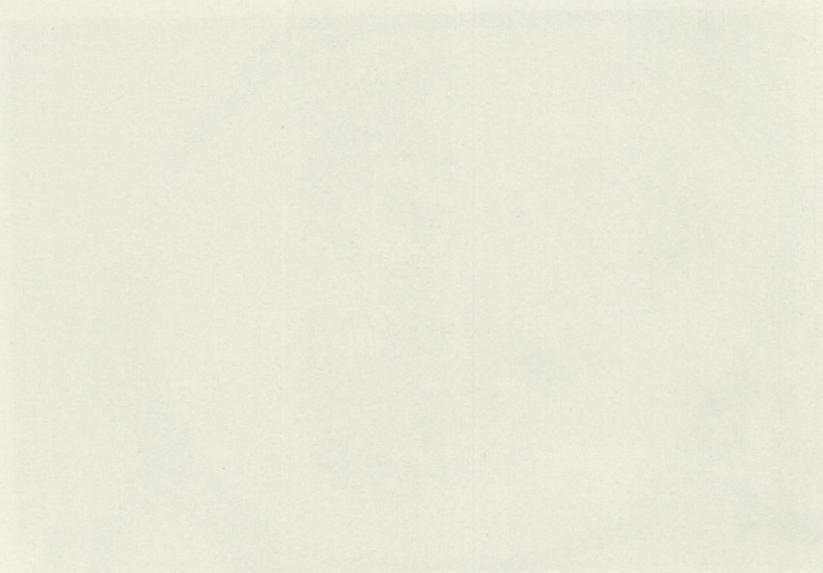


Fig. 4. — *Kystodolphys drachi* n. g., n. sp. : en haut, Copéode dans son kyste (on aperçoit au-dessus du Copéode la coupe d'une exuvie); en bas, détail de la paroi du kyste.



Faint, illegible text or markings at the bottom of the page, possibly bleed-through from the reverse side.

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DE LA ZONE DES OUILLALS
(MER CATALANE)

par Annie VIDAL

Dans son travail fondamental sur la topographie et la constitution des fonds sous-marins de la région de Banuyls, paru dans les Archives de Zoologie expérimentale et générale en 1894, PRUVOT écrit : « Les pêcheurs connaissent et redoutent pour leurs filets un grand nombre de bancs ou de plateaux rocheux plus profonds et plus au large... La plupart, Ruine, Cannalots, Ouillals, semblent être de simples amas de sable ou de débris concrétionnés... Nous avons pu, du moins, y promener la drague en tout sens, souvent sans accrocher; jamais en tout cas, elle n'a ramené de roches vraies, même de cailloux d'un certain volume, autre chose que des graviers plus ou moins vaseux et des concrétions calcaires d'origine animale ».

D'autre part, J. BOURCART parle de ces fonds très hérissés, redoutés des chalutiers. « Ces surfaces rugueuses du plateau, Ouillals (ou canines en catalan), Cannalots, Ruine, sont actuellement envahies par la vase, et non au milieu des sables du large, comme le signalait PRUVOT ». Il reconnaît la nature rocheuse des Cannalots, vérifiée en 1954 par J. PARIS.

Nous avons tenté, à notre tour, de délimiter cette zone des Ouillals, et de faire une étude géologique et faunistique de ce fond que PRUVOT avait décrit comme étant rocheux.

Sur la carte de la « Mer de Banuyls », dressée par PRUVOT en 1893-1894, ce banc se situe au Nord-Est du Cap Creus, à la tête du Rech du Cap qui sépare la plaine Arago de la plaine d'Ampurias.

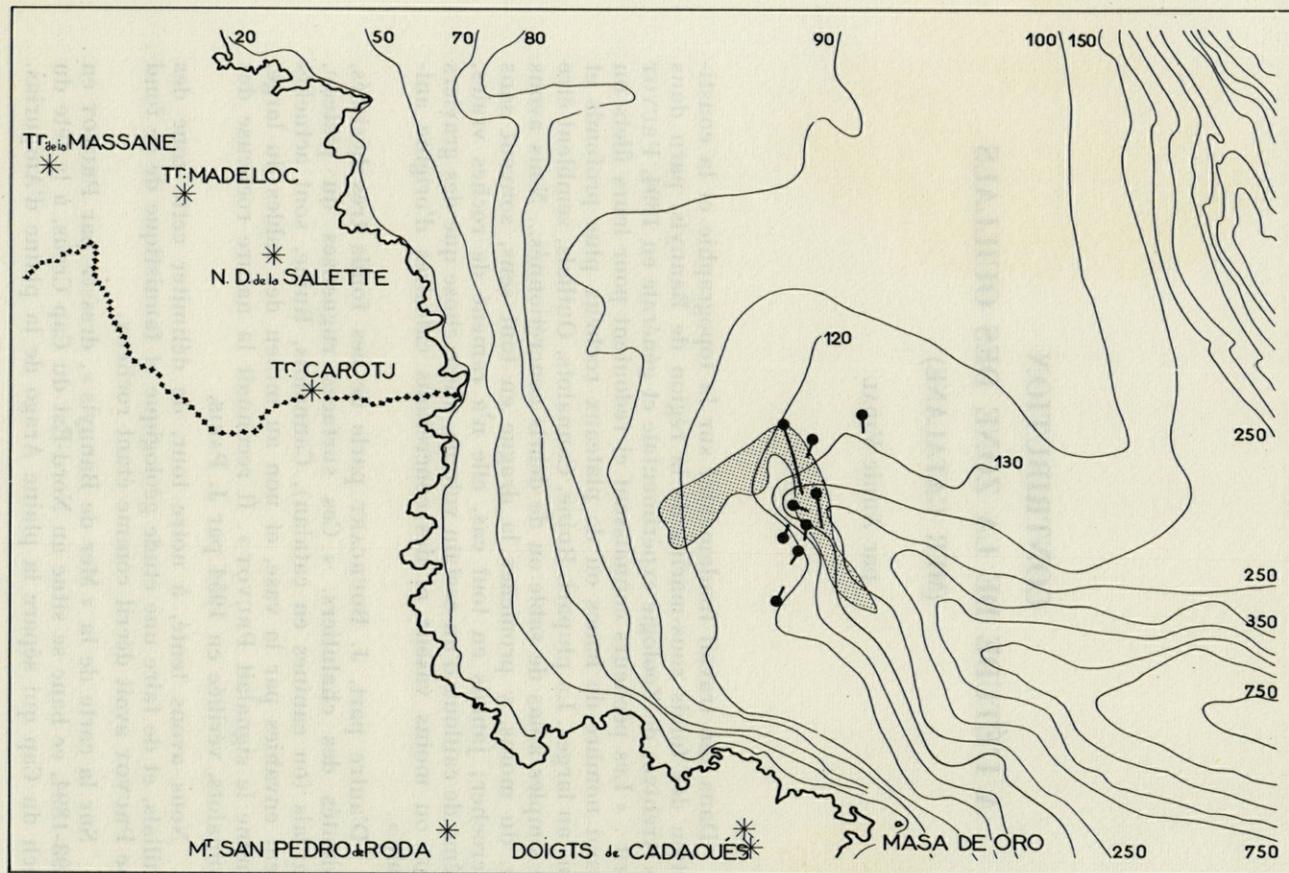


Fig. 1. — Emplacement des Ouillais d'après la carte marine de Pruvor et d'après la carte bathymétrique de la région de Banyuls.

Au cours de nos sorties en mer, nous avons fait nos points au cercle hydrographique, en utilisant trois amers caractéristiques qui sont : la tour Madeloc, la tour de San Pedro de Roda et la petite île de Masa de Oro. Ces points étaient faits en filant, puis en virant la drague, lorsque celle-ci était à la verticale du bateau, et nous notions en même temps la profondeur, lue sur la bande du sondeur à ultra-sons.

En reportant nos points de dragage sur la carte de PRUVOT, nous avons constaté des différences notables entre les profondeurs indiquées par celle-ci et celles portées par la carte marine de Sète au Cap Creus n° 2358 G. La précision sur le point peut être jugée suffisante, l'erreur commise étant négligeable à l'échelle de la carte.

Nous avons effectué huit dragages et traîné un chalut pendant trente minutes sur l'emplacement précis désigné par un pêcheur du pays; mais nous n'avons jamais accroché.

Nous avons reporté sur la carte l'emplacement de la zone des Ouillals d'après PRUVOT (fig. 1) et nous en donnons un agrandissement indiquant la position des traits de drague et de chalut (fig. 2).

Les courbes cumulatives et les histogrammes de fréquence ont été tracés d'après les résultats obtenus en tamisant à l'eau, sur une série de cinq tamis, les échantillons de sédiments ramenés (figs. 3 et 4).

L'analyse de ces diagrammes montre la prédominance de la phase sable. Les colloïdes sont en proportion plus faible, mais notable en D1, D2, D'1, D'2 et D'3, et le mélange donne une vase sableuse dans laquelle les éléments retenus par le tamis de 2 mm sont presque inexistants.

L'étude d'un seul dragage, D3, montre une courbe complexe dont le genre correspond souvent à un mélange de deux stocks sédimentaires de propriétés différentes. D'après l'histogramme, nous voyons que les phases graviers et sable sont très fortement représentées; la phase colloïdale est nulle.

D3 se trouve sur la première pente du Rech, à la tête duquel existent de part et d'autre des sédiments contenant des poudres dont les pourcentages vont en décroissant à mesure que l'on se rapproche de D3. Des courants Nord-Sud, visibles à la pointe du Cap Creus, limitent la sédimentation dans cette région; le long de la pente du Rech, les éléments fins et ultrafins sont entraînés.

Il y a donc une dissymétrie dans la répartition des sédiments, ce qui se dégage également de l'étude faunistique.

En effet, D'1, D'2, D'3, D'4, D1, D2 contiennent une faune très différente de celle de D3. Nous trouvons en particulier en abondance

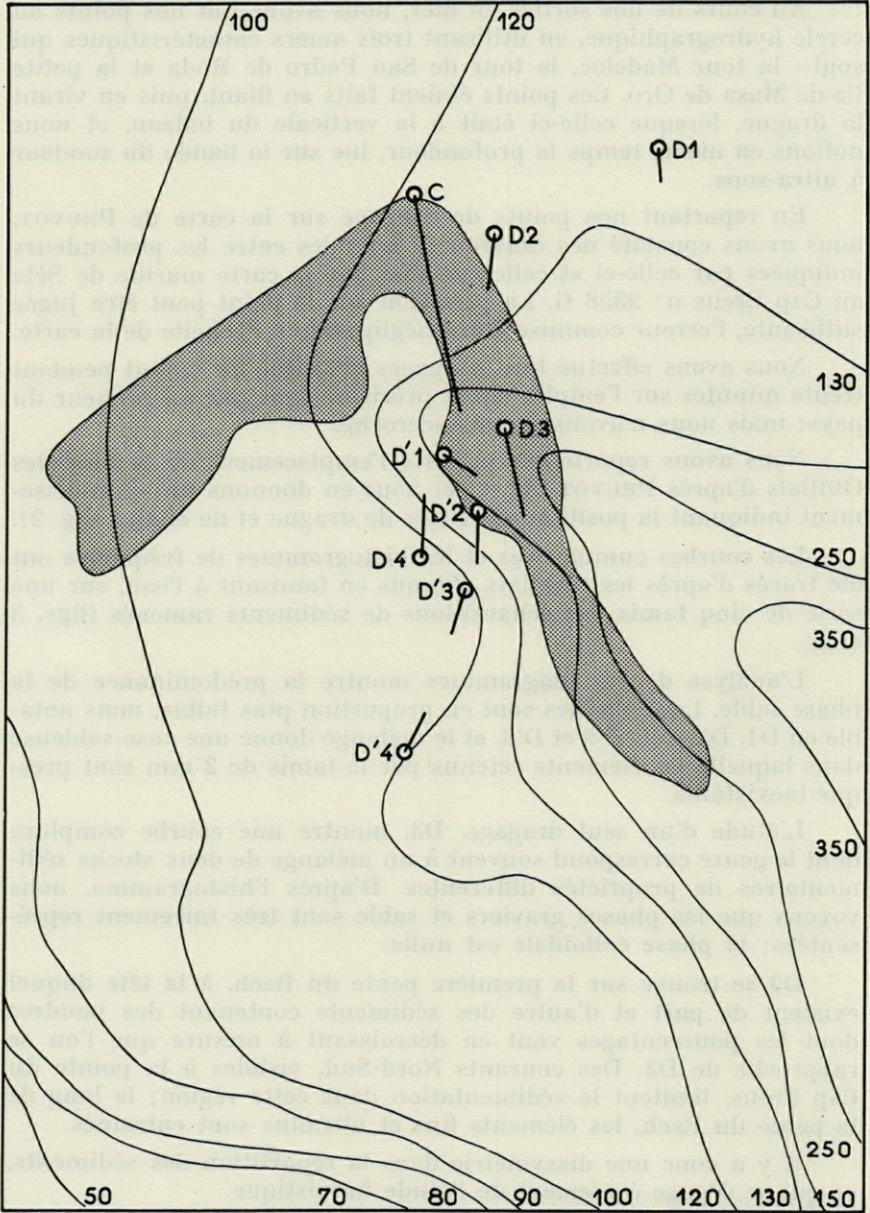


Fig. 2. — Traits de drague et chalut effectués dans cette région.

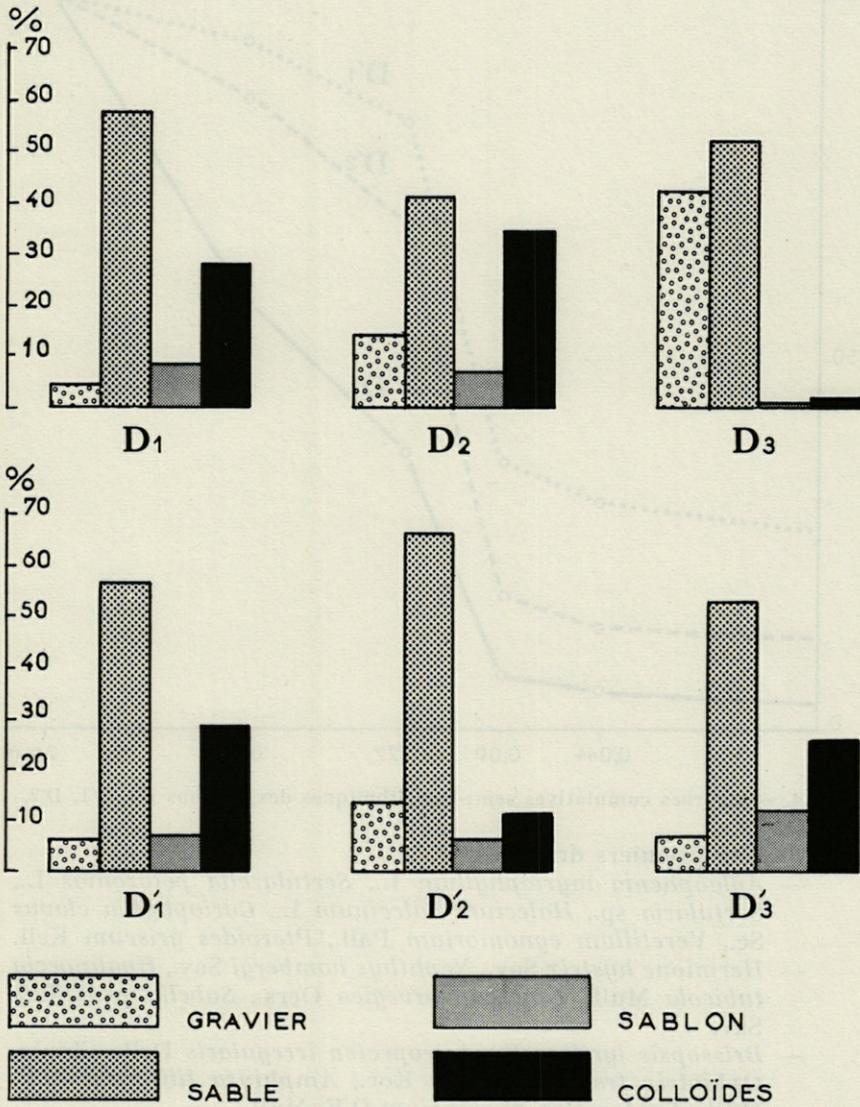


Fig. 3. — Histogrammes de fréquence des sédiments des stations D1, D2, D3, D'1, D'2, D'3.

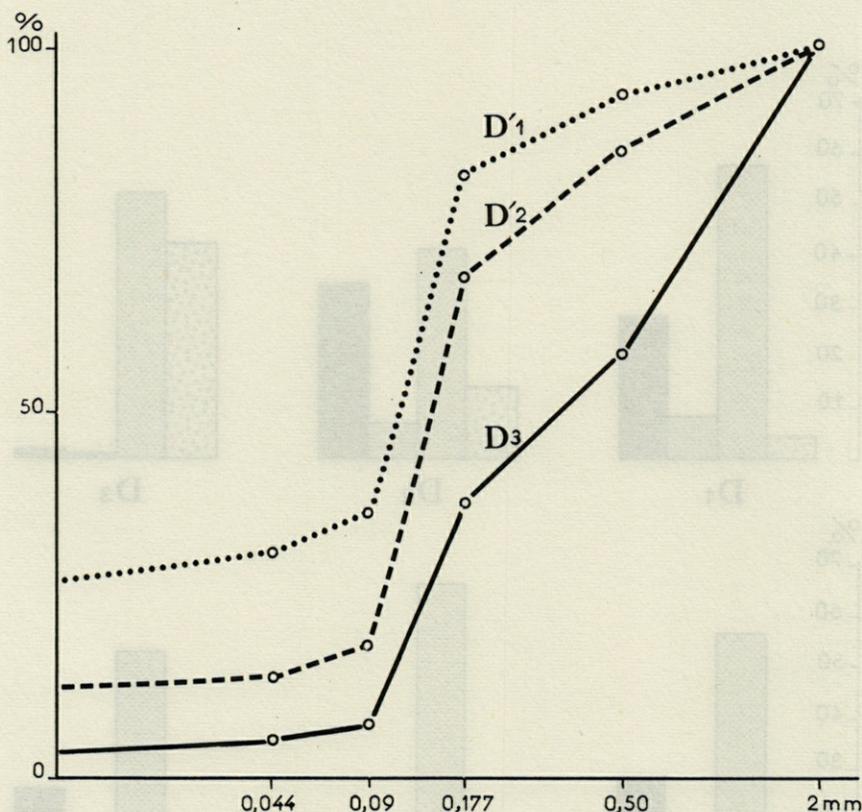


Fig. 4. — Courbes cumulatives semi-logarithmiques des stations D3, D'1, D'2.

dans les six premiers dragages :

- *Aglaophenia myriophyllum* L., *Sertularella polyzonias* L., *Sertularia* sp., *Halecium halecinum* L., *Cariophyllia clavus* Sc., *Veretillum cynomorium* Pall., *Pteroides griseum* Kell.
- *Hermione hystrix* Sav., *Nephtys hombergi* Sav., *Hyalinoecia tubicola* Mull., *Glycera norvegica* Oers., *Sabella penicillus* Sav.
- *Brissopsis lyrifera* F., *Astropecten irregularis* Delle Chiaje, *Ophiotrix fragilis* Dub. et Kor., *Amphiura filiformis* O.F. Müll., *Leptometra phalangium* O.F. Müll.
- *Microcosmus sulcatus*.
- *Cellaria fistulosa* L.
- *Upogebia gracilipes* de Man, qui creuse des galeries dans la vase, *Inachus dorsettensis* Leach, *Scalpellum vulgare* Leach.
- *Dentalium vulgare* da Costa.

Toutes ces formes sont caractéristiques d'un faciès vaseux et ne se rencontrent jamais en D3 où en effet les Hydraires sont absents ainsi que les Alcyonaires. Mais nous avons trouvé en D3 certaines Annélides telles que : *Phyllodoce lamelligera* John., *Lysidice ninetta* Aud. et Miln. Edw., *Leiochone clypeata* St.-Joseph, *Serpula vermicularis* Linn., et des Echinodermes typiques de formation sableuse : *Echinus acutus* Lam., *Thyone fusus* Müll., *Echinaster sepositus* Müll. et Tr., *Antedon mediterranea* Lam., *Ophiacantha setosa* Müll. et Tr.

La faune de Mollusques est particulièrement intéressante. En effet, nous avons pu recueillir, dans les sédiments remontés par la drague, de nombreuses coquilles usées, de très grande taille, très épaisses, parfois perforées ou recouvertes de Bryozoaires et de tubes calcaires. Jamais nous n'en avons trouvé de vivantes.

Celles que nous avons identifiées le plus souvent (*Astarte sulcata* da Costa, *Cyprina islandica* L., *Isocardia cor* L., *Modiola modiolus* L., *Pecten septemradiatus* O.F. Müll., *Fusus rostratus* O., *Venus casina* L.) sont actuellement absentes de Méditerranée ou en voie d'extinction. Nous avons là des individus qui caractérisent la province atlantique tempérée froide, constituant une faune dite « froide » connue au quaternaire ancien de la Méditerranée (PÉRÈS et PICARD, 1958). Ces gisements seraient significatifs d'eaux tempérées fraîches, à faible salinité; c'est avec la faune celtique qu'ils offrent les plus grandes ressemblances. Ils sont situés en général entre 120 et 340 m de profondeur. On en a repéré de nombreux sur les côtes de Provence, le Golfe de Gênes, au nord Ouest de la Corse et à Santa Lucia (MARS et PICARD, 1960).

Les Ouillals se situent à quelques milles au Nord du gisement le plus anciennement connu de cette faune dite « faune froide » étudiée par PRUVOT et ROBERT, puis par P. MARS, J. MATHÉLY et J. PARIS. Ceux-ci l'ont daté de la période post-würmienne. Nous pouvons supposer que nous avons ici l'extension de ce même gisement coquillier.

Nous voulons aussi signaler la présence, en D3, d'une Annélide qui semble être *Phyllodoce madeirensis* Langerhans : « de huit centimètres de long environ, elle possède de très nombreux sétigères; la partie antérieure de la trompe est lisse, et à sa base on trouve de chaque côté six rangées longitudinales de 6 à 11 papilles; les cirres dorsaux sont lancéolés, la coloration brunâtre. Sa présence à 120 mètres de fond correspond à la localisation qu'en donne FAUVEL (« dragages profonds sur fonds sableux ou vase à polypiers »). Ce Phyllodocien n'avait jamais encore été signalé dans la région.

Donc, malgré la localisation précise de PRUVOT et les conseils avisés des pêcheurs catalans, nous n'avons jamais pu ramener un

bloc ou une concrétion qui puisse nous prouver l'existence des Ouillals. Le fond ne paraît cependant pas uniformément vaseux puisque nous trouvons à la tête du Rech une zone plus caillouteuse contrastant avec les autres régions moins profondes tant au point de vue granulométrique qu'au point de vue faunistique.

Il semble donc que cette zone des Ouillals reconnue par PRUVOT soit actuellement recouverte par les vases côtières, et nous retrouvons ici les conclusions de J. BOURCART. Ce phénomène d'envasement est un phénomène très général dans le Golfe du Lion.

PRUVOT signale que « ce fond des Ouillals est généralement sableux mais très fortement mélangé de vase ». C'est ce que nous avons pu constater. Mais PRUVOT ne donne que très peu de renseignements faunistiques, et, de ce fait, nous ne pouvons savoir s'il y a eu dans le temps des déplacements de faune montrant un envahissement des animaux vivant sur la grande vasière (Hydrides, Octocoralliaires, etc.) et un recul des Echinodermes qui vivent de préférence sur les sables du large.

Nous avons pu cependant mettre en évidence des différences sédimentologiques et faunistiques intéressantes et une extension du gisement subfossile du Cap Creus à la région des Ouillals.

BIBLIOGRAPHIE

- BOURCART, J., 1938. — Essai sur les transgressions et les régressions marines. *Bull. Soc. Géol. France*, 5 (8) : 373-474.
- BOURCART, J., 1955. — Recherches sur le plateau continental de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, 6 (4) : 435-525.
- BRAJNIKOV, B., FRANCIS-BŒUF, C. ROMANOVSKY, V., 1943. — Techniques d'étude des sédiments et des eaux qui leur sont associées. Hermann édit., 1952, 110 pages.
- BUCQUOY, E., DAUTZENBERG, P., DOLLFUS, G., 1898. — Les Mollusques marins du Roussillon. Paris, 4 volumes.
- CHERBONNIER, G., 1958. — Faune des Echinodermes. Faune marine des Pyrénées-Orientales, 2, 68 p.
- FAUVEL, P., 1923. — Polychètes Errantes. Faune de France, 5.
- FAUVEL, P., 1927. — Polychètes sédentaires. Faune de France, 16.
- LAUBIER, L., PARIS, J., 1962. — Annélides Polychètes. Faune marine des Pyrénées-Orientales, 4, 80 p.
- MARS, P., 1958. — Les Faunes malacologiques froides quaternaires de Méditerranée. Le gisement du cap Creus. *Vie et Milieu*, 9 (3) : 293-309.
- MARS, P., PARIS, J., MATHÉLY, J., 1957. — Remarques sur le gisement quaternaire sous-marin du Cap Creus. *C.R. Acad. Sc.*, 244 : 1940-1942.
- PARIS, J., 1954. — Contribution à la connaissance de la « Zone Nord des Cannalots ». *Vie et Milieu*, 5 (4) : 469-512.

- PICARD, J., MARS, P., 1960. — Note sur les gisements sous-marins à faune celtique en Méditerranée. *Rapp. et P.V. Com. Int. Expl. Sc. Médit. Monaco*, 15 (3).
- PICARD, J., PERES, J., 1958. — Faunes froides et chaudes de la Méditerranée quaternaire. *Rapp. et P.V. Com. Int. Expl. Sc. Médit. Monaco*, 14.
- PRUVOT, G., 1894. — Fonds sous-marins de la région de Banyuls. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, sér. 3, 2 : 599-672.
- PRUVOT, G., 1895. — Distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, sér. 3, 3 : 630-660.
- PRUVOT, G., RACOVITZA, E.-G., 1895. — Matériaux pour la faune des Annélides de Banyuls. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, sér. 3, 3 : 339-492.
- PRUVOT, G., ROBERT, A., 1897. — Sur un gisement de coquilles anciennes du Cap Creus. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, sér. 3, 5 : 497-510.
- RIVIÈRE, A., 1952. — Sur la représentation graphique de la granulométrie des sédiments meubles. Interprétation des courbes et application. *Bull. Soc. Géol. France*, 6 (11) : 145-167.

Prasad, J. 1950. — Note sur les genres sous-marins à laves
coliques en Méditerranée. *Revue de Géologie de Madagascar*
Monsieur 12 (2).

Prasad, J. 1958. — Laves froides et chaudes de la Méditerranée
et de l'océan Indien. *Revue de Géologie de Madagascar*
Monsieur 12 (2).

Prasad, J. 1961. — Foyers sous-marins de la région de Bambois, Arabie
Saoudite. *Revue de Géologie de Madagascar*
Monsieur 13 (2).

Prasad, J. 1965. — Distribution générale des lavées dans la région
de Bambois, Arabie Saoudite. *Revue de Géologie de Madagascar*
Monsieur 13 (2).

Prasad, J. 1967. — Matériaux pour la laves des zones
de Bambois, Arabie Saoudite. *Revue de Géologie de Madagascar*
Monsieur 13 (2).

Prasad, J. 1971. — Sur un gisement de coulées sous-marines
de Cap Kroum, Arabie Saoudite. *Revue de Géologie de Madagascar*
Monsieur 13 (2).

Prasad, J. 1975. — Sur la représentation géologique de la zone
de Bambois, Arabie Saoudite. *Revue de Géologie de Madagascar*
Monsieur 13 (2).

RECHERCHES SUR LA RÉGÉNÉRATION DE *SYCON RAPHANUS* O. S.

par Odette TUZET et Jean PARIS

On sait depuis longtemps (MAAS, 1910) que les oscules de *Sycon raphanus*, soit détruits accidentellement, soit autotomisés par le *Sycon* lui-même, peuvent régénérer.

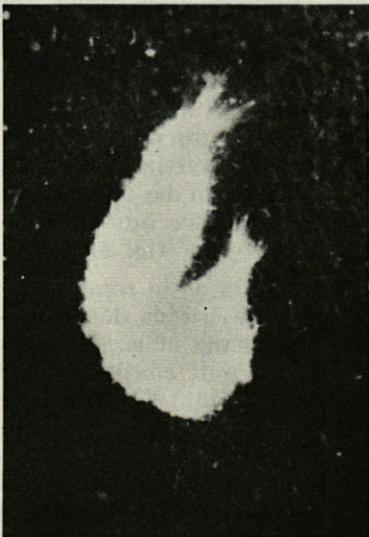


Fig. 1. — *Sycon raphanus* à deux oscules.

L'observation d'importants lots de *Sycon* nous ayant montré la présence de quelques très rares exemplaires à deux oscules (fig. 1), nous avons pensé que ceux-ci devaient provenir d'une régénération après traumatisme. Cette constatation nous a conduit à faire quelques expériences sur la régénération de *Sycon raphanus* afin de compléter des observations déjà anciennes et qui n'avaient pas été publiées. Ces dernières avaient été faites au Laboratoire Arago pendant l'automne et l'hiver 1937. Nous les avons vérifiées et complétées, toujours au Laboratoire Arago, pendant le printemps et l'été 1962.

Dans un premier lot de *Sycon raphanus* mis en observation, chaque *Sycon* est coupé transversalement en deux parties. Le fragment

portant l'osculc oblitère rapidement la plaie béante de sa partie postérieure et se fixe, lorsque le substrat est favorable.

Le fragment inférieur régénère un oscule. La couronne d'oxes entourant celui-ci est régulière.

Le temps nécessité pour la régénération de l'osculc est plus long l'hiver que l'été. Il est de dix jours en été, et en hiver (décembre et janvier), de trois semaines.

Dans une deuxième série d'expériences, les *Sycon* sont coupés en trois fragments; les deux morceaux, antérieur et postérieur, se comportent comme dans le cas précédent. Le fragment moyen donne, lui aussi, naissance à un nouveau *Sycon*. La régénération est polarisée. La surface de section supérieure donne l'osculc et l'inférieure forme une région basale. Au cours de sa régénération, cette partie basale est souvent irrégulière avec des excroissances, elle se régularise finalement.

Au cours de la régénération des oscules, on peut observer une anomalie, le rejet de l'osculc sur le côté. Le *Sycon* n'est plus alors symétrique par rapport à un plan passant par la partie médiane de l'osculc et de l'atrium.

Les coupes histologiques faites sur des *Sycon* en régénération osculaire montrent une raréfaction des corbeilles vibratiles au niveau de la zone de régénération et une grande abondance d'amoé-

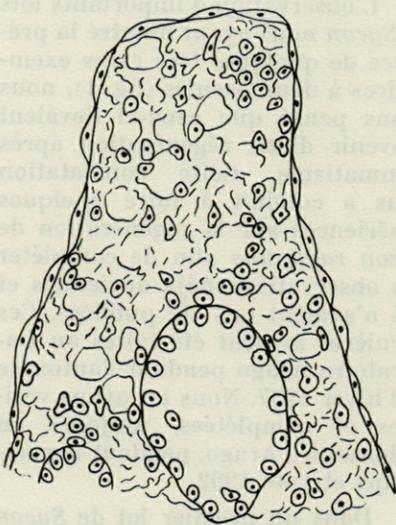


Fig. 2. — Coupe d'une portion d'osculc de *Sycon raphanus* en régénération (demi-schématique).

bocytes groupés dans une substance fondamentale plus ou moins vacuolaire dans laquelle se voient des collencytes. Les amoéboocytes ont plusieurs origines, les uns sont des cellules mobiles normales du mésenchyme, les autres seraient le résultat de la transformation des chanocytes des tubes radiaux qui ont disparu à ce niveau (fig. 2).

En dehors de la zone de régénération, les tissus de l'Eponge sont normaux et les produits génitaux y ont continué leur évolution. Pendant l'été, on peut observer, par exemple, des amphiblastules et de jeunes ovocytes sous les choanocytes, tout comme dans les *Sycon* non opérés.

Il faut cependant signaler

une abondance anormale de Xantheles qui pénètrent jusque dans le mésenchyme, comme si l'animal affaibli se laissait plus facilement envahir. Mais ceci est peut-être simplement dû aux conditions d'expérience.

Dans la régénération de la partie basale des *Sycon* on observe aussi la disparition des choanocytes et l'abondance d'un mésenchyme cicatriciel que recouvrent les pinacocytes.

Lorsque les *Sycon* sont coupés en trois fragments, la partie moyenne régénérant un oscule sur la face sectionnée en dessous de l'oscule primitif et une base de l'autre côté, les aspects histologiques de la régénération sont les mêmes que lorsque deux fragments différents reforment l'un un oscule, l'autre une base.

Dans une troisième série d'expériences, nous avons coupé des *Sycon* longitudinalement en faisant passer l'incision, qui s'étendait sur les deux tiers environ de la longueur du corps, par le milieu de l'oscule et de l'atrium. La cavité osculaire se referme, une nouvelle paroi se constitue et l'on obtient des *Sycon* à deux oscules (fig. 3).

Sur les coupes histologiques, la paroi régénérée montre, au bout d'un mois, peu de choanocytes, et un mésenchyme abondant dans lequel on remarque un grand nombre d'amœbocytes. La régénération influence les tissus formant l'ancien oscule et entourant l'atrium sectionné.

Les tubes radiaux persistent, mais ils sont moins nombreux que dans les individus normaux, le mésenchyme y est plus développé et les cellules mobiles plus nombreuses.

Par contre, la base du *Sycon*, non intéressée par la section, est normale, avec des tubes radiaux bien constitués et un mésenchyme peu abondant.

Les cellules mobiles des zones de régénération ne nous ont jamais montré de mitoses; on en voit, par contre, chez les mêmes *Sycon* dans les choanocytes. Mais certaines de ces cellules ont deux noyaux et des images faisant penser à des amitoses s'observent assez souvent (fig. 4).

Ces figures sont comparables à celles que l'on peut voir chez les *Sycon raphanus* dans

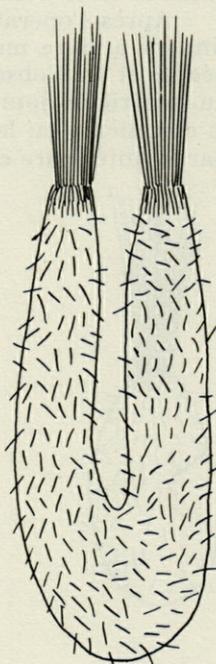


Fig. 3. — *Sycon raphanus* à deux oscules obtenu expérimentalement.

les cas de régénération après dissociation des cellules (Cf. TUZET et CONNES, 1962). COTTE (1903) avait observé, lui aussi, des divisions amitotiques dans des cas de dégénérescence de *Sycon*. Chez *Leucosolenia complicata*, KOROTKOVA (1961) a obtenu, comme nous, après section longitudinale, la formation de deux tubes osculaires parallèles et de deux oscules.

Enfin, dans une quatrième et dernière série d'expériences nous avons, comme KOROTKOVA, chez *Leucosolenia complicata*, enlevé une portion de la paroi, vers le milieu du corps en atteignant l'atrium (fig. 5). Nos résultats ont été très différents de ceux obtenus chez *Leucosolenia*.

Après l'opération, les *Sycon* continuent à vivre mais l'ouverture reste béante et on n'observe ni cicatrisation, ni régénération. Du troisième au quatrième jour, le *Sycon* se rétrécit au niveau de la blessure et le cinquième ou le sixième jour, il se coupe en deux fragments. La partie antérieure continue à vivre et donne un nouveau *Sycon*, trapu mais bien conformé. La partie supérieure ne régénère pas, et se désagrège.

Tous les *Sycon* opérés ne se comportent pas ainsi. Certains d'entre eux ne se coupent pas en deux. L'ouverture reste béante et au cinquième ou sixième jour après l'opération on voit se former, attachés aux spicules, de nombreux amas cellulaires plus ou moins sphériques (fig. 6). Les *Sycon* peuvent montrer plusieurs jours cet aspect, finalement les amas se séparent du squelette et s'étalent sur le fond des aquariums d'expérience en entraînant quelques spicules.

Ces formations sont comparables aux « gemmules artificielles » obtenues par MAAS (1907-1910) lorsque les *Sycon* sont affamés. Nous avons observé, comme MAAS,

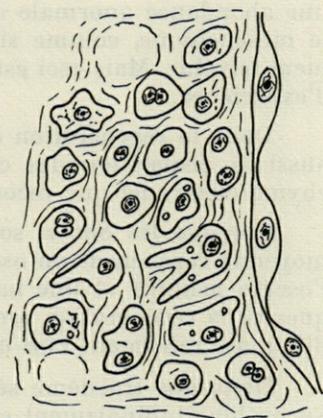


Fig. 4. — *Sycon raphanus*. Zone de régénération avec amas d'amoebocytes et figure d'amitose.

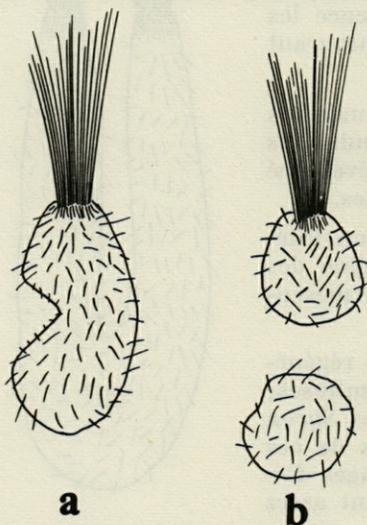


Fig. 5. — Schéma montrant, a, la section latérale faite sur un *Sycon raphanus*; b, le *Sycon* divisé en deux parties.

une augmentation de la taille des noyaux dans les cellules formant ces sortes de gemmules. Les cellules ont un aspect semblable, elles ne sont cependant pas toutes de même taille.

Au bout de quelques semaines après la formation des « gemmules artificielles » MAAS observe des indices de résurrection de

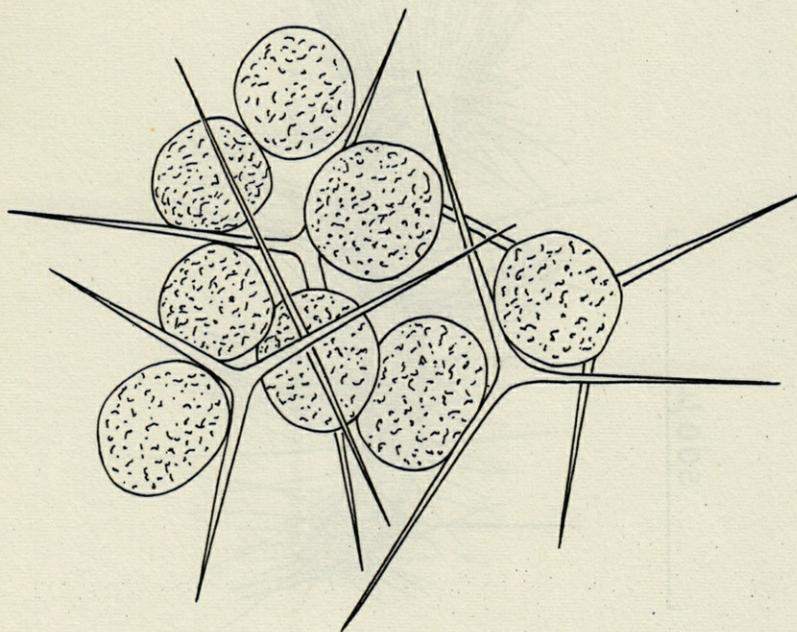


Fig. 6. — *Sycon raphanus*. « Reducties » ou « gemmules artificielles » attachées aux spicules.

ces agrégats, avec production d'une cavité gastrale et formation de nouveaux spicules.

Dans les aquariums contenant les « réductions » de *Sycon raphanus* obtenues après section latérale d'une partie du corps, nous avons observé aussi une évolution de certaines d'entre elles qui s'unissent pour donner des amas plus gros ayant l'aspect d'*Olynthus*. Nous avons même vu un petit *Sycon* bien constitué de 700 μ de long (fig. 7), avec une belle collerette osculaire à nombreux spicules. Dans son voisinage, des spicules supportaient encore des « réductions » qui ne s'étaient pas développées.

Nous pensons, mais sans l'affirmer, que ce jeune *Sycon* s'est formé à partir des réductions. Nous n'écartons cependant pas complètement l'idée qu'il ait pu être amené par le courant de l'eau.

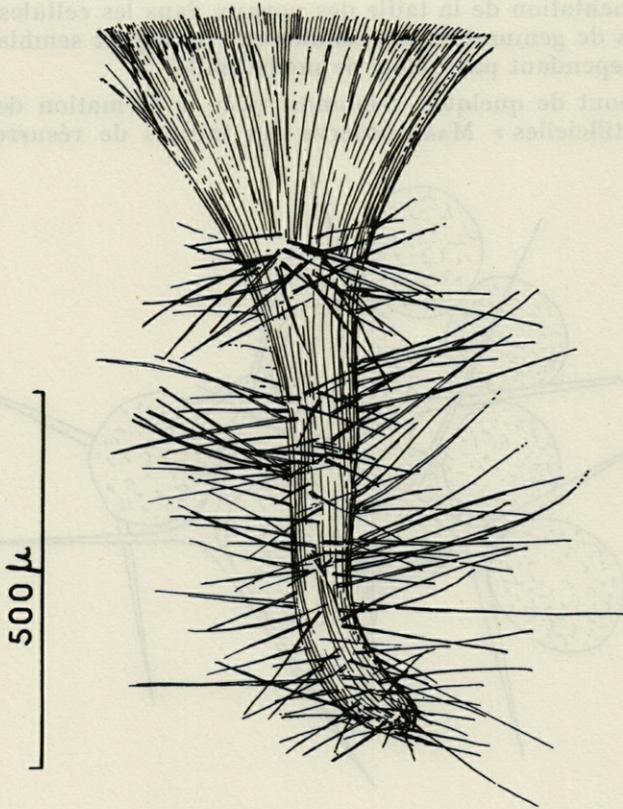


Fig. 7. — Petit *Sycon raphanus* régénéré.

Dans le cas de la transformation des *Sycon* en « gemmules artificielles » il est probable que la lésion expérimentale provoque une perturbation dans la nutrition des Eponges, entraînant des phénomènes de dégénérescence semblables à ceux découlant de l'affaînement.

LAUBENFELDS (1952) a signalé un fait semblable. Pour lui, les amas de petites Eponges observés, en particulier chez *Hymeniacidon sanguinea*, seraient dus à la désagrégation des grosses Eponges par suite de conditions de vie défavorables.

Ces quelques expériences de régénération faites sur *Sycon raphanus* montrent que, contrairement à ce que l'on serait tenté de penser, les Eponges calcaires ne régénèrent pas parfaitement. Si dans certains cas (en particulier pour les oscules), la régénération se

fait toujours, dans d'autres, les traumatismes provoquent la formation de « réducties » sortes de « gemmules artificielles ».

MAAS (1910) avait d'ailleurs déjà signalé la difficulté qu'ont souvent les Eponges à surmonter les blessures et chez les Eponges siliceuses, *Spongilla lacustris* et *Ephydatia mülleri*, KOROTKOVA et VOLKOVA (1960) ont montré que si ces Eponges sont capables de régénérer leurs oscules, leur épithélium basal et leur membrane dermique, les fragments détachés de l'Eponge ne peuvent régénérer leurs parties manquantes.

*Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer,
et Laboratoire de Zoologie,
Faculté des Sciences, Montpellier.*

Add. : Cette note, rédigée en 1962, était sous presse lorsque nous avons eu connaissance du travail de KOROTKOVA (1963); nous regrettons de n'avoir pu en tenir compte.

AUTEURS CITÉS

- COTTE, J., 1903. — Sur quelques phénomènes dégénératifs observés chez *Sycandra raphanus*. *C.R. Ass. Franç. Av. Sc.*, 31^e Réunion, Montauban, 733-739.
- KOROTKOVA, G.P., 1961. — Regeneration and somatic embryogenesis in the calcareous Sponge *Leucosolenia complicata* Mont. *Acta biol. Ac. Sc. Hungar.*, 11 : 315-334.
- KOROTKOVA, G.P., 1963. — On the types of restoration processes in Sponges. *Acta Biol. Ac. Sc. Hungar.*, 13 : 388-405.
- KOROTKOVA, G.P. et VOLKOVA, G.A., 1960. — Expériences sur la régénération des Eponges d'eau douce (en russe). *Vest. Leningrask Univ.*, 15 : 125-130.
- LAUBENFELS, M. DE, 1952. — Life histories and longevity of *Porifera*. *Vie et Milieu*, 3 : 386-388.
- MAAS, O., 1907. — Ueber die Wirkung des Hungers und der Kalkentziehung bei Kalkschwammen und anderen Kalkausscheidenden Organismen. *Sond. aus den Sitzung der gesell. für Morph. und Phys.* in München, 23 : 82-89.
- MAAS, O., 1910. — Ueber Nichtregeneration bei Spongien. *Arch. Entw. Mek.*, 30 : 356-378.
- MAAS, 1910. — Ueber Involutionsercheinungen bei Schwammen und ihre Bedeutung für die Auflarung des Spongienkörper. *Fesch. Z. Schszigten geburstage r. Hertwing*, 3.
- TUZET, O. et CONNES, R., 1962. — Recherches histologiques sur la reconstitution de *Sycon raphanus* O.S. à partir des cellules dissociées. *Vie et Milieu* (sous presse).

fait toujours dans d'autres les transformations provoquant la formation de « réactifs » autres de « germes atherogènes ».

Mais (1910) avait d'ailleurs déjà signalé la différence qu'il avait constatée à comparer les plaques de chez les éponges animales spongiaires animales et spongiaires végétales. Kowalevsky (1910) avait constaté que si ces plaques sont capables de régénérer leurs cellules leur épithélium dans et leur membrane dans partie les fragments détachés de l'éponge se peuvent régénérer sans autres manipulations.

Laboratoire Zoologie Université de Montpellier
et Laboratoire de Zoologie
Faculté des Sciences, Montpellier

Cette note rédigée en 1952 doit être revue dans une note de connaissance de travail de Kowalevsky (1952), pour compléter le travail en ce point complet.

AUTHORS LIST

Casey, J. 1955. — Sur quelques phénomènes histologiques observés chez l'éponge marine. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 267, 10: 100-102.

Kowalevsky, G. 1910. — Regeneration and growth in sponges. *Journal of Zoology*, 11: 315-334.

Kowalevsky, G. 1911. — On the types of respiration processes in sponges. *Journal of Zoology*, 12: 323-331.

Kowalevsky, G. 1912. — Recherches sur la respiration chez les éponges. *Journal de Zoologie*, 13: 123-133.

Lorenz, M. 1927. — Die Histologie und Langzeitkultur von *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1907. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra* und anderen Säugetierarten. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1910. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1911. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1912. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1913. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1914. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1915. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1916. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1917. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1918. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1919. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1920. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1921. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1922. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1923. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1924. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1925. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1926. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1927. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1928. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1929. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1930. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1931. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1932. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1933. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1934. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1935. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1936. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1937. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1938. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1939. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1940. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1941. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1942. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1943. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1944. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1945. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1946. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1947. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1948. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1949. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1950. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1951. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

Muller, G. 1952. — Über die Wirkung des Hungers und der Kälte bei *Hydra*. *Zeitschrift für Vergleichende Anatomie*, 1: 266-282.

LA CICATRISATION
CHEZ *VERETILLUM CYNOMORIUM* PALL.
(CNIDIAIRE, OCTOCORALLIAIRE)

par Odette TUZET et Jean PARIS

Les phénomènes de cicatrisation et de régénération ont été très étudiés chez les Cnidaires, en particulier, chez les Hydraires, les Méduses et les Hexacoralliaires, mais il semble que, jusqu'à présent, les Octocoralliaires n'aient guère été examinés à ce point de vue. C'est pourquoi nous relatons ici quelques observations que nous avons faites chez *Veretillum cynomorium* Pall.

Nous n'énumérerons pas les nombreux travaux faits sur ce sujet.

Il a été montré chez les Hydres, où le pouvoir de régénération est très grand (KOLENKINE, 1954, 1956; NORMANDEN, 1960; SPANGENBERG, 1960 par ex.), que l'occlusion très précoce au point d'ablation, correspond à une cicatrisation permettant la fermeture de la plaie, qui est antérieure aux processus de régénération.

La régénération des Hydroïdes a été décrite par exemple par BARTH (1940), BRIEN (1943), PASTEELS (1947).

Chez les Méduses, la cicatrisation des blessures est à la fois très rapide et très complète (MORGAN, 1899; OKADA, 1932).

Les Coraux (GRAVIER, 1915) montrent une capacité de régénération limitée. Les Actinies ont, au contraire, un grand pouvoir de régénération.

ABELOOS (1932, 1955, 1959, 1961), qui s'est beaucoup occupé de cette question, dit que ces Cnidaires montrent, à côté de méca-

nismes comparables à ceux qui conditionnent les champs morphologiques autorégulateurs des Métazoaires supérieurs, des mécanismes beaucoup plus primitifs.

Chez tous les Cnidaires, d'après P. SCHULZE (1919) et ABELOOS, la régénération se ferait à partir des cellules interstitielles indifférenciées, localisées à la base des cellules épithéliales de l'ectoderme et constituant une catégorie de cellules à potentialités histogénétiques multiples.

Pour étudier la cicatrisation et la régénération chez *Veretillum cynomorium*, nous avons, tout d'abord, coupé longitudinalement en deux fractions égales une colonie et nous avons remis, immédiatement après, les deux fragments dans l'eau de mer. La Vérétille qui s'était contractée au moment de la section, redevient presque immédiatement turgescente et les polypes s'étalent.

Très rapidement, les deux surfaces limitant la section se rapprochent l'une de l'autre et en quelques minutes la plaie est refermée.

Une demi-heure après l'opération, la Vérétille, rachis et pédoncule, a repris sa forme arrondie. L'animal est turgescent et les polypes en extension.

Seize heures après la section, les Vérétilles sont en très bon état, très turgescentes. Les polypes sont largement étalés, ils le sont, d'ailleurs, plus que dans les Vérétilles témoins, ce qui, pensons-nous, correspond à un certain déséquilibre dans la colonie. En effet, une Vérétille non traumatisée, mais portée dans une eau mal aérée étale, elle aussi, anormalement ses polypes. Ce phénomène correspond, pensons-nous, à un début d'asphyxie. Les Vérétilles opérées, montrent au niveau de l'incision un léger sillon marquant l'endroit où les deux faces de la plaie se sont affrontées.

Les Vérétilles continuent à vivre et peu à peu la trace de la cicatrice est moins visible, d'abord sur le rachis, puis sur le pédoncule. Après plus d'un mois cette trace est encore décelable. Nous ne pouvons dire si elle finit par s'effacer, car les Vérétilles opérées, peut-être plus fragiles à cause de cela, ont périclité au bout d'un mois et demi de séjour en aquarium.

Après les sections longitudinales, nous avons prélevé, sur certains individus, des fragments de rachis et de pédoncules dans la zone où s'était faite la cicatrisation. Une heure après l'opération (fig. 1, a) les deux faces se sont rapprochées en se repliant vers l'intérieur du corps. Elles ne sont pas encore accolées. Quelques heures plus tard (fig. 1, b) les épithéliums des deux lèvres de la plaie entrent en contact. A partir de ce moment, on peut observer, au niveau des zones de cicatrisation, un afflux de cellules mobiles

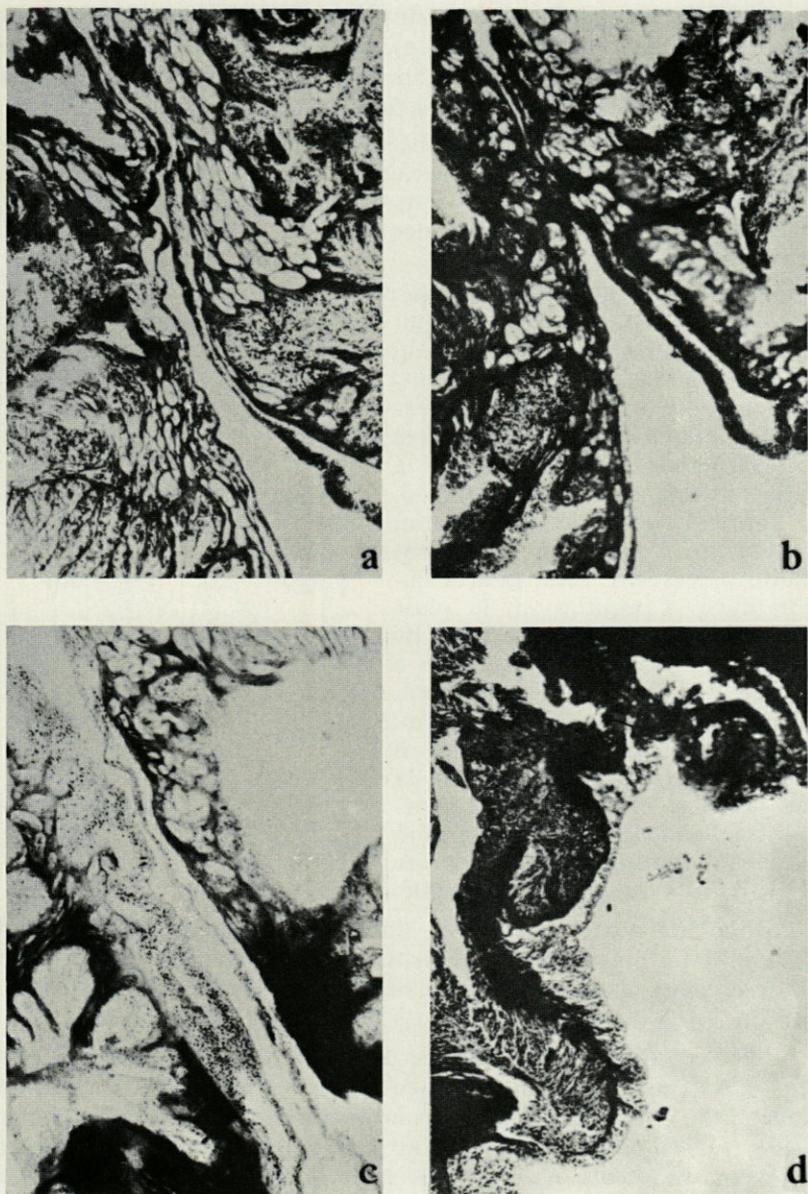


Fig. 1 — *Veretillum cynomorium* Pall. a, coupe faite dans le rachis, une heure après la section longitudinale dans la zone de cicatrisation; b, coupe faite dans le rachis cinq heures après la section longitudinale, dans la zone de cicatrisation; c, coupe faite au niveau d'une zone de cicatrisation et montrant une trainée de cellules mobiles du mésenchyme; d, coupe faite 24 heures après l'amputation au niveau du rachis et montrant la plaie en cicatrisation avec un nouvel ectoderme.

du mésenchyme (*Gallertzellen* de NIEDERMEYER (1914)), cellules interstitielles de ABELOOS) (fig. 1, c). Ces cellules ont un protoplasme granuleux, un gros noyau avec chromatine en granules irréguliers et sont amoéboïdes. Elles sont de tailles différentes.

Sur les coupes, on peut en observer qui se mobilisent assez loin du point de cicatrisation, vers lequel elles se rendent en parcourant le mésenchyme là où il est le plus riche en collagène (fig. 2). Certaines de ces cellules montrent des figures de mitoses.

Dans une deuxième série d'expériences, nous avons fait des amputations partielles du rachis. Si on fait un prélèvement de un centimètre carré à un centimètre carré et demi, sur environ un centimètre de profondeur, au niveau de la partie antérieure du rachis (fig. 3, a), l'animal, qui se contracte au moment de l'opération, redevient ensuite turgescent. Cinq heures après l'amputation, la plaie est presque refermée. Au bout de quelques jours, on n'arrive plus à distinguer la trace du prélèvement. Des coupes histologiques faites au niveau de la plaie, environ 24 h après l'opération, montrent que la zone lésée, si elle est encore marquée par une dépression, est déjà recouverte d'un nouvel ectoderme (fig. 1, d), d'ailleurs encore fragile.

Si le prélèvement est fait dans le voisinage du pédoncule (fig. 3, b), cinq heures après l'opération, la fenêtre est complètement oblitérée, mais il se fait à ce niveau une constriction (fig. 4). Le reste du corps de l'animal est turgescent avec polypes étalés.

Cette constriction persiste de 15 jours à 3 semaines; les individus opérés ne retrouvent que peu à peu leur aspect normal. Nous avons, enfin, coupé des Vérétrilles en morceaux. Ces fragments cicatrisent très rapidement, les plaies se ferment par rapprochement des lèvres, mais nous n'avons pas observé de véritable régénération.

Si le fragment comprend le pédoncule et une partie du rachis, il continue à vivre normalement. Les pédoncules isolés se contractent, survivent quelques jours puis dégèrent.

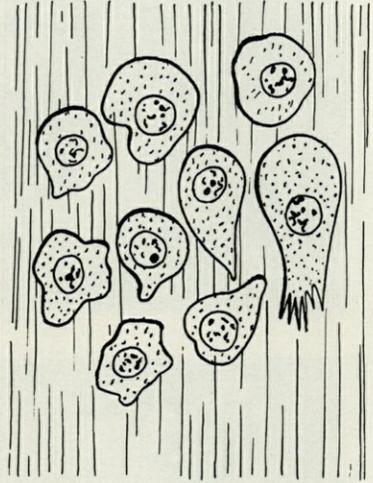


Fig. 2. — Cellules mobiles du mésenchyme en migration vers la blessure à travers les zones de collagène.

Si le fragment comprend le pédoncule et une partie du rachis, il continue à vivre normalement. Les pédoncules isolés se contractent, survivent quelques jours puis dégèrent.

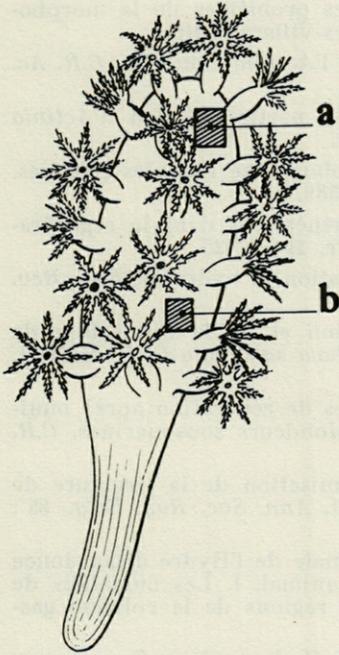


Fig. 3. — Schéma montrant le niveau où a été fait la blessure; a, dans la partie antérieure du rachis; b, dans la partie postérieure.

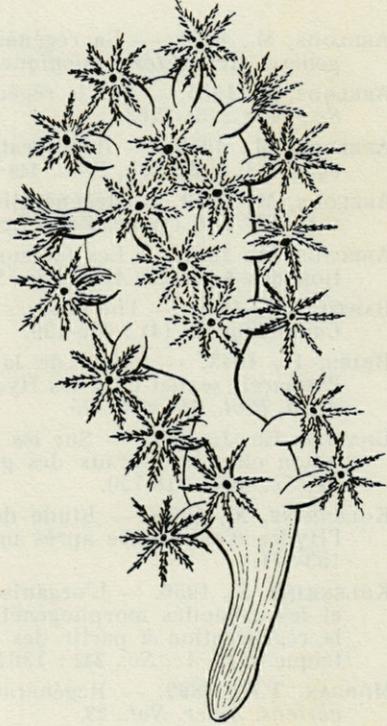


Fig. 4. — Vérétille opérée près du pédoncule avec constriction.

Les fragments de rachis prennent une forme sphérique ou ovoïde selon leur longueur, les polypes sont bien étalés.

Nous en avons conservé un mois dans cet état sans observer de changements.

Il semble donc que, chez *Veretillum cynomorium*, le pouvoir de régénération proprement dit ne soit guère développé. Par contre, les individus lésés cicatrisent avec une grande rapidité. Il est remarquable de voir qu'une Vérétille coupée en deux dans le sens longitudinal, moins d'une demi-heure après l'opération, a refermé sa plaie, est redevenue turgescence et a l'aspect, si l'on ne voit pas la ligne de suture, d'une Vérétille normale.

AUTEURS CITÉS

- ABELOOS, M., 1932. — La régénération et les problèmes de la morphogénèse. *Actualités biologiques*. Gauthiers-Villars Edit.
- ABELOOS, M., 1955. — Sur la régénération de l'*Actinia equina* L. *C.R. Ac. Sc.*, 240 : 2261-2263.
- ABELOOS, M., 1955. — Régénération totale à partir du pied d'*Actinia equina* L. *C.R. Soc. Biol.*, 149 : 1580-1582.
- ABELOOS, M., 1959. — Régénération et morphogénèse chez les Actinies. *C.R. XV^e Int. Congr. Zool. London*, 587-589.
- ABELOOS, M., 1961. — Les facteurs morphogénétiques dans la régénération des Actinies. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 31 : 11-25.
- BARTH, L.G., 1940. — The process of regeneration in hydroïds. *Biol. Rev. Cambridge*, 15 (4) : 405-420.
- BRIEN, P., 1943. — Etude de la régénération et de la rénovation de l'appareil sexuel chez les Hydroïdes (*Clava squamata* O. F. Müller). *Arch. Biol.*, 54 : 409-475.
- GRAVIER, Ch. J., 1915. — Sur les phénomènes de réparation après mutilation chez les Coraux des grandes profondeurs sous-marines. *C.R. Ac. Sc.*, 160 : 718-720.
- KOLENKINE, X., 1954. — Etude de la réorganisation de la structure de l'Hydre d'eau douce après morcellement. *Ann. Soc. Roy. Belg.*, 85 : 153-171.
- KOLENKINE, X., 1956. — L'organisation régionale de l'Hydre d'eau douce et les capacités morphogénétiques de l'animal. I. Les modalités de la régénération à partir des différentes régions de la colonne gastrique. *C.R. Ac. Sc.*, 242 : 1364-1367.
- MORGAN, T.H., 1899. — Régénération in the Hydromedusa *Gonionemus vertens*. *Amer. Nat.*, 23.
- NIEDERMEYER, A., 1914. — Beiträge zur Kenntnis des histologischen Baues von *Veretillum cynomorium* Pall. *Zeit. für Wiss. Zool.*, 109 : 531-587.
- NORMANDEN, D.R., 1960. — Regeneration of *Hydrea* from the endoderm. *Science U.S.A.*, 132 (3428) : 678.
- OKADA, Y.K., 1932. — Studies on regeneration of Coelenterata Hydromedusa *Charybdea* and *Coeloplana*. *Mem. Coll. Sci. Kyoto*, 7B : 205-246.
- PASTEELS, J., 1947. — Régénération de l'Hydranthe et de la Méduse chez *Cladonema radiatum*. *Ann. Soc. Zool. Belg.*, 72 : 63-73.
- SCHULZE, E., 1899. — Aus dem Gebiete der Regeneration. *Zeitsch. für Wissenschaft. Zoologie*, 66 (4) : 605-625.
- SPANGENBERG, 1960. — A study of mechanism involved in normal and abnormal regeneration of *Hydra*. *Dissert Abstr. U.S.A.*, 21 (6) : 1675.

PRÉSENCE DE *NIPHARGUS*
(AMPHIPODE GAMMARIDÉ)
DANS CERTAINES EAUX ÉPIGÉES
DES FORÊTS DE LA DOMBES
(DÉPARTEMENT DE L'AIN, FRANCE)

par René GINET et Jean DAVID

Les Crustacés Amphipodes du genre *Niphargus* sont considérés comme les Invertébrés les plus typiques et les plus représentatifs du domaine aquatique souterrain de nos régions. Leur fréquence dans les eaux des grottes en terrain calcaire les fait qualifier souvent de *cavernicoles* ou *troglobies* mais, par suite de leur présence assez commune dans divers autres milieux souterrains (interstitiel, puits, sources, mines, etc...), il paraît plus justifié de les ranger dans la catégorie écologique des animaux *hypogés*, moins limitative que la précédente.

Or, au cours de recherches d'hydrobiologie épigée dans la région au Nord de Lyon, l'un de nous (J. D.) a découvert que des *Niphargus* (*N. longicaudatus rhenorhodanensis*) y peuplent certains biotopes aquatiques superficiels en forêt. Le grand nombre des stations (30), l'étendue de la région où elles sont réparties et l'abondance des individus montrent bien que, dans certaines conditions, les *Niphargus*, hypogés typiques, peuvent normalement vivre dans des eaux épigées, ainsi que l'avaient d'ailleurs déjà signalé quelques auteurs (*cf. infra*).

Une étude préliminaire a donc été entreprise au printemps 1962 pour préciser la répartition géographique des stations et décrire les biotopes favorables.

I. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES STATIONS

Les récoltes de *Niphargus* ont été faites dans la région de la Dombes (ou des Dombes), située entre Lyon et Bourg-en-Bresse (département de l'Ain) et approximativement limitée au Sud par le Rhône, à l'Ouest par la Saône et à l'Est par la rivière l'Ain et le Jura méridional calcaire. C'est une vaste plaine, peu vallonnée, d'altitude moyenne environ 280 m; elle est constituée par une couche très argileuse de sédiments glaciaires (Riss), étalée de manière continue sur le Pliocène sous-jacent. Sur ce terrain meuble, dépourvu de toute masse calcaire et par conséquent de tout phénomène karstique, prennent place de très nombreux étangs, entre lesquels s'étendent des prairies et de grandes forêts : c'est uniquement dans les endroits boisés qu'ont été, jusqu'à maintenant, observés les *Niphargus*.

Les premières captures furent effectuées en avril 1962, immédiatement au Sud de Bourg-en-Bresse (forêts de Seillon et de La Réna); d'autres suivirent et augmentèrent peu à peu, vers l'Ouest et vers le Sud, l'étendue de l'aire de ces Amphipodes (forêt de Chassagne; bois de Priay, de Saint-André-de-Corcy, de l'allée-de-Romans; les Echets; etc...). Comme le montre la carte (fig. 1), les stations actuellement connues sont dispersées sur toute la surface de la Dombes : il est à noter d'ailleurs que cette carte n'est pas exhaustive, le répertoire des stations ayant dû cesser vers la fin mai par suite de l'assèchement estival des biotopes; mais il est vraisemblable que des prospections ultérieures multiplieront les points de récolte et étendront le domaine des *Niphargus* épigés, en particulier vers le Nord où se situe, sans discontinuité géographique, la plaine de la Bresse.

On connaissait antérieurement *N. l. rhenorhodanensis* d'une part dans plusieurs grottes du Jura, d'autre part dans quelques galeries souterraines de drainage à Lyon même (GINET, 1960, 1961). Les récoltes signalées ici s'insèrent donc bien entre ces deux extrêmes, dont elles constituent un intermédiaire biogéographique tout à fait satisfaisant. A ce propos, on doit remarquer que ces galeries souterraines lyonnaises sont creusées dans l'extrême pointe méridionale de la Dombes; mais si elles appartiennent ainsi à la même unité géographique que les stations ici décrites, elles n'ont cependant pas du tout la même nature écologique.

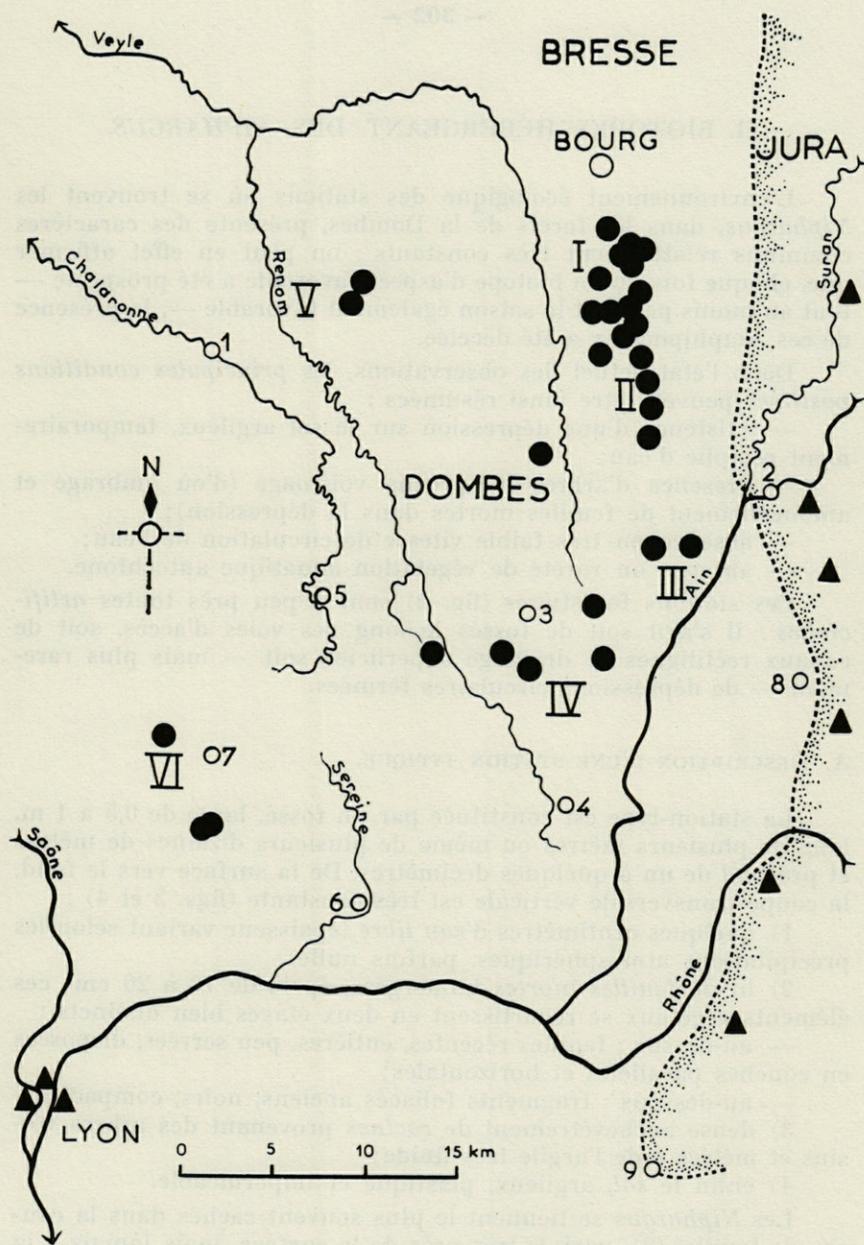


Fig. 1. — Répartition géographique des stations épigées de *Niphargus* (disques noirs); triangles noirs : stations antérieurement connues; disques blancs (disques blancs) : villes (1 : Châtillon; 2 : Pont d'Ain; 3 : Chalamont; 4 : Meximieux; 5 : Villars-les-Dombes; 6 : Montluel; 7 : Les Echets); chiffres romains : forêts et bois (I : Seillon; II : La Réna; III : Priay; IV : Chassagne; V : Allée-de-Romans; VI : Saint-André-de-Corcy); traits pleins : cours d'eau; tirets et pointillé : limite occidentale de la chaîne jurassienne.

II. BIOTOPES HÉBERGEANT DES *NIPHARGUS*

L'environnement écologique des stations où se trouvent les *Niphargus*, dans les forêts de la Dombes, présente des caractères communs relativement très constants : on peut en effet affirmer que, chaque fois qu'un biotope d'aspect favorable a été prospecté — tout au moins pendant la saison également favorable —, la présence de ces Amphipodes y a été décelée.

Dans l'état actuel des observations, les *principales conditions positives* peuvent être ainsi résumées :

- existence d'une dépression sur le sol argileux, temporairement remplie d'eau;
- présence d'arbres au proche voisinage (d'où ombrage et amoncellement de feuilles mortes dans la dépression);
- absence ou très faible vitesse de circulation de l'eau;
- absence ou rareté de végétation aquatique autochtone.

Ces stations forestières (fig. 2) sont à peu près toutes *artificielles* : il s'agit soit de fossés le long des voies d'accès, soit de canaux rectilignes de drainage superficiel, soit — mais plus rarement — de dépressions circulaires fermées.

A. DESCRIPTION D'UNE STATION TYPIQUE.

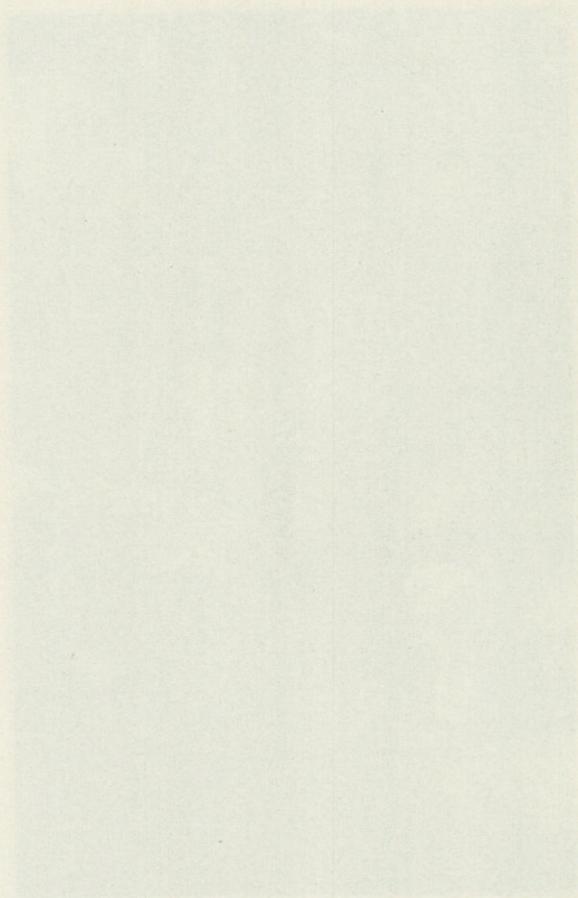
La station-type est constituée par un fossé, large de 0,5 à 1 m, long de plusieurs mètres ou même de plusieurs dizaines de mètres et profond de un à quelques décimètres. De la surface vers le fond, la coupe transversale verticale est très constante (figs. 3 et 4) :

- 1) quelques centimètres d'*eau libre* (épaisseur variant selon les précipitations atmosphériques, parfois nulle);
- 2) lit de *feuilles mortes* immergées, épais de 10 à 20 cm; ces éléments végétaux se répartissent en deux étages bien distincts :
 - au-dessus : feuilles récentes, entières, peu serrées, disposées en couches parallèles et horizontales;
 - au-dessous : fragments foliacés anciens, noirs, compacts;
- 3) dense enchevêtrement de *racines* provenant des arbres voisins et mêlées à de l'argile très fluide;
- 4) enfin le *sol*, argileux, plastique et imperméable.

Les *Niphargus* se tiennent le plus souvent cachés dans la couche de feuilles (2), parfois très près de la surface, mais jamais à la lumière directe (il suffit de retourner la première feuille superficielle pour trouver les individus). Il est difficile d'apprécier avec rigueur la profondeur où vivent les individus les plus éloignés de



Fig 2. — Vue générale d'une station épigée de *Niphargus* (fossé de drainage, forêt de Seillon).



la surface, mais il est vraisemblable qu'ils habitent jusqu'au niveau des racines (3), où ils se trouvent en contact direct avec l'argile ambiante et les canalicules interstitiels.

Dans un tel milieu, sont ainsi reconstituées les conditions d'obscurité, d'eau calme, d'environnement exigu et d'argile, dont on connaît la nécessité pour ces Amphipodes (GINET, 1960, 1^{re} partie).

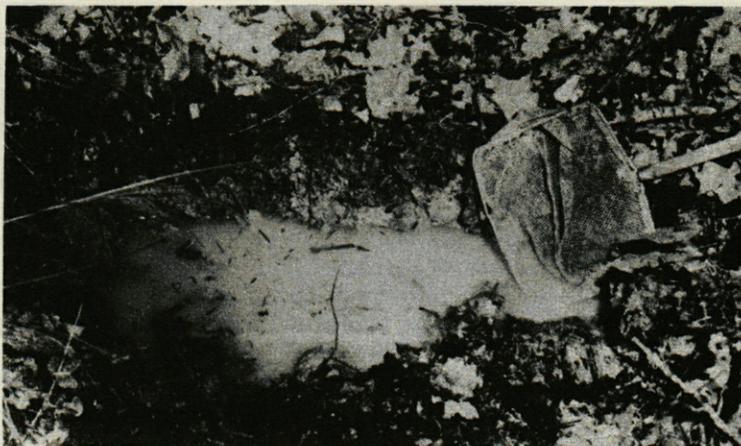


Fig. 3. — Vue d'une coupe verticale, pratiquée à travers une station de *Niphargus* en voie d'assèchement; on distingue la couche de feuilles (sombre) et la zone des racines (claire); un peu d'eau subsiste encore au fond du trou.

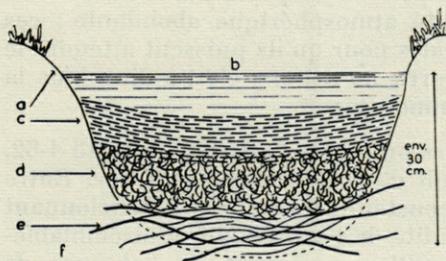


Fig. 4. — Coupe schématique verticale d'un fossé de drainage hébergeant des *Niphargus* : a, berge; b, surface de l'eau; c, couche de feuilles récentes; d, couche de feuilles anciennes; e, zone de racines mêlées à l'argile fluide; c'est surtout à ce niveau que s'effectue la liaison avec le domaine hypogé; f, sol argileux compact.

B. FACTEURS D'ENVIRONNEMENT.

Quelques indications sommaires peuvent être données à la suite des premières observations, mais il est bien évident qu'elles devront être complétées ultérieurement :

1. *Eau* : les biotopes aquatiques où ont été observés des *Niphargus* sont caractérisés par le fait qu'ils sont *temporaires* :

leur remplissage et leur assèchement suivent le cycle annuel des saisons. Dès la fin de mai 1962, toutes les stations, emplies au cours de l'hiver précédent, se sont vidées de leur eau et totalement asséchées. Il n'est pas encore possible de dire si ce phénomène résulte uniquement de l'évaporation ou bien s'il se produit aussi un soutirage par abaissement du niveau phréatique général. L'aspect estival des biotopes ne diffère alors en rien de celui présenté par le reste du sol de la forêt, recouvert de terre et de feuilles sèches.

Cet état temporaire de ces biotopes aquatiques pose la question de la survivance des colonies de *Niphargus* entre deux remplissages. On peut envisager que, lors de l'assèchement, les animaux s'enfoncent dans le sous-sol, soit en suivant les éventuels conduits phréatiques traversant la couche superficielle d'argile, soit en se glissant dans les espaces ménagés entre les racines et le sol environnant. A ce moment, leur problème pour survivre est le même que celui posé aux populations de *Niphargus* cavernicoles lors des périodes temporaires de sécheresse des grottes. On sait que, en ce dernier cas, ces Crustacés se réfugient pour la plupart dans des terriers, qu'ils creusent dans le limon argileux; leur survie au sec peut atteindre ainsi 9 à 10 mois (GINET, 1960, 1^{re} partie, VII). Mais on doit considérer que, si un comportement analogue peut logiquement être envisagé pour assurer la survie des *Niphargus* épigés, les conditions d'environnement externe contre lesquelles ils ont à lutter sont infiniment plus dures, par suite de leur variabilité (chaleur, dessiccation), que celles procurées par le domaine souterrain, même exondé. Il faut alors admettre que les individus se réfugient assez loin de la surface du sol, afin de pouvoir disposer d'une basse température stable et d'une humidité atmosphérique abondante : ces conditions sont en effet primordiales pour qu'ils puissent attendre le retour automnal de l'eau et ressortir au-dehors, c'est-à-dire dans la couche des feuilles à nouveau immergées.

2. *pH* : 10 stations différentes ont été testées, du 1^{er} au 13-4-62, à l'aide soit de papier MERCK, soit d'un pH-mètre électrique. Entre toutes, le pH s'est révélé très constant, ses valeurs s'échelonnant de 4,8 à 5,2. Cette assez forte acidité de l'eau résulte vraisemblablement de la putréfaction des feuilles mortes et de l'absence de calcaire dans le sol. Elle semble d'ailleurs ne gêner en rien la prospérité des *Niphargus*, bien qu'elle contraste violemment avec l'alcalinité ou la neutralité des eaux en terrain karstique, où l'on trouve habituellement ces Amphipodes.

3. *Température* : au premier abord, étant sous la dépendance directe du climat extérieur et de ses variations, la température de l'eau est très variable : 14 relevés, faits en avril 1962, s'échelonnent

pour différentes stations entre + 2 et + 14 °C : on remarque que ces températures sont cependant toutes situées entre les limites léthales du genre *Niphargus* (GINET, 1960, 1^{re} partie, VI). De plus, dans une station donnée, il existe un gradient vertical très sensible de la température : au même moment, la surface de l'eau présente une différence de plusieurs degrés avec le fond pourtant situé à quelques décimètres seulement. Par exemple :

(Forêt de Seillon, station 1)

Date	Surface	Fond (30 cm)
1-4-62	12 °C	9 °C
27-5-62	14 °C	10,6 °C

Les strates de feuilles mortes réalisent un isolant thermique amortissant les variations brusques de la température extérieure, phénomène favorisé par le calme de l'eau. L'existence de ce gradient permet sans doute aux *Niphargus*, par des déplacements verticaux de faible amplitude, de trouver constamment des conditions thermiques favorables et de se mettre à l'abri des variations trop brutales qui se produisent en surface.

4. *Courant* : il a été signalé précédemment que le déplacement de l'eau est nul dans les biotopes ici décrits. En cas de chute de pluie, peuvent cependant s'établir des courants temporaires dont la vitesse atteint une vingtaine de cm/sec, mais qui n'intéressent que la région superficielle des fossés. Il existe d'ailleurs, au voisinage, de vrais ruisseaux forestiers où le courant est normalement sensible; en ce cas, la couche de feuilles mortes est très restreinte et les *Niphargus* manquent ou paraissent accidentels.

5. *Oxygénation* : aucune mesure n'a été faite pour préciser le rôle de ce facteur; on peut cependant noter que dans certaines stations, où l'eau est absolument putride, la quantité d'oxygène dissous doit alors être minime, observation déjà faite par SCHÄFFERNA (1934) à propos d'autres stations épigées de *Niphargus* (*cf. infra*). Leurs besoins respiratoires étant normalement très faibles, ces Crustacés peuvent trouver dans un tel milieu la quantité d'oxygène nécessaire à leur métabolisme: en ce cas toutefois, les individus se tiennent au voisinage de la surface de l'eau et ils présentent une nette coloration rosée.

6. *Nature des feuilles* : les feuilles mortes constituent l'environnement essentiel des *Niphargus*. Le plus souvent, ce lit de feuilles est constitué de chêne et de charme; mais on note aussi des domi-

nances d'orme, d'érable, de platane, de châtaignier ou de tremble : cette variété est suffisamment éloquente pour montrer que la *nature* des feuilles est sans importance et que, seule, leur *existence* est nécessaire, surtout pour fournir aux *Niphargus* un environnement pseudo-interstitiel adéquat.

III. BIOCÉNOSES

A. VÉGÉTATION AUTOCHTONE

Elle est presque nulle dans 2/3 des 30 stations observées, où aucune forme végétale aquatique n'est visible; dans les autres stations, où l'éclairement est suffisant, on peut observer la présence d'algues vertes filamenteuses. Par contre, une intense activité bactérienne — qui doit d'ailleurs exister dans toutes les stations — se remarque plus particulièrement dans certaines d'entre elles, grâce à un grand développement de bactéries ferrugineuses qui confèrent un aspect rouillé aux sédiments végétaux; parfois aussi, la surface de l'eau prend un reflet irisé dû au voile bactérien superficiel.

B. NIPHARGUS

La forme présente dans les stations prospectées appartient à la sous-espèce *N. longicaudatus rhenorhodanensis* (1). Les mâles âgés montrent bien les caractères morphologiques conformes à ceux utilisés dans la clé systématique établie par BALAZUC (1954).

Les individus capturés en avril et mai 1962 présentent les diverses étapes du cycle vital de ces Amphipodes : adultes âgés, femelles ovigères (assez rares), jeunes adultes (les plus abondants) et très jeunes, nés depuis peu. Ces derniers, absents dans certaines stations, sont au contraire très nombreux dans d'autres.

Si les *Niphargus* forment l'élément animal dominant des biocénoses, la densité en est variable selon les endroits. Sans donner des chiffres précis à la suite de ces premières observations, on peut cependant indiquer que, si certaines stations n'ont fourni qu'un seul individu, les plus nombreuses en ont procuré une dizaine en

(1) En application de l'article 32 (c) (i) du Code International de Nomenclature Zoologique (Londres, 1961), le nom de cette sous-espèce doit désormais être écrit : *rhenorhodanensis*, au lieu de *rhenorhodanensis* comme précédemment (émendation justifiée, art. 33 (a) (i)).

quelques minutes de travail; d'autres, par contre, se révèlent très peuplées et l'on peut évaluer la densité à un individu par décimètre carré, sur une surface totale de un ou quelques mètres carrés.

C. FAUNE ASSOCIÉE

Cette liste préliminaire regroupe les formes animales observées dans les diverses stations, outre *Niphargus* :

Plathelminthes : Dendrocoelidés (2 stations);

Annélides : **Oligochètes** : Lumbricidés (fréquents);

Achètes : ? *Herpobdella* (2 st.);

Mollusques : *Pisidium* (assez fréquents);

Planorbis (2 st.);

Limnaea (2 st.);

Crustacés : **Copépodes** : *Cyclops* (fréquents);

Ostracodes : au moins deux espèces (fréquentes);

Isopodes : *Asellus aquaticus* (1 st.) (1);

Insectes : **Plécoptères** : larves de Némuridés (2 st.);

Trichoptères : larves de trois espèces de Limnophilidés (fréquentes);

Coléoptères : larves et adultes de divers Dytiscidés; adultes de divers Hydrophilidés; larves (parfois abondantes) d'Hélodidés;

Diptères : larves de *Culex* (assez fréquentes);

Vertébrés : rares larves de Tritons et Salamandres.

Cette faune aquatique se caractérise par sa banalité et sa pauvreté relative, corollaires de la faible étendue et de la précarité des biotopes. Des recherches ultérieures permettront sans doute d'en compléter la liste et de constater les éventuelles relations écologiques entre les *Niphargus* et leurs associés.

IV. DISCUSSION

La présence de *Niphargus* dans le domaine aquatique épigé n'est pas un fait nouveau. Entre autres auteurs, GODON (1912) signale *N. aquilex* parmi les *feuilles* en décomposition remplissant les « flaquets » dans les forêts ardennaises; MÜLLER (1914) décrit plusieurs stations de *N. puteanus* sous les amas de *feuilles* mortes,

(1) On notera l'absence totale du genre *Gammarus* (Amphipode épigé), parmi la faune associée aux *Niphargus*.

au bord des ruisseaux ou dans les lieux humides en forêts (Thüringe, lac Majeur, etc...); de même, SCHÄFERNA (1934) remarque la présence de *N. ianovi* en Slovaquie, dans des collections d'eaux épigées permanentes ou temporaires, parmi la vase ou les amas de feuilles en décomposition. REMY (1924), après avoir minutieusement analysé quelques stations épigées et temporaires de *Niphargus*, en terrain soit cristallin, soit alluvial, conclut que ces Amphipodes « vivent normalement dans les filets d'eau qui remplissent les fissures du sol, à peu de distance de la surface; de là, ils peuvent émigrer, en suivant ces filets d'eau, soit dans les bassins éclairés des sources naturelles, permanentes ou temporaires, soit dans les grottes, les galeries de mines ou les puits ». C'est à cette même conclusion, qu'est arrivé tout récemment MESTROV (1962), à la suite de ses recherches sur ce milieu aquatique hypogé très voisin de la surface du sol, qu'il nomme le milieu « hypotelminorhérique ».

Toutes ces descriptions présentent de remarquables similitudes avec les stations dont il est question dans le présent travail : il est vraisemblable que toutes sont les exutoires naturels ou artificiels du même domaine écologique interstitiel, proche de la surface du sol, que l'on peut, avec les auteurs précédents, considérer comme étant le domaine de prédilection des *Niphargus* (GINET, 1960, p. 218). Dans les eaux forestières, ces Amphipodes hypogés trouvent les facteurs d'environnement qui leur sont nécessaires : la présence des feuilles mortes comblant ces bassins à l'air libre reconstruit en effet un biotope interstitiel, obscur et soumis à de faibles variations thermiques, montrant de grandes analogies avec le très proche milieu aquatique, véritablement hypogé — ou milieu hypotelminorhérique — dans lequel vivent normalement les *Niphargus*. La réunion de ces facteurs écologiques favorables, et aussi l'absence de concurrence vitale sérieuse, permettent ainsi le maintien localisé de ces populations épigées d'Amphipodes, pendant toute la période de remplissage des flaques.

Il est cependant nécessaire d'envisager que les *Niphargus* effectuent chaque année une migration verticale : à la saison froide et humide, ils subsisteraient dans le domaine épigé, attirés probablement par l'abondance de nourriture; en période de sécheresse, ils s'enfonceraient de plus en plus profondément dans le sol pour trouver des conditions de vie convenables. Une telle migration a déjà été décrite par ANGELIER (1953) au sujet des *Niphargus* du psammon d'eau douce; les facteurs déterminants en sont cependant différents : cet auteur invoque en effet l'influence des variations thermiques du domaine interstitiel pour expliquer le déplacement vertical des jeunes Amphipodes, alors que, dans le cas présent, le même déplacement serait causé essentiellement par les variations du régime hydrologique propre à ce domaine.

Des recherches sur le fonctionnement annuel précis des biotopes permettront d'étayer ces hypothèses; d'autres études portant sur les éventuels cycles biologiques, le comportement et la physiologie des *Niphargus* épigés — peut-être différents de ce que l'on connaît pour les *Niphargus* véritablement cavernicoles — doivent également être entreprises pour compléter ces observations préliminaires.

RÉSUMÉ

La présence, parfois abondante, de *Niphargus longicaudatus rhenorhodanensis* est signalée dans trente stations forestières, réparties dans la plaine située au Nord et au Nord-Est de Lyon. Ces biotopes, de volume restreint, périodiquement asséchés, sont des fossés de drainage superficiel remplis de feuilles mortes sur fond argileux; quelques indications sont données sur les facteurs d'environnement, la flore et la faune associées. Ces stations sont vraisemblablement les exutoires du milieu aquatique hypogé voisin; les *Niphargus* y trouvent reconstituées les conditions physico-chimiques qui leur sont essentielles et qui permettent la prospérité épigée de ces Amphipodes souterrains.

Laboratoire de Zoologie Générale,
Faculté des Sciences, Lyon.

OUVRAGES CITÉS

- ANGELIER, E., 1953. — Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 90 (2) : 37-161.
- BALAZUC, J., 1954. — Les Amphipodes troglobies et phréatobies de la faune gallo-rhénane. In : CHAPPUIS, P.-A. et DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. : recherches sur les Crustacés souterrains (*Biospeologica* LXXIV, mém. X). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 91 (1) : 153-193.
- GINET, R., 1960. — Ecologie, éthologie et biologie de *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés hypogés). *Ann. Spéleo.*, 15 (1 et 2), 254 p., 5 pls.
- GINET, R., 1961. — Faune cavernicole du Jura Méridional et des Chaînes Subalpines dauphinoises. II : Contribution à la connaissance des Invertébrés. *Ann. Spéleo.*, 16 (3) : 303-325, 1 pl.
- GODON, J., 1913. — Les Crustacés Amphipodes des eaux douces de la région du Nord de la France. *Mém. Soc. Emul. Cambrai*, 67 : 38-53 (1^{re} partie).

- MESTROV, M., 1962. — Un nouveau milieu aquatique souterrain : le biotope hypotelminorhéique. *C.R. Acad. Sc.*, 254 (14) : 2677-2679.
- MÜLLER, G.W., 1914. — Ist *Niphargus puteanus* ein typischer Höhlenbewohner? *Zool. Anz.*, 43 : 418-423.
- REMY, P., 1924. — Les *Niphargus* des sources sont-ils des émigrés des nappes d'eau souterraines? *C.R. Cong. Soc. Sav. (Sciences)*, 418-421.
- SCHÄFERNA, K., 1933. — Ueber das Vorkommen von *Niphargus* im Teiche und in oberirdischen Lachen. *Verh. Int. Ver. Limnologie*, 6 : 323-324.

RÉSUMÉ

La présence parfois abondante de *Niphargus longicaudatus* et *Niphargus puteanus* est signalée dans trente stations forestières, réparties dans la plaine située au Nord et au Nord-Est de Lyon. Ces biotopes de volume restreint, périodiquement asséchés, sont des fossés de drainage superficiel remplis de feuilles mortes sur fond argileux; quelques infiltrations sont données sur les bords de ces stations. Ces stations sont généralement la flore et la faune associées. Les stations sont vraisemblablement les exutoires de milieu aquatique hypogée voisine; les *Niphargus* y trouvent vraisemblablement les conditions physico-chimiques qui leur sont essentielles et qui permettent la prosopité épigée de ces Amphipodes souterrains.

Laboratoire de Zoologie Générale,
Faculté des Sciences, Lyon.

OUVRAGES CITÉS

- ARONIAN, H. 1933. — Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des eaux souterraines. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 39 (2) : 37-161.
- BARRETT, J. 1934. — Les Amphipodes troglodytes et phréatiques de la France gallo-romaine. In : CHIFFOLEAU, P.-A. et DELARUE, H. (éditeurs), *Recherches sur les animaux souterrains* (Bibliothèque LXXIV, série XI), Arch. Zool. Exp. Gén., 39 (1) : 153-183.
- CHIFFOLEAU, P.-A. 1930. — Ecologie, éthologie et biologie des *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés) hypogés. *Ann. Zool.*, 12 (1 et 2), 201 p., 5 pl.
- CHIFFOLEAU, P.-A. 1931. — Faune cavernicole du tour Méditerranéen et des Alpes. *Subalgues dauphinoises. II : Contribution à la connaissance des Invertébrés*. *Ann. Zool.*, 12 (2) : 305-326, 1 pl.
- CHIFFOLEAU, P.-A. 1933. — Les Crustacés Amphipodes des eaux douces de la région du Nord de la France. *Mém. Soc. Zool. Cambrai*, 47 : 33-53 (1^{re} partie).

**BIOLOGIE DE LA LATENCE HIVERNALE
CHEZ *VIPERA ASPIS* L.**

par Raymond DUGUY

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS 313
INTRODUCTION 314

PREMIÈRE PARTIE

ÉCOLOGIE

INTRODUCTION 315
MATÉRIEL ET MÉTHODES 315
I. — ACTIVITÉ D'AUTOMNE.
Accouplements d'automne. — Entrée en hivernage 317
II. — LATENCE HIVERNALE.
Points d'hivernage. — Hivernage 324
III. — ACTIVITÉ DE PRINTEMPS.
Fin de l'hivernage. — Comportement de printemps 333
DISCUSSION DE LA PREMIÈRE PARTIE 346

DEUXIÈME PARTIE

PHYSIOLOGIE

INTRODUCTION 350
MATÉRIEL ET MÉTHODES 350
I. — FONCTION VENIMEUSE 352

II. — CYCLE SEXUEL ET ÉVOLUTION DES CORPS GRAS. Cycle sexuel des femelles. — Cycle sexuel des mâles. — Evolution des corps gras chez les femelles. — Evolution des corps gras chez les mâles	360
III. — HÉMATOLOGIE	369
IV. — GLANDES ENDOCRINES ET GLYCORÉGULATION. Hypophyse. — Thyroïde. — Surrénales. — Pancréas. — Glycorégulation	390
DISCUSSION DE LA SECONDE PARTIE	410
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	412
RÉSUMÉ	415
BIBLIOGRAPHIE	420

SOMMAIRE

.....	312
.....	314

PREMIÈRE PARTIE

ÉCOLOGIE

.....	315
.....	315
.....	317
.....	323
.....	323
.....	310

DEUXIÈME PARTIE

PHYSIOLOGIE

.....	350
.....	350
.....	352

AVANT-PROPOS

Qu'il me soit permis de remercier d'abord M. le Professeur Pierre-P. GRASSÉ, Membre de l'Institut, Professeur à la Sorbonne, qui a bien voulu accepter le sujet de cette thèse et en favoriser la réalisation en mettant à ma disposition les moyens de travail du Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à M. le Professeur F. BOURLIÈRE, de la Faculté de Médecine de Paris, qui, depuis ma thèse de Médecine, n'a cessé de suivre mes recherches avec beaucoup de bienveillance et auquel je dois la publication de ma thèse secondaire. A ce sujet, je dois remercier vivement M. le Professeur J. GUBÉ, du Muséum National d'Histoire Naturelle, qui a bien voulu me confier les documents nécessaires à ce travail et m'a toujours soutenu de ses encouragements.

Il m'est particulièrement agréable de témoigner ici ma gratitude à Hubert SAINT GIRONS, Maître de Recherches au C.N.R.S., auquel me lie une vieille amitié, née de travaux communs. L'hospitalité que j'ai trouvée dans son laboratoire, ainsi que les nombreux conseils, qui m'y ont été prodigués, ont contribué, pour une large part, à la réalisation de cette thèse.

Je ne saurais oublier M. M. GABE, Maître de Recherches au C.N.R.S., auquel je suis redevable de tant de judicieux conseils.

Que M. le Professeur R. AGID, de la Faculté des Sciences de Toulouse, M^{me} M. MARTOJA et M^{me} M.-C. SAINT GIRONS soient assurés de mes sentiments de gratitude pour la partie de ce travail effectuée grâce à leur sympathique collaboration.

INTRODUCTION

Depuis qu'il s'est trouvé des naturalistes pour regarder vivre les animaux dans la nature nous savons par leurs écrits que la biologie de certaines espèces subit, au cours de l'hiver, de profondes modifications. Chacun observe que de nombreux animaux disparaissent pendant la saison froide : la plupart des Insectes se chrysalident, de nombreux Oiseaux émigrent, et certains Mammifères s'engourdissent dans leurs terriers. Les Reptiles et les Amphibiens, qui restent plusieurs mois enfouis sous la terre, sont généralement comparés aux Mammifères hibernants. Avec le début du printemps les hibernants se réveillent pour reprendre leurs activités, et il vient tout naturellement à l'esprit d'expliquer ce fait en fonction de la température. Chez les Reptiles notamment, où la biologie est essentiellement liée à la thermorégulation, ce facteur semble d'autant plus important.

C'est dans ce sens que furent orientées nos premières recherches. Pendant une douzaine d'années nous avons observé les sorties de printemps de *Vipera aspis* dans l'ouest de la France, puis étudié les conditions de température de leurs abris pendant l'hiver. Mais les données fournies nous ont montré qu'il ne s'agissait là que d'un aspect du problème : il semble, en effet, que celui-ci n'ait jamais été approfondi en ce qui concerne les Reptiles, et qu'il reste encore de nombreux points à préciser avant de pouvoir fournir une interprétation du séjour de ces animaux dans leurs refuges d'hiver.

Jusqu'ici l'opinion admise était qu'il s'agissait d'un état de torpeur, et qu'un Serpent hiverne comme le fait un Lérot ou une *Marotte* : l'engourdissement des Vipères serait alors un sommeil hivernal véritable. Une autre hypothèse était à envisager : celle d'un arrêt de l'activité pendant la saison froide, mais sans sommeil hivernal véritable. En résumé, quelle formule devait-on employer : celle d'hibernation, sensu stricto, ou celle d'hivernage.

Pour pouvoir apporter une réponse à cette question il était indispensable de rechercher s'il existait des modifications de l'état physiologique des Vipères pendant les mois d'hiver. Mais, comme d'autre part nous ne possédions qu'excessivement peu de données sur le cycle annuel de *Vipera aspis*, il devenait nécessaire d'étudier les Vipères à toutes les périodes de l'année.

Tout ceci nous a donc amené à entreprendre l'étude du cycle annuel de *Vipera aspis*, mais en gardant à ce travail son but primitif : celui d'approfondir nos connaissances sur la vie des Serpents pendant la période de latence hivernale.

Les conditions dans lesquelles nous nous trouvons, particulièrement favorables pour l'écologie, ne nous permettaient pas d'effectuer seul l'étude histologique des glandes endocrines, et les dosages biochimiques nécessaires. Cette partie du travail a été affectuée en collaboration avec le Docteur R. AGID (*glycorégulation*), M. MARTOJA-PIERSON (*surrénales*) et M. H. SAINT GIRONS (*hypophyse, thyroïde, pancréas*).

PREMIÈRE PARTIE

ÉCOLOGIE

INTRODUCTION

L'écologie des Reptiles au cours de leur latence hivernale n'est connue que de manière très fragmentaire. Les études qui en ont été faites jusqu'ici concernent surtout les Serpents d'Amérique et fournissent des données sur les points d'hivernage avec quelques précisions sur les températures : BAILEY (1949), CARPENTER (1953), COHEN (1948), COWLES (1941), CRIDDLE (1937), KLAUBER (1956), WOODBURY (1954), etc... Les observations sur les Serpents d'Europe sont beaucoup plus rares : ORMSBY (1950), ROLLINAT (1891-1931), SMITH (1951), VIAUD-GRAND-MARAIS (1867). Cependant les travaux de VOLSOE (1944), sur *Vipera berus* au Danemark, et de SAINT GIRONS (1952), sur *Vipera aspis* en France, ont mis en valeur les différents facteurs écologiques de la latence hivernale.

Nous avons limité nos recherches, pour la partie écologique de ce travail, à la période d'inactivité des Vipères : la latence hivernale. Cependant, pour pouvoir interpréter les observations effectuées à cette époque de l'année, il nous a semblé indispensable d'étudier les passages d'un état à l'autre, en automne et au printemps. Ces deux époques de transition ont fait l'objet de chapitres distincts, sous les termes de « comportement de printemps » et d' « activité d'automne ».

Nos observations ont été effectuées dans une région située à 40 km au sud-est de Nantes. Cette partie du Bocage Vendéen se caractérise par de nombreuses haies très épaisses, morcelant les cultures, et de petites vallées étroites aux pentes recouvertes de taillis. C'est le biotope type de *Vipera aspis*, et l'une des régions de France où elle atteint sa plus grande densité. Le climat est tempéré humide, sous l'influence océanique, avec vents d'ouest dominants. On note cependant des amplitudes thermiques plus marquées que dans la région de Nantes du fait de l'altitude qui dépasse généralement 100 mètres.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données d'écologie de ce travail ont été fournies par des observations de *Vipera aspis* à l'état sauvage, à l'exclusion de tout sujet en cage, ou même en terrarium. Les Vipères dont il s'agit ont été observées, et capturées dans la plupart des cas, au cours de chasses personnelles de 1949 à 1960 : pendant cette période environ 2 000 Reptiles, dont 1 650 Vipères furent observées dans la nature. La longue pratique de nos terrains de chasse nous a permis de choisir deux biotopes types pour y effectuer des mesures de température :

— le premier était un talus couvert de 150 m de long, axé est-ouest, en bordure de prairie;

— le second était constitué par une petite vallée de 600 m de long, et de 50 m de largeur moyenne; l'un des versants, orienté au sud-est, abritait une population très dense que nous avons estimée de l'ordre de 250 Vipères.

Chaque observation de Reptile — comportant l'espèce, le sexe, l'âge et le mode d'activité — était accompagnée par celle de l'heure, de l'inso-lation, des précipitations, de la direction et de la force du vent, de la température de l'air, et de celle du substratum au soleil. La température vraie de l'air était mesurée au thermomètre fronde à 2 m de hauteur, et à 2 m de haies. Celle du substratum au soleil était obtenue au moyen d'un thermomètre tige (non coloré) posé sur le sol au voisinage des points de sorties. Chez un certain nombre de Vipères adultes, nous avons noté la température rectale en introduisant l'extrémité d'un thermomètre tige dans le cloaque de l'animal.

Pendant trois hivers consécutifs (1956-57, 1957-58, 1958-59) les températures hebdomadaires de plusieurs abris, choisis dans les deux biotopes définis précédemment, ont été notées de la fin d'octobre à la fin de mars. Le relevé était effectué entre 12 h et 14 h, et nous pouvons considérer ces températures comme des maxima diurnes. Les refuges étaient constitués par de vieilles souches situées près des points d'hivernage les plus typiques. Un tube métallique, introduit à travers le bois pourri, atteignait le niveau du sol entre les racines de la souche; son extrémité supérieure était fermée par un bouchon, puis recouverte de terreau. En choisissant des souches de différentes grosseurs nous avons obtenu des profondeurs de 0,20 à 0,50 m. La température était notée en laissant descendre un thermomètre tige, tenu par un fil, à l'intérieur du tube; le bouchon n'était enlevé que quelques secondes pour l'entrée et la sortie du thermomètre. La mesure des maxima et des minima hebdomadaires s'effectuait en enfouissant un thermomètre à maxima et minima sous une souche, à 0,30 m de profondeur, environ. Dans le même biotope nous avons également noté les variations hebdomadaires des températures observées sous une grosse pierre; cette dernière mesure n'ayant d'ailleurs de valeur qu'à titre de comparaison, puisque un abri superficiel ne sert généralement pas de refuge à une Vipère au cours de sa latence hivernale.

CHAPITRE PREMIER

ACTIVITÉ D'AUTOMNE

L'activité d'automne de *Vipera aspis* présente un intérêt particulier pour deux raisons : d'abord parce qu'il s'agit de la période précédant l'hivernage et qu'il est indispensable d'étudier les facteurs écologiques qui la conditionnent; mais aussi en raison de l'existence d'une activité sexuelle en automne qui n'a été que très peu étudiée jusqu'ici chez *V. aspis*.

1. ACCOUPLEMENTS D'AUTOMNE

On sait, de fort longue date, que les Serpents s'accouplent au printemps, mais l'existence d'une seconde période d'accouplements, en automne, est restée ignorée très longtemps. Les premières observations précises sur ce point sont celles de ROLLINAT (1898) : elles décrivent l'accouplement d'automne de *Natrix viperinus* et de *Coronnella austriaca*. Chez *Natrix natrix* il a été signalé, en France, par D'ABADIE (1928); en Angleterre, BOLAM (1922) et LESTER (1949) l'ont observé chez des Couleuvres en captivité. L'accouplement d'automne de *Vipera berus* a été cité par SCHREIBER (1912), et BOULENGER (1913); VOLSOE (1944), par contre, ne l'a pas observé au Danemark. En France, aucune observation n'en a été faite mais, selon SAINT GIRONS (*in litt.*) il est infiniment probable dans les régions méridionales de l'aire de dispersion de *Vipera berus*. Quant à celui de *Vipera aspis*, longtemps ROLLINAT le mit en doute, et il ne se rendit à l'évidence qu'avec la première observation qui en fut publiée par son ami D'ABADIE (1928). Depuis, les travaux de SAINT GIRONS (1949-1951) ont apporté de nouvelles données sur les mœurs nuptiales des Vipères, aussi avons-nous pu nous dispenser de décrire le comportement sexuel de *Vipera aspis*.

Le début de la période d'activité sexuelle automnale est marquée, généralement vers la fin de septembre, par une nette augmentation du nombre des Vipères sorties. Dans les localités à forte densité de population on peut observer alors la formation de groupements qui relèvent de deux facteurs : l'un d'ordre écologique (biotopes particulièrement bien exposés); l'autre lié à l'activité sexuelle des mâles qui commencent à effectuer de petits déplacements (de l'ordre de quelques dizaines de mètres). Il se produit assez fré-

quemment, à cette époque, des « boules de Vipères » qui sont composées, à l'origine, d'un couple en préliminaires d'accouplement sur lequel vient se grouper une quantité plus ou moins grande de mâles. VIAUD-GRAND-MARAIS (1867) rapporte l'observation d'un groupement de ce genre, en septembre, qui contenait 17 Vipères aspic. En automne on assiste assez rarement à des luttes de mâles : nous rappellerons simplement qu'il s'agit d'une poursuite entre deux mâles qui s'enlacent en ayant l'air plus de danser que de lutter. Nous en avons noté le 1^{er} octobre, et SMITH (1951) en cite une observation chez *Vipera berus* dans le Surrey, au début d'octobre.

Nous avons toujours observé les accouplements dans la première quinzaine d'octobre; plusieurs années, nous en avons noté le 5 octobre : il est à remarquer que cette date est comparable à celle à laquelle fut faite la première observation de l'accouplement d'automne de *Vipera aspis* (D'ABADIE, 2 oct. 1928). Il existe aussi une autre courte période, entre le 10 et le 15 octobre, pendant laquelle les accouplements ont tendance à se produire (fig. 1). Nous

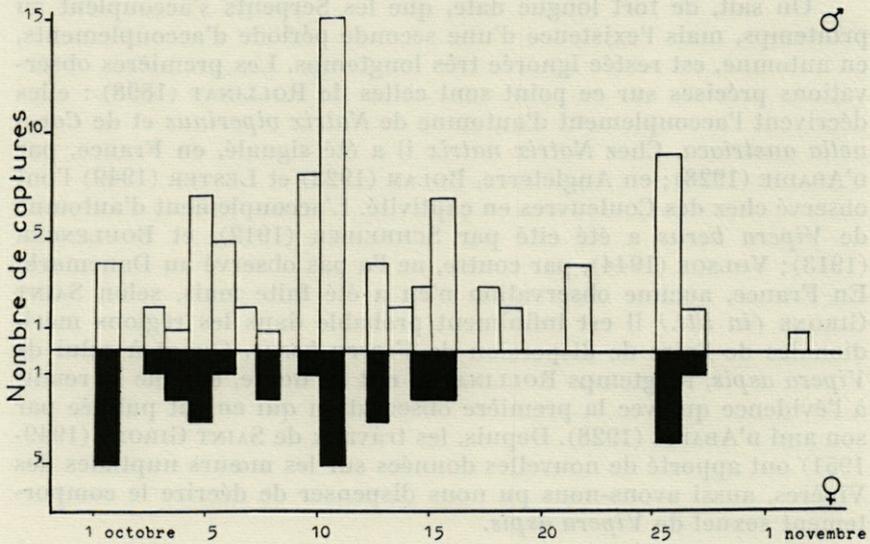


Fig. 1. — Captures de *V. aspis* en octobre. Total : 114 (7 années). En abscisses : dates des captures. En ordonnées : nombre de Vipères capturées.

devons signaler que le cycle reproductif de *Vipera aspis* est biennal (dans la région où ont été faites les observations), et que les femelles qui viennent de pondre au début de septembre ne s'accouplent pas cet automne-là. En pratique, on peut admettre que, lorsque l'au-

tomne présente des conditions normales de température, la seconde période d'activité sexuelle des Vipères s'étend sur environ trois semaines, de la fin de septembre à la mi-octobre. Mais ceci n'est valable qu'au sud de la Loire : les observations de SAINT GIRONS, ainsi que celles que nous avons recueillies personnellement, montrent un très net décalage de dates. L'activité sexuelle se fait sentir dès le début de septembre; les accouplements ont lieu généralement dans la deuxième quinzaine de ce mois, mais nous en avons noté dès le 8 septembre, soit environ un mois avant la date moyenne de ceux du sud de la Loire. La fin de cette période d'activité sexuelle se situe au début d'octobre, en général. Il existe donc une avance de près d'un mois entre les localités étudiées au sud et au nord de la Loire, distantes de 80 km seulement. Les Vipères de l'habitat nord sont à la limite de leur aire de répartition et, par conséquent, dans des conditions écologiques nettement défavorables par rapport à celles de l'habitat sud. Aussi le facteur climatique devient-il essentiel dans la détermination des accouplements d'automne : ceux-ci ne peuvent se produire que lorsque les mois d'août et de septembre ont des conditions de température, et surtout d'insolation, normales. Quant aux années qui présentent un déficit thermique à cette époque, elles effacent toute activité sexuelle d'automne.

A ce sujet, nous devons mentionner l'année 1958, caractérisée par un été exceptionnellement humide, qui modifia profondément l'activité des Vipères, même dans les localités au sud de la Loire. Il est évident, en effet, que de longues périodes pluvieuses au cours de l'été condamnent les Vipères à des séjours prolongés dans leurs abris. Si cette inactivité forcée n'a que relativement peu d'importance pour les mâles, elle modifie au contraire très notablement le cycle des femelles. A partir de juin, ces dernières ont en effet besoin d'une insolation importante et régulière pendant leur gestation : celle-ci se prolonge en fonction directe du déficit thermique. Le comportement des femelles fut modifié de façon caractéristique, au cours de l'été 1958, par cette recherche de l'insolation. Nous avons observé le 18 août deux femelles enroulées l'une sur l'autre pour essayer de profiter d'une petite place d'insolation, malgré un rayonnement direct très faible (temps pluvieux). Ces groupements écologiques de femelles persistèrent jusqu'au mois d'octobre, et nous avons observé jusqu'à trois femelles enroulées les unes sur les autres dans une haie où les places d'insolation étaient rares (17 octobre). Des groupements écologiques de femelles gestantes ont été signalés chez d'autres Vipéridés : FINNERAN (1953) mentionne la fréquence, lors de la gestation en juillet et en août, de petits groupes de femelles de Mocassin (*Agkistrodon contortrix mokeson*), le plus souvent deux ou trois individus, mais quelquefois jusqu'à neuf ensemble.

En 1958, les premières pontes n'eurent lieu que le 6 octobre; une seconde période de pontes, un peu plus nombreuses, eut lieu vers le 17. A ce moment s'observaient encore des groupements : nous avons vu le 16 octobre, en bordure de haie, un groupe de deux femelles dont l'une était en train de pondre. Quant aux femelles dont la gestation n'était pas à terme à cette date, elles furent contraintes à regagner, gestantes, leurs refuges d'hivernage; nous reviendrons sur leur cas dans la partie physiologique de ce travail.

L'occurrence de conditions climatiques aussi défavorables est assez rare mais nous avons trouvé, dans les notes de ROLLINAT, la mention d'un cas semblable en 1910. Ses observations mentionnent, en effet, que les femelles étaient gestantes, pour la plupart, au milieu et à la fin d'octobre; de rares pontes eurent lieu vers le 18 octobre.

La période automnale d'accouplement est donc étroitement liée à un facteur écologique : elle existe, ou n'existe pas, suivant que les conditions climatiques sont normales ou défavorables. Dans le cas des Vipères à la limite nord de leur aire de répartition elle est encore beaucoup plus irrégulière, malgré les manifestations plus précoces de l'activité sexuelle d'automne.

2. ENTRÉE EN HIVERNAGE

On peut considérer qu'à partir de la mi-octobre, dans les années normales, l'activité sexuelle disparaît peu à peu et se termine bien avant que les sorties ne cessent complètement; les Vipères continuent en effet à sortir chaque fois que la température le permet pendant la seconde quinzaine d'octobre. Elles chassent et mangent encore à cette époque, et toutes les Vipères que l'on capture alors, sauf les post-parturientes, ont des corps gras volumineux. Lors des derniers beaux jours de fin d'octobre la diminution de la température et de l'insolation gêne beaucoup la digestion : les animaux cessent alors de se nourrir et leurs sorties sont simplement destinées à assurer leur thermorégulation. Nous avons observé la formation de petits groupements, soit 2 mâles, soit mâle et femelle, enroulés ensemble : le facteur sexuel est ici hors de cause, et il s'agit d'un facteur écologique de groupement qui rassemble plusieurs animaux en des places favorables.

Dans le but de montrer la différence d'activité en automne, suivant le sexe, nous avons figuré les captures faites en octobre pendant 7 années, en y notant les mâles et les femelles (fig. 1). Les données fournies montrent que, sur l'ensemble des captures, il se trouve environ 1/4 de femelles et 3/4 de mâles (28 % et 72 %); par contre, les observations notées en 1958 (fig. 2) traduisent un pourcentage nettement plus élevé pour les femelles : 53 % et seulement

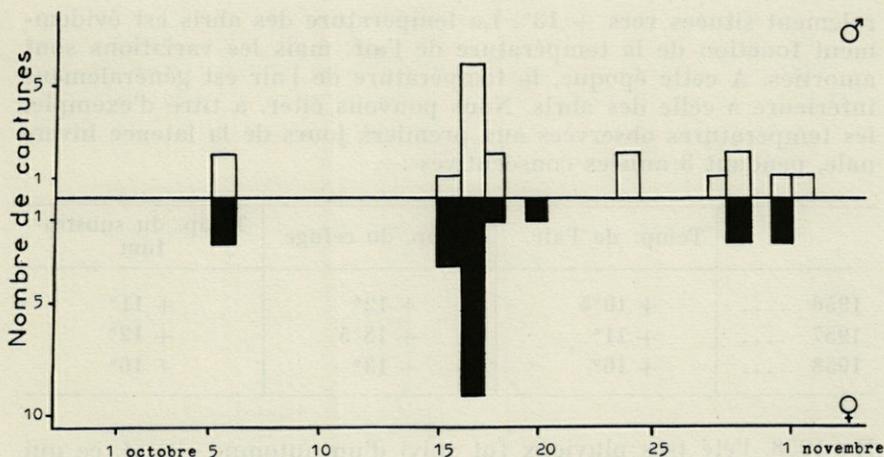


Fig. 2. — Captures de *V. aspis* en octobre 1958. Total : 38. En abscisses : dates des captures. En ordonnées : nombre de Vipères capturées.

47 % de mâles. Ces résultats s'expliquent d'ailleurs parfaitement en raison de l'été pluvieux de 1958 qui retarda tellement les gestations que les femelles furent obligées de sortir le plus possible en octobre pour essayer de les mener à terme.

Un autre fait, qui peut être considéré comme une règle presque absolue, doit être souligné : les toutes dernières Vipères sorties sont uniquement des mâles. De tout ceci nous pouvons donc déduire qu'en octobre les mâles présentent une activité nettement plus importante, et plus prolongée, que celle des femelles.

En pratique, on peut admettre le 1^{er} novembre comme date limite d'activité chez *Vipera aspis*. Cette date, déjà mentionnée par VIAUD-GRAND-MARAIS (1867) pour les Vipères de Vendée et de Loire-Atlantique, est également valable pour les localités du nord de la Loire (SAINT GIRONS). Elle est la même pour *Vipera berus*, aussi bien en Angleterre (SMITH, 1951), qu'au Danemark (VOLSOE, 1944). Quant aux Couleuvres les plus communes dans l'ouest de la France, *Natrix natrix*, *Natrix maura*, et *Coronella austriaca*, nous avons remarqué qu'elles disparaissent à peu près en même temps que les Vipères, fait mentionné également par ROLLINAT dans l'Indre. Cependant il est à noter que toute période de pluie ou de froid, survenant à partir du 20 octobre, provoque toujours le début de l'hivernage et que, même s'il se produit peu après une période favorable, les Vipères restent malgré tout dans leurs abris.

Au début de novembre nous avons toujours observé, à l'intérieur des refuges, des températures supérieures à + 10°, et géné-

ralement situées vers $+ 13^{\circ}$. La température des abris est évidemment fonction de la température de l'air, mais les variations sont amorties. A cette époque, la température de l'air est généralement inférieure à celle des abris. Nous pouvons citer, à titre d'exemple, les températures observées aux premiers jours de la latence hivernale, pendant 3 années consécutives :

	Temp. de l'air	Temp. du refuge	Temp. du substratum
1956	+ 10°5	+ 12°	+ 11°
1957	+ 11°	+ 13°5	+ 12°
1958	+ 16°	+ 13°	+ 16°

En 1958, l'été très pluvieux fut suivi d'un automne chaud, ce qui explique la température de l'air, anormalement élevée pour cette date.

La température du substratum non couvert varie surtout en fonction de l'insolation; lorsque celle-ci est nulle, ou très faible, la surface du sol est à une température égale, ou très légèrement supérieure à celle de l'air. Ceci explique qu'en été, lorsque la température de l'air se situe entre $+ 20^{\circ}$ et $+ 30^{\circ}$, l'insolation n'est pas indispensable à l'activité de *Vipera aspis* : il suffit d'une température du substratum comprise entre $+ 22^{\circ}$ et $+ 30^{\circ}$ pour que les sorties aient toujours lieu (SAINT GIRONS, 1952 et observations personnelles).

Selon VOLSOE (1944) l'entrée en hivernage chez *Vipera berus*, au Danemark, aurait lieu lorsque la température est inférieure à $+ 8^{\circ}$. Mais la comparaison avec *V. aspis* est rendue difficile du fait de la sensibilité thermique légèrement différente chez ces deux espèces :

V. berus :

Optimum thermique $+ 26^{\circ},5$; Minimum volont. toléré $+ 10^{\circ}$;

V. aspis :

Optimum thermique $+ 29^{\circ}$; Minimum volont. toléré $+ 11^{\circ}$.

Les données fournies par SAINT GIRONS (1952) sur les Vipères du nord de la Loire montrent que la latence hivernale commence lorsque la température devient inférieure au minimum volontairement toléré à cette époque. Cette température correspond à la température minima à laquelle les animaux peuvent être observés sortant de leurs abris. Mais elle n'est pas suffisante pour que les Vipères

res restent volontairement dehors : elles ne peuvent le faire que si la température maxima diurne du substratum atteint $+ 25^{\circ}$, sous l'influence directe du rayonnement solaire.

L'ensemble des observations que nous avons faites sur *Vipera aspis* à l'état sauvage nous incitent à croire que la température des abris n'a que très peu d'influence sur la détermination de l'entrée en hivernage : celle-ci semble liée essentiellement à la température du substratum au soleil. Lorsque la température maxima diurne de celui-ci n'atteint pas $+ 25^{\circ}$ les Vipères restent dans leurs abris. Il s'agit donc, non pas d'une impossibilité à se mouvoir hors des refuges, puisqu'à cette date la température y est toujours supérieure ($+ 13^{\circ}$, en moyenne) à celle du minimum volontairement toléré ($+ 11^{\circ}$), mais d'un refus de rester exposées à l'extérieur à des températures trop éloignées de l'optimum ($+ 29^{\circ}$).

L'ensemble de ces faits tend à prouver que l'insolation demeure, en définitive, le facteur écologique principal de la fin d'activité chez *Vipera aspis*. La diminution ou l'absence d'insolation, en automne, a pour conséquence directe un abaissement de la température du substratum, qui ne permet plus une digestion ni une thermorégulation normales. Dès lors, les sorties ne sont plus possibles et la persistance de ces conditions pendant quelques jours amène le début de la latence hivernale.

CHAPITRE II

LATENCE HIVERNALE

1. POINTS D'HIVERNAGE

Les observations les plus nombreuses sur les points d'hivernage chez les Reptiles ont été faites sur la faune d'Amérique du nord. Les groupements de Serpents et d'Amphibiens, dans des abris communs, y sont fréquents pendant l'hiver : CARPENTER (1953), COWLES (1941), LACHNER (1952), NEILL (1948). Il se produit aussi, assez fréquemment, des rassemblements de Colubridés de plusieurs espèces : BAILEY (1949), COHEN (1948), HAMILTON (1947), OWENS (1949), SCHRÖDER (1950). Le cas le plus marquant en a été rapporté par CRIDDLE (1937) : il s'agit d'une grande fourmière abandonnée dont les galeries abritaient 257 Couleuvres (9 *Thamnophis radix*, 101 *Storeria occipitomaculata*, 148 *Opheodris aestivus*). Cette colonie de Couleuvres était répartie à diverses profondeurs, jusqu'à 1 m 20, et les sujets qui se trouvaient à ce niveau avaient le corps partiellement dans l'eau. Les refuges d'hiver des Crotales ont fait l'objet de nombreuses investigations : GLOYD (1946), KLAUBER (1956), MALL (1929), VETAS et WOODBURY (1951), WOOD (1944), WOODBURY et PARKER (1956). Il existe en effet, chez les Crotales, une migration d'automne vers les lieux d'hivernage, qui rend possible le marquage des Serpents. Les données recueillies ont prouvé qu'il existait un retour des mêmes Serpents aux mêmes lieux d'hivernage chaque année, avec des migrations de 1 à 2 miles (généralement moins d'un mile).

Ces observations, concernant des biotopes très différents de ceux que fréquente *Vipera aspis*, ne peuvent être utilisées qu'à titre de comparaison avec le mode d'hivernage des Serpents d'Europe, sur lequel les publications sont rares. Les faits mentionnés par différents auteurs montrent que la cohabitation de Reptiles et d'Amphibiens s'observe fréquemment. Au Danemark, VOLSOE cite des agglomérations composées de *Vipera berus*, *Anguis fragilis*, *Lacerta vivipara*, et *Bufo vulgaris*, contenant une centaine de sujets. Ses observations tendent à prouver que *V. berus* hiverne seule lorsqu'elle se trouve dans des abris de faible profondeur (0 m 25 à 0 m 50), mais qu'on observe des groupements (jusqu'à 24 Vipères) lorsqu'il s'agit de lieux d'hivernage plus profonds (0 m 50 à 1 m 25). Dans le premier cas les refuges sont situés, le plus souvent, sous

des racines de bruyère; dans le second, il s'agit presque toujours de cavités à l'intérieur d'un talus. Chez *V. berus* une observation semblable a été faite, en Angleterre, par SERVICE (1902) : la cavité d'hivernage se trouvait à 2 m 40 de profondeur et contenait 40 Vipères ainsi qu'une dizaine de Crapauds et de Lézards.

Très peu d'auteurs ont apporté des précisions sur l'hivernage des Serpents de la faune de France. Cependant, une observation de groupement d'hivernage très important est rapportée par Marie PHISALIX (1940) citant des faits relatés par le Docteur MABEUF : au cours de l'hiver 1898-1899 une tranchée destinée au chemin de fer, ouverte près du Mont-Dore, fit découvrir plusieurs centaines de Serpents sur une distance de 30 ou 40 m, ainsi qu'une source chaude (47°) située juste au-dessous. Cette circonstance particulière rend délicate l'interprétation de cette observation; on ne peut affirmer, en effet, que la proximité d'une source chaude constitue, en soi, un facteur de groupement pendant l'hiver, ni qu'elle puisse offrir de meilleures conditions pour la période d'hivernage, puisque l'on sait qu'en captivité les Serpents gardés en cage chauffée, au lieu d'être mis en hivernage, meurent généralement peu après leur reprise d'activité de printemps.

Les abris d'hivernage sont, le plus souvent, beaucoup plus réduits : ROLLINAT cite le cas d'une *V. aspis* femelle trouvée avec une *Natrix maura* femelle, dans un trou en terre; SAINT GIRONS celui d'une Vipère hivernant dans un terrier de *Lacerta viridis*, sous un rocher au milieu d'une lande.

Chez *V. aspis* à l'état sauvage dans une région de bocage, les refuges d'hiver sont évidemment nombreux, et varient suivant les points du biotope fréquenté. Nos observations dans la nature nous ont amené à distinguer schématiquement deux types d'habitat : les talus couverts, et les bordures de côteaux.

A. Les talus couverts

Dans le bocage vendéen ce sont des haies larges de 3 m environ, très épaisses, plantées sur un petit talus; les abris d'hivernage sont obligatoirement situés sur les versants exposés au sud. Les observations que nous avons pu faire, au moment de l'arrachage des haies, au cours de l'hiver, nous ont montré que, dans la majorité des cas, les cavités d'hivernage se trouvaient sous des souches de vieux arbres (chêne en général). Une observation faite dans une localité voisine, et bien que fort ancienne (VIAUD-GRAND-MARAIS, 1867), montre la nette préférence des Vipères pour ce type d'abri : 104 Vipères aspic déterrées pendant l'hiver se trouvaient toutes sous des souches, enroulées séparément même lorsque plusieurs étaient groupées. Les terriers des petits Mammifères (Musaraigne,

Lérot, Mulot, Campagnol) semblent beaucoup moins fréquemment choisis comme abris d'hiver. La profondeur des refuges, terriers ou souches situés dans les talus couverts, est assez faible et varie de 0 m 20 à 0 m 50. Les abris peu profonds sont utilisés indifféremment en été et en hiver, mais par une Vipère seulement : celle-ci hiverne donc sur son domaine, ce qui confirme les données de VOLSOE sur *V. berus*. Les cavités plus profondes (0 m 40, en moyenne) sont plus vastes et surtout possèdent de multiples entrées qui peuvent couvrir une surface de plusieurs mètres carrés au niveau du sol : il se produit alors un phénomène de drainage des Serpents, en surface, qui aboutit à un groupement au fond de la cavité d'hivernage. Dans ce cas, le point d'hivernage est commun à plusieurs domaines.

B. *Les bordures de côteaux*

Dans les versants des côteaux exposés au sud se rencontrent évidemment des abris analogues à ceux des talus couverts, mais on peut y trouver également des refuges beaucoup plus importants. Il s'agit, soit de grands terriers (Renard, Blaireau), soit de cavités naturelles situées sous des éboulis pierreux, qui offrent aux Reptiles des cavités assez vastes à un ou deux mètres de profondeur. Plusieurs dizaines d'individus peuvent venir y effectuer leur latence hivernale et, très souvent, les Serpents et les Amphibiens s'y trouvent mélangés, comme l'ont déjà signalé VOLSOE et SERVICE. Nous devons constater qu'il s'agit alors d'un mode d'hivernage nettement différent de celui que nous avons vu jusqu'ici. En effet, si nous pouvons admettre que deux ou trois Vipères hivernent sous la même souche, lorsque celle-ci se trouve en un point où leurs domaines respectifs se chevauchent, il est impossible par contre d'admettre qu'un éboulis, par exemple, où hivernent plusieurs dizaines de Vipères, soit commun à chacun de leurs domaines. Il faut donc admettre qu'elles se sont déplacées, et rien ne s'oppose à croire qu'il se produit une migration d'automne, analogue à celle que nous connaissons chez les Crotales. Chez *V. aspis* ces déplacements s'effectuent certainement sur de faibles distances, et nos observations nous permettent de penser qu'ils ne doivent guère dépasser 100 m. Toutefois, en l'absence de données qui ne peuvent être fournies que par des marquages, il n'est pas possible de certifier que, chaque hiver, les mêmes Vipères retournent aux mêmes abris; cette hypothèse est cependant la plus vraisemblable.

En définitive, le mode d'hivernage de *V. aspis* semble surtout dépendre du biotope fréquenté. Nous pouvons, arbitrairement, en définir trois types principaux :

1) Abris de faible profondeur : constitués par de petits terriers ou des souches, à 0,30 m environ, où l'hivernage se fait isolément.

C'est la règle dans toutes les localités où les Vipères sont peu nombreuses.

2) Abris de moyenne profondeur : situés à 0,40 m, en moyenne, dans des terriers ou des grosses souches. Les Vipères y passent l'hiver soit isolément, soit en petits groupes (quelques unités). C'est ce qui se produit le plus souvent dans les talus couverts.

3) Refuges profonds : on les trouve à des profondeurs de un ou deux mètres et ils contiennent toujours une quantité plus ou moins grande de Reptiles et d'Amphibiens; ces groupements se sont produits à la suite de migrations, ou tout au moins de déplacements en automne.

Pendant la latence hivernale, un facteur écologique de groupement peut donc exister. Dans le cas des Vipères qui adoptent ce mode d'hivernage, les refuges d'hiver sont situés hors de leurs domaines, mais font partie de leur « espace vital », si l'on en adopte cette définition : « ensemble de l'espace nécessaire à un animal pour effectuer son cycle annuel » (SAINT GIRONS, 1959).

Il nous semblerait logique d'employer le terme de « refuge, ou abri d'hivernage » pour les deux premiers modes définis ci-dessus. Dans ces deux cas, en effet, les Vipères hivernent sans quitter leurs domaines et peuvent utiliser indifféremment leurs abris pendant la période d'activité, ou pendant la latence hivernale.

L'expression de « lieux d'hivernage » pourrait être réservée au cas où une Vipère se déplace hors de son domaine vers un point défini de son espace vital, pour y effectuer sa latence hivernale.

2. HIVERNAGE

Les variations de température à l'intérieur des abris d'hivernage, situés dans la nature, ont été étudiées suivant les techniques exposées précédemment, au cours de trois hivers consécutifs : 1956-57, 1957-58, 1958-59. Il n'est évidemment pas possible de donner ici l'ensemble de ces résultats, aussi avons-nous volontairement simplifié la figure 3 pour représenter les variations de température des abris pendant l'hiver. Nous n'y avons fait figurer que la moyenne des températures notées simultanément dans les quatre abris choisis, pour schématiser l'ensemble des données.

Les courbes obtenues font apparaître une constance annuelle des variations, au cours de l'hivernage, qui se caractérisent par :

1) une diminution progressive de la température moyenne des abris, au cours du mois de novembre. Au début du mois elle se situe à $+ 13^{\circ}$, environ, et à la fin du mois à $+ 7^{\circ}5$;

2) un palier, pendant les mois de décembre et de janvier, au cours desquels la température oscille autour de $+ 7^{\circ}5$;

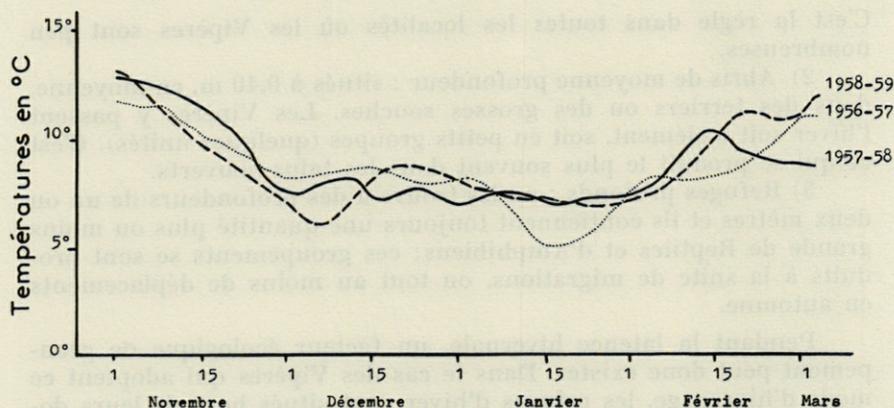


Fig. 3. — Variations des températures maxima diurnes des abris pendant l'hivernage. Moyenne des températures notées simultanément dans 4 abris, entre 0,20 m et 0,40 m de profondeur. En ordonnées : températures en °C. En abscisses : dates.

3) une augmentation en février, qui ramène plus ou moins rapidement la température vers $+ 10^{\circ}$ à la fin de ce mois.

Ces données ne permettaient cependant pas de connaître les écarts extrêmes de température auxquels étaient soumises les Vipères, au cours de leur latence hivernale. Aussi avons-nous été amenés à rechercher les variations des minima et des maxima hebdomadaires, en prenant comme exemple un abri de 0,30 m, situé sous une souche (fig. 4). L'examen des résultats obtenus pendant l'hiver

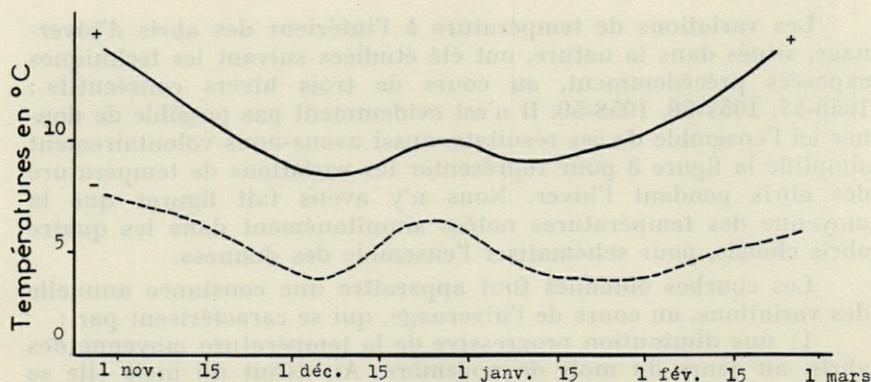


Fig. 4. — Variations des écarts entre les maxima (+) et les minima (—) dans un abri à 0,30 m de profondeur (hiver 1958-1959). En ordonnées : températures en °C. En abscisses : dates.

1958-59 nous montre que :

1) l'écart moyen des maxima et des minima, au cours de la période d'hivernage, est de 6° environ;

2) les variations les plus fortes s'observent au début de l'hiver (7° en nov.), et surtout en fin d'hiver (8° en fév.). A cette époque, les conditions de température sont, en effet, extrêmement variables : il survient encore de fortes gelées nocturnes, mais aussi des journées d'insolation continue;

3) pendant les mois de décembre et de janvier, la valeur moyenne de l'écart est de 5°. La valeur la plus faible (4°) s'observe au moment de longues périodes pluvieuses;

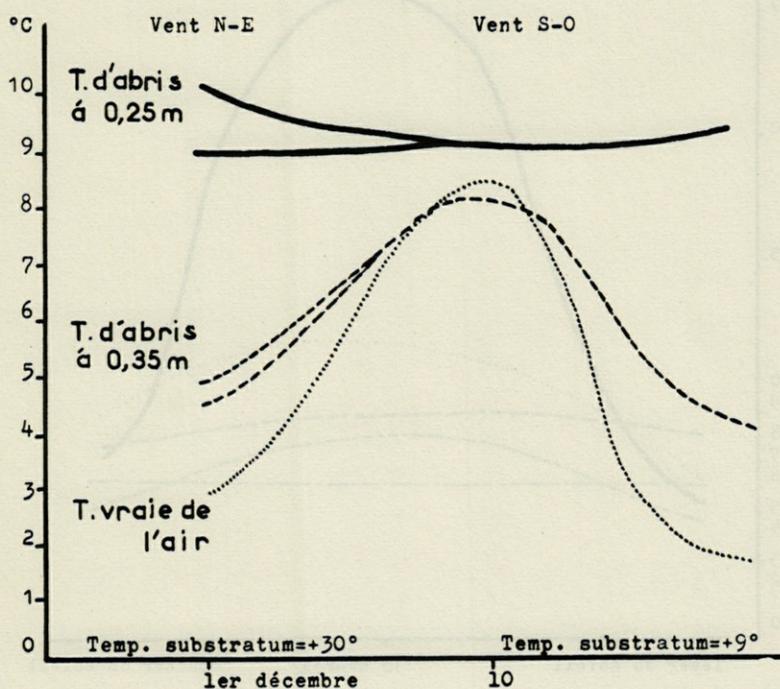


Fig. 5. — Variations des températures des abris suivant deux types de temps, en décembre 1957. En ordonnées : températures en degré C. En abscisses : dates. Température vraie de l'air :; T. d'abris à 0,25 m : ———; T. d'abris à 0,35 m : - - - -.

4) la température maxima absolue a été atteinte le 27 déc., par temps pluvieux : + 11°; la température maxima de l'air était de + 12°. La température minima absolue a été observée le 6 déc. par forte gelée : + 4°; la température minima de l'air était de — 5°.

Les conditions de température à l'intérieur des abris varient, au cours de l'hiver, en fonction de deux facteurs principaux : la température vraie de l'air, et l'insolation (rayonnement solaire direct). Dans le but d'en simplifier l'explication, nous prendrons comme exemple la période du 1^{er} au 10 décembre 1957 (fig. 5). Nous trouvons successivement, pendant cette période, les deux types de conditions climatiques d'hiver :

1^{er} décembre : vent de nord-est froid et sec; insolation continue, après forte gelée nocturne; température maxima diurne de l'air :

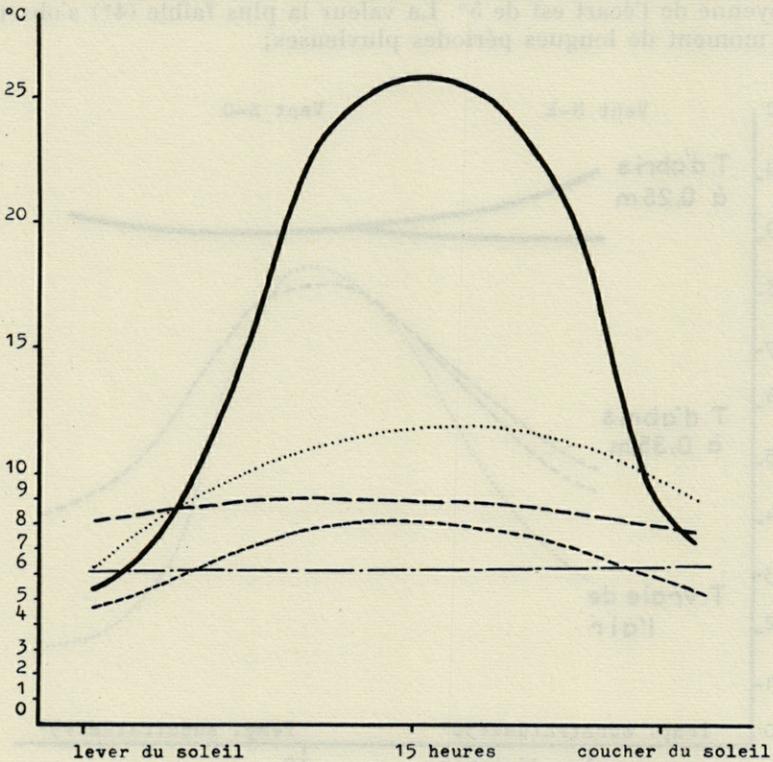


Fig. 6. — Variations des températures diurnes de plusieurs types d'abris, du lever au coucher du soleil le 29 décembre 1957. Insolation continue, vent de sud faible. En ordonnées : températures en degré C. En abscisses : heures. T. vraie de l'air : -----; T. du substratum au soleil : ———; T. d'un abri à 0,35 m : —.—.—; T. d'un abri à 0,25 m : ————; T. sous une pierre à la surface du sol

+ 3°. Le substratum au point de sortie de l'abri, exposé au sud, se trouve complètement abrité du vent, et la température maxima diurne y atteint + 30°. Les abris ont des températures variables

suivant leur profondeur : à 0,35 m la température maxima diurne est de $+4^{\circ}7$ (moyenne de deux abris); à 0,25 m la température maxima diurne est de $+9^{\circ}5$ (moyenne de deux abris).

10 décembre : vent de sud-ouest humide et tiède; insolation nulle, pluie continuelle; température maxima diurne de l'air : $+8^{\circ}5$. Le substratum au point de sortie de l'abri se trouve balayé par le vent de sud-ouest, et sa température est voisine de celle de l'air ($+9^{\circ}$). Les abris montrent peu de différence de température : $+8$ à 0,35 m et $+9^{\circ}$ à 0,25 m.

Nous avons représenté, dans la figure 6, les variations diurnes de ces différentes températures, sous l'influence d'une journée d'insolation continue avec vent de sud faible, le 29 décembre 1957. Deux faits sont mis en évidence :

1) avec une faible variation de la température vraie de l'air ($3^{\circ}5$), on observe un écart considérable de celle du substratum au soleil ($20^{\circ}5$);

2) les températures des abris sont influencées en fonction inverse de leur profondeur : à 0,35 m les variations sont nulles; à 0,25 m elles sont faibles ($0^{\circ}5$); mais elles deviennent importantes dans les abris à la surface du sol, sous une pierre par exemple ($5^{\circ}5$), ceci étant noté à titre de comparaison puisqu'il ne s'agit pas d'un refuge d'hiver.

Nous n'avons pu effectuer, pour des raisons techniques, les mesures de température dans les refuges de grande profondeur, entre 1 et 2 m; toutes les données que nous avons pu recueillir montrent qu'au-delà de 0,50 m de profondeur la température ne varie pratiquement pas, et reste constante à $+8^{\circ}$ environ. En définitive, nous pouvons donc constater que la température des abris d'hivernage varie en fonction de trois facteurs principaux :

1) la profondeur : les variations de température des abris (maxima diurnes surtout) sont inversement proportionnelles à la profondeur de ceux-ci. La température demeure constante ($+8^{\circ}$) au-delà de 0,50 m de profondeur;

2) l'insolation : elle agit par rayonnement solaire direct qui augmente la température du substratum et, en conséquence, celle des abris situés jusqu'à 0,35 m environ. En fait, son action se traduit par une augmentation du maximum diurne;

3) la température moyenne de l'air : en définitive, c'est d'elle que dépend la température moyenne des abris. En outre, la température de l'air peut agir par pénétration directe dans les refuges lorsqu'elle dépasse $+15^{\circ}$, ce cas étant exceptionnel au cours de l'hiver.

La recherche des variations du degré hygrométrique des abris nous a semblé de peu d'intérêt, puisque l'humidité des cavités d'hi-

vernage dans le sol est toujours à saturation. D'ailleurs, l'état des Vipères dont beaucoup sortent au printemps avec une pellicule de boue séchée sur les écailles, suffit à le prouver. Un degré hygrométrique peu élevé est nettement défavorable à l'hivernage, et le séjour dans des abris peu humides entraîne toujours une perte de poids plus importante (SAINT GIRONS, 1952). Selon HOLL et ROOT (1930), cités par GUNN (1942), l'humidité relative d'un abri peut modifier la différence existant entre la température de l'animal et celle de l'air. Chez *Phrynosoma cornutum*, par exemple, la température du corps est inférieure de 0° 4 à celle de l'abri lorsque l'humidité relative est de 7 %, et supérieure de 0° 4 lorsqu'elle atteint 95 %. Les températures cloacales observées chez *V. aspis* dans leurs abris d'hivernage nous ont montré que la température de l'animal et du refuge pouvaient être considérées comme égales, dans des conditions d'humidité voisines de la saturation.

Pendant sa période d'inactivité hivernale *V. aspis* se trouve donc placée dans les conditions suivantes :

Humidité : saturation; *T. moy.* : + 7°5; *T. max.* : + 11°; *T. min.* : + 4°.

Les observations de SAINT GIRONS, effectuées au Nord de la Loire, montrent que la température moyenne est semblable + 8°. Chez *V. berus* au Danemark, VOLSOE estime que les abris sont à environ + 5°. Les températures moyennes auxquelles sont exposées les Vipères se situent par conséquent légèrement au-dessus de leur température minima critique : 4-5° chez *V. berus*, et 5-6° chez *V. aspis* (SAINT GIRONS, 1956). Il est à noter qu'à cette température d'hivernage (+ 6° à + 8°) nous avons toujours observé la persistance du réflexe de défense (cou replié en S et sifflement) lors de l'ouverture des abris. Dans les conditions normales d'hivernage la température léthale (— 2°) n'est certainement jamais atteinte dans les abris où les minima observés sont de + 4°. Les observations effectuées chez *Thamnophis* (BAILEY, 1949) pendant l'hivernage, montrent que la mortalité atteint 100 % dans les abris de 0,30 m de profondeur, où le minimum enregistré était de — 3°8, alors que tous les Serpents survivent lorsqu'ils se trouvent à une profondeur de 0,60 m où le minimum n'est que de — 0°5.

La température maximale de + 11°, observée dans les abris au cours de l'hiver, correspond au minimum volontairement toléré, c'est-à-dire à la température minimale à laquelle les animaux peuvent être observés sortant de leurs abris. Ce fait pourrait peut-être expliquer les sorties effectuées par certaines rares Vipères, en plein hiver, lorsque l'insolation amène la température du substratum aux environs de + 25°.

CHAPITRE III

ACTIVITÉ DE PRINTEMPS

L'activité de printemps de *Vipera aspis*, que nous avons étudiée dans ce chapitre, ne doit pas être interprétée au sens saisonnier strict : il s'agit de la reprise d'activité qui suit la fin de la latence hivernale, et cette période est, plus exactement, pré-vernale. Dans l'étude du comportement de printemps chez *Vipera aspis* (DUGUY, 1958) nous avons été amenés à définir les sorties de printemps comme étant celles qui sont marquées par la présence simultanée de plusieurs Vipères, soit dans un même biotope, soit en des biotopes semblables, situés en plusieurs points d'une même localité explorée. Nous admettons, pour l'instant, que toute Vipère observée isolément avant la date de sortie de printemps ainsi définie peut être considérée comme étant en sortie hivernale. Cette distinction, quoiqu'un peu arbitraire, est cependant nécessaire pour pouvoir fixer une date moyenne à la fin de la période d'hivernage, et pour en rechercher les facteurs écologiques.

1. FIN DE L'HIVERNAGE

Les données fournies par les mesures de température dans les abris, au cours de l'hiver, montrent que le réchauffement de ceux-ci a lieu en février. Au début de ce mois, la température moyenne des abris est de $+7^{\circ}5$, chiffre pratiquement constant chaque hiver. Par contre, son augmentation plus ou moins rapide dépend des conditions climatiques à cette époque, et peut donc varier d'une année à l'autre (fig. 7). En 1959, par exemple, la progression est assez régulière et, au moment des premières sorties (16 fév.) la température atteint $+11^{\circ}$ et s'y maintient jusqu'au 15 mars. Par contre, en 1958, nous observons une augmentation rapide entre le 10 et le 14 février, sous l'influence d'une température de l'air exceptionnellement élevée (18°); mais la température moyenne de $+10^{\circ}$, notée dans les abris à la date des premières sorties (14 fév.) s'abaisse ensuite aussi rapidement qu'elle s'était élevée et sa valeur devient sensiblement égale à celle de la période d'hivernage ($+8^{\circ}$) au début de mars, ce qui n'empêche d'ailleurs pas les sorties de se poursuivre. D'une manière générale, la sortie de printemps se produit lors de l'arrivée des masses d'air continentales sèches, en fin d'hiver, par vent de nord-est. Trois fois, sur douze années, nous

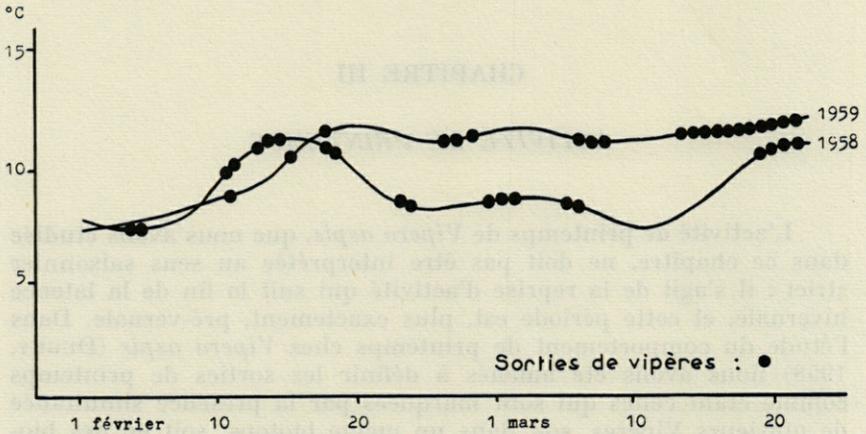


Fig. 7. — Variations des températures des abris (moyenne des maxima diurnes de 4 abris) en février 1958 et 1959. En ordonnées : températures en degré C. En abscisse : dates.

avons observé les sorties par vent de Sud. Cette dernière orientation pourrait paraître plus favorable aux sorties en raison de la tiédeur de l'air, alors qu'en fait les Vipères sortent dans de meilleures conditions par vent de N-E. Ce fait est dû à l'orientation vers le Sud de tous les points d'hivernage qui se trouvent ainsi parfaitement abrités des vents froids de N-E. Nous avons porté dans la figure 8

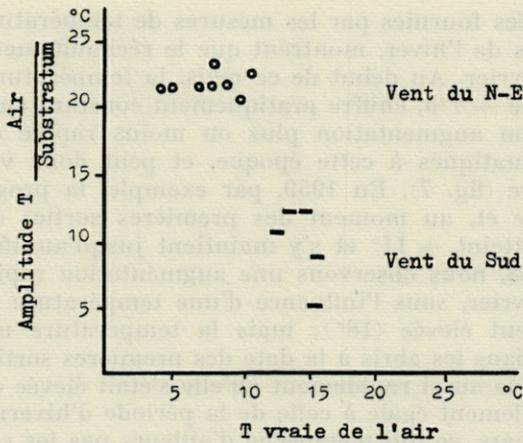


Fig. 8. — Variations de l'écart entre la température de l'air et celle du substratum au soleil par vent de Nord-Est et par vent de Sud. En ordonnées : amplitude entre la température du substratum et celle de l'air. En abscisses : température vraie de l'air. Vent de N-E : ○ ; Vent de Sud : +.

des exemples des variations de température du substratum avec celle de l'air, suivant ces deux types d'orientation du vent. L'écart entre ces températures peut être fixé, approximativement, à 10° dans le cas de sorties par vent de Sud, et à 20° lorsque ces sorties ont lieu par vent de Nord-Est.

L'ensemble des observations effectuées dans la nature nous permet de constater qu'au moment des premières sorties les conditions de température sont les suivantes :

- 1) la température moyenne (maxima diurne) des abris se situe à + 10°, environ;
- 2) la température maxima diurne du substratum au soleil dépasse + 25°;
- 3) la température vraie de l'air est très variable suivant la direction du vent. Son amplitude avec la température du substratum au soleil peut varier de 10° (vent de Sud) à 20° (vent de N-E).

Il est évident que la fin de la période d'hivernage est sous la dépendance de ces trois facteurs, dont les valeurs respectives sont d'inégale importance. Le fait que l'on puisse observer indifféremment des températures de l'air de + 8° ou de + 18°, au moment des premières sorties, semble suffisamment explicite pour montrer que l'influence directe de ce facteur peut être considérée comme nulle. Tout au plus, son action se fait-elle sentir indirectement, par réchauffement rapide du sol, mais seulement lorsque la température de l'air se situe entre + 15° et + 20°.

Nous avons constaté que la température cloacale des Vipères variait en fonction directe de la température du substratum, tout au moins au moment des premières sorties (fig. 9). D'autre part, les sorties n'ont lieu que lorsque la température maxima diurne du substratum dépasse + 25°, et se trouve donc assez proche de l'optimum thermique de *V. aspis* (+ 29°); la température clocale des animaux enroulés au soleil lors de leurs premières sorties est, le plus souvent, de + 27°. Ces températures ne peuvent donc être atteintes, en février, que sous l'influence du rayonnement solaire direct puisque la température de l'air en est encore très éloignée. Il convient de souligner le rôle important des couches de feuilles mortes dans l'augmentation de la température du substratum au soleil : c'est à leur niveau, en effet, que l'on observe les températures diurnes les plus élevées (GEIGER, 1950), et ceci explique en partie la préférence marquée des Vipères pour ce type de substratum. En dernière analyse, c'est donc l'insolation qui demeure le facteur écologique principal et permet, ou non, aux Vipères de sortir de leurs abris.

Nous avons vu, qu'à l'intérieur de ceux-ci, les températures variaient en fonction inverse de la profondeur des refuges d'hiver-

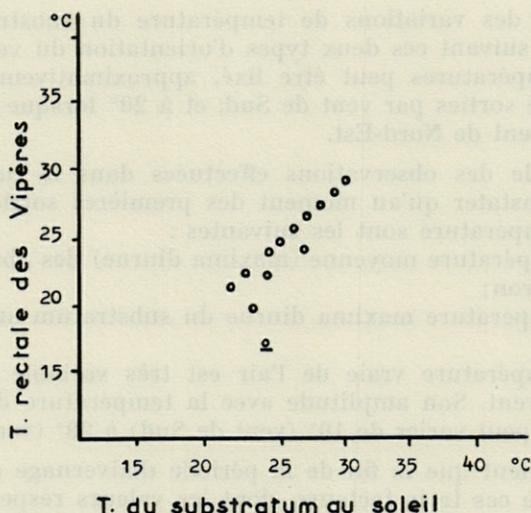


Fig. 9. — Variations de la température rectale de *V. aspis* en fonction de celle du substratum au soleil. En ordonnées : température rectale des Vipères. En abscisses : température du substratum au soleil (Q : Vipère sortie depuis — de 5 mn).

nage. Au moment des premières sorties, deux cas sont à envisager :

1) dans les refuges situés à moins de 0,50 m de profondeur, la température est conditionnée par la température moyenne du sol. Les températures maxima diurnes y sont d'autant plus élevées que l'abri est moins profond; de plus, dans le cas d'abris superficiels (0,25 m, environ), la température vraie de l'air peut devenir un facteur supplémentaire de réchauffement, lorsqu'elle dépasse + 15°.

2) à partir de 0,50 m, c'est-à-dire dans les lieux d'hivernage qui peuvent se trouver à une profondeur de 1 ou 2 m, la température des abris ne subit aucune variation au moment des premières sorties, et se maintient à + 8°.

Nous avons montré, en observant les maxima diurnes de plusieurs abris, que la température était de + 10°, en moyenne, au moment des premières sorties. Ceci confirme les résultats obtenus par SAINT GIRONS sur *V. aspis* (+ 10°), et l'estimation proposée par VOLSOE pour *V. berus* au Danemark (+ 8° à 10°). Au moment de la reprise d'activité de printemps, la température des abris est donc très voisine du minimum volontairement toléré (11°) par *V. aspis*; ce fait permet de formuler l'hypothèse d'un seuil thermique qui pourrait déterminer la fin de l'hivernage. Mais nous ne pensons pas que cette explication soit valable, et ceci pour deux raisons :

— d'abord parce que les premières sorties peuvent commencer,

ou se poursuivre, lorsque la température des abris n'est que de $+ 8^{\circ}$ et par conséquent voisine de la température moyenne de la période d'hivernage ($+ 7^{\circ}5$) : un exemple nous en est donné par le début de mars 1958 (fig. 7).

— ensuite, parce qu'à l'intérieur des lieux d'hivernage situés plus profondément dans le sol il n'y a pas de variation de température à cette époque : en conséquence, les Vipères qui en sortent ne peuvent avoir été stimulées par une augmentation de température.

Par contre, nous pouvons constater que les conditions de température dans lesquelles s'effectuent les sorties de printemps sont nettement différentes de celles observées au moment de l'entrée en hivernage :

dernières sorties (fin octobre) :

— temp. moyenne des abris : $+ 13^{\circ}$; temp. du substratum soleil : $+ 30^{\circ}$.

premières sorties (fin février) :

— temp. moyenne des abris : $+ 10^{\circ}$; temp. du substratum soleil : $+ 27^{\circ}$.

Pour *V. aspis* cela signifie qu'au moment des dernières sorties le substratum au soleil peut atteindre, ou dépasser, son optimum thermique ($+ 29$), alors qu'au moment des premières sorties il est, le plus souvent, inférieur à cette température ($+ 27^{\circ}$). L'existence d'une variation saisonnière du minimum volontairement toléré a été signalée par SAINT GIRONS (1955) chez *Lacerta viridis*, *Anguis fragilis*, *Coronella austriaca*, et *Vipera latastei*. Chez cette dernière ce phénomène est nettement marqué : la température minima volontairement tolérée s'élève de $+ 7^{\circ}$ en mars, à $+ 15^{\circ}$ en septembre, comme si les animaux s'habituèrent à la chaleur; elle s'abaisse ensuite, en octobre, jusqu'à 11° mais garde une valeur nettement supérieure à celle observée en mars. Des observations du même ordre, effectuées par KLAUBER (1956) chez les Crotales, mettent en valeur des variations semblables.

Un autre facteur de la durée du cycle d'activité est à envisager : il s'agit de la longueur du jour. Nous avons en effet remarqué qu'au moment des premières sorties, au printemps, et des dernières, en automne, la durée de l'insolation était sensiblement la même. Prenons l'exemple de l'hiver 1958-59 : une sortie de plusieurs Vipères eut lieu le 25 février (durée du jour = 10 h 46); l'une des dernières sorties, d'importance numérique analogue, se fit le 18 octobre (durée du jour = 10 h 43).

La durée de la latence hivernale semble varier également, et de façon bien marquée, suivant la latitude : au Danemark, la latence hivernale de *V. berus* dure, en moyenne, 150 jours (VOLSOE,

1944); chez *V. aspis*, au nord de la Loire, elle est voisine de 140 jours (SAINT GIRONS, 1952); mais au Sud de la Loire sa durée n'est que de 110 jours, en moyenne. Dans ces dernières localités nous avons d'ailleurs observé des différences annuelles bien marquées, pouvant dépasser 30 jours :

- hiver 1956-57 : 97 jours
- hiver 1957-58 : 109 jours
- hiver 1958-59 : 106 jours
- hiver 1959-60 : 131 jours.

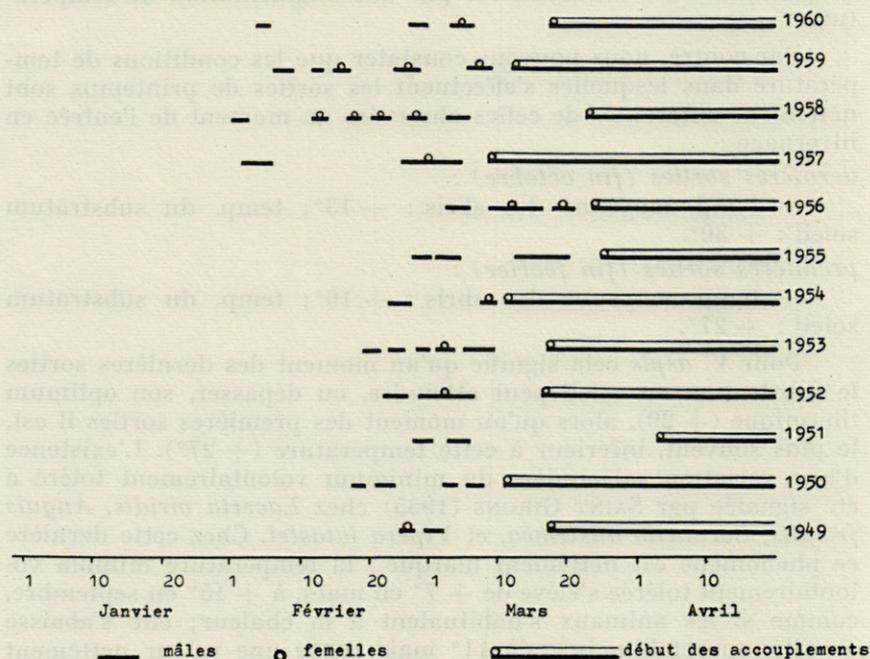


FIG. 10. — Premières sorties de *V. aspis* dans la nature (1949 à 1960). Mâles : — ; Femelles : ○ ; sorties continuelles de femelles et de mâles : ———.

Nous avons porté, sur la figure 10, les dates des premières sorties de 1949 à 1960, dont l'examen d'ensemble fait apparaître certains faits :

1) Il existe une constance annuelle marquée : la fin de la période d'hivernage se situe, en moyenne, dans la seconde quinzaine de février.

2) Lorsque le mois de février présente des conditions climatiques anormales, les dates des sorties sont nettement modifiées. Nous n'en citerons que deux exemples :

— en 1956 : 1^{res} sorties le 5 mars, en raison de la rigueur extrême de la fin de l'hiver; la température moyenne de février

était de $-1^{\circ}53$, alors que la moyenne habituelle est de $+5^{\circ}41$ (observatoire de Nantes);

— en 1957 : 1^{res} sorties pendant quatre jours consécutifs, les 2, 3, 4 et 5 févr.; la température moyenne était de $+14^{\circ}5$, et n'avait jamais été observée dans la région nantaise.

3) Les sorties observées pendant la première quinzaine de février doivent être interprétées de deux façons différentes :

— lorsqu'elles sont provoquées par des températures exceptionnellement favorables (1957, 1958, 1959), il s'agit d'une précocité des premières sorties;

— lorsqu'elles sont observées avec des températures saisonnières normales, il peut s'agir d'une Vipère qui, isolément, se trouve placée dans des conditions écologiques favorables (1960). De ce fait, l'observation est à rapprocher des sorties exceptionnelles d'hiver, observées en janvier, par exemple.

4) Des sorties importantes existent toujours entre le 25 fév. et le 1^{er} mars. C'est une règle que nous avons vérifiée dans les 3/4 des cas (9 années sur 12); il existe vraisemblablement, à cette date, un facteur climatique tendant à reproduire annuellement les mêmes conditions de température et d'insolation.

Dans l'Ouest de la France, la Vipère aspic reprend son activité nettement avant les Colubridés. On observe cependant des *Natrix natrix* et des *Natrix maura* sorties peu de temps après les Vipères, mais en beaucoup moins grand nombre; quant à la Coronelle lisse et à la Couleuvre d'Esculape, elles n'apparaissent qu'un mois plus tard environ. Nous avons constaté dans les notes de ROLLINAT (1891-1931) que les premières sorties des Vipères avaient lieu aux mêmes dates à Argenton-sur-Creuse (Indre) que dans nos localités explorées, ces deux régions étant distantes de 200 km. Une reprise d'activité dès la fin de février avait déjà été signalée chez les Vipères de Vendée et de Loire-Atlantique par VIAUD-GRAND-MARAIS (1867).

En résumé, l'ensemble de ces observations met en valeur un facteur dominant : l'insolation. C'est là que réside la condition essentielle et absolument indispensable à la reprise d'activité après la latence hivernale, chez *Vipera aspis*.

2. COMPORTEMENT DE PRINTEMPS

L'observation de *Vipera aspis* à l'état sauvage nous a montré que la reprise d'activité printanière se déroulait, chaque année, suivant un processus identique : c'est ce que nous avons essayé de définir sous le terme de « *comportement de printemps* », et d'interpréter en fonction de données écologiques.

Pendant leurs premières sorties les Vipères se lovent le plus près possible de leurs abris, tout en recherchant le maximum de chaleur. On peut alors se rendre compte avec quel soin elles s'installent pour assurer leur « *thermorégulation écologique* » (COWLES et BOGERT, 1944; SAINT GIRONS, 1956). Lorsque la sortie se produit avec des vents de secteur nord-est, on observe des Vipères sur des espaces de sol nu, ou recouvert de quelques feuilles mortes. Au contraire, lorsque les lieux de sortie sont exposés au vent de Sud, on les voit rechercher les places où elles sont abritées du vent. Elles sont enroulées en cercles concentriques avec la tête reposant au milieu, ce qui leur permet d'absorber le maximum de chaleur, à la fois par rayonnement direct et par contact avec le substratum. Chez *Vipera aspis*, cependant, nous n'avons jamais observé d'aplatissement du corps en ruban (par extension des côtes) comme nous

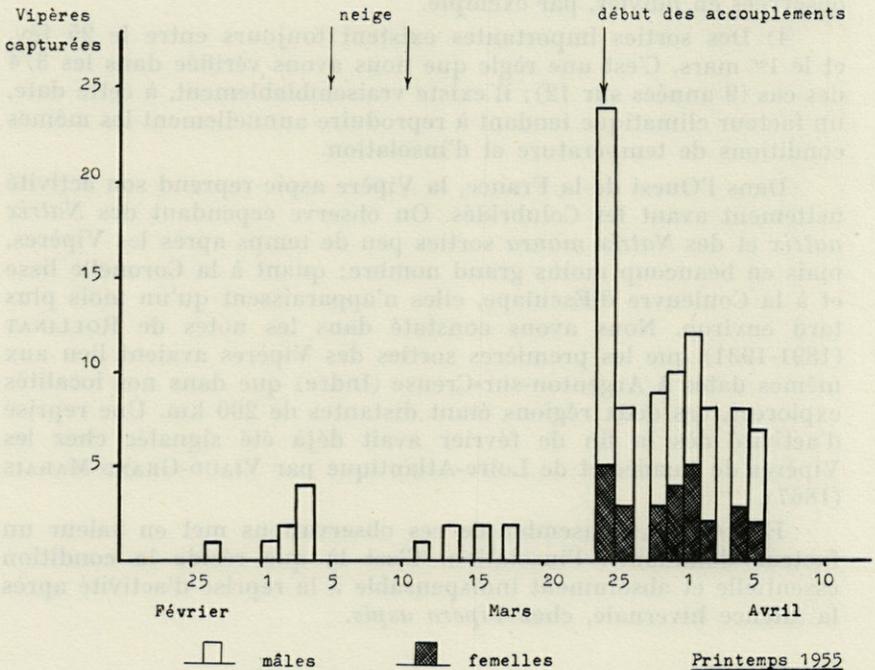


Fig. 11. — Progression des sorties de *V. aspis* en mars 1955 à la lisière sud-est d'un coteau. En ordonnées : nombre de Vipères sorties. En abscisses : dates.

l'avons noté chez *V. berus* au printemps. Les sorties ont lieu généralement vers midi, et durent deux ou trois heures, sans déplacement de l'animal.

Les places de sortie, situées à la bordure inférieure des taillis le long des côteaux, offrent les mêmes conditions que les haies. Elles sont encore mieux protégées des vents de N-E, et nous y avons noté des températures de l'air supérieures de 1 ou 2° à celles des haies. Par contre, la température du substratum au soleil ne varie pratiquement pas. Ces lisières de côteaux sont souvent coupées d'éboulis pierreux : nous avons toujours observé une nette préférence pour le substratum terre — plus ou moins couverte de feuilles mortes —, et cela même chez des Vipères qui venaient de sortir d'abris sous les pierres. Nous citerons cependant le cas d'une bête qui, pour s'abriter du vent de Sud, s'était presque complètement enfouie dans une couche de feuilles mortes recouvrant une large pierre. Presque toujours les premières sorties sont rapidement interrompues, au bout de quelques jours, par un changement de temps : soit retour au froid, soit période pluvieuse. Mais, dès que les conditions climatiques le permettent, on les voit reprendre immédiatement. Mêmes les rares années où elles sont interrompues par une chute de neige, on observe à nouveau des Vipères au soleil alors que des plaques de neige persistent encore (ex. : 1955, fig. 11).

Les premières sorties, comme les toutes dernières en automne sont composées uniquement de mâles : ce fait a été également observé chez *V. berus* en Angleterre (SMITH, 1951), et en Finlande (VAINIO, cité par VOLSOE, 1944), ainsi que chez les Crotales (KLAUBER, 1956). Ce mode de sortie semble d'ailleurs fréquent chez les Reptiles et les Amphibiens : *Natrix natrix* et *Coronella austriaca* (ROLLINAT, 1891-1931), *Lacerta vivipara* (SMITH, 1951), *Salamandra atra* (VILTER, LUGAND, REYMOND, 1959).

Le nombre important de captures de *V. aspis* nous a fourni les données nécessaires pour traduire le mode d'activité, différent suivant le sexe, à cette époque. Dans la figure 12 ont été notés les pourcentages de mâles et de femelles, capturées de 1949 à 1960. Nous pouvons constater l'augmentation à peu près régulière du pourcentage des femelles pendant les quatre premiers mois de l'année, avec deux périodes où il s'élève plus rapidement : au moment des accouplements et de l'ovulation. Un pourcentage apparent des sexes voisin de 50 % est donc atteint entre l'accouplement et l'ovulation (1); mais nous devons faire remarquer qu'il s'agit ici de Vipères capturées et que, les mâles se déplaçant beaucoup au moment des accouplements, se font plus facilement voir et capturer que les femelles. En se fondant sur le nombre des Vipères réellement sorties, et non sur celui des captures, on peut considérer que

(1) Chez *V. aspis* on peut considérer que, dans la nature, les sexes sont à égalité numérique (SAINT GIrons, 1947); il en est de même pour *V. berus* (VOLSOE, 1944).

la totalité des femelles est sortie vers la fin de la période des accouplements.

Pendant les premiers jours de sortie, les mâles ont un comportement spécial : leur activité réduite est commandée par la recherche d'une place pouvant leur donner le maximum de chaleur. Ce besoin domine nettement les autres : on voit ces Vipères s'exposer sur des endroits relativement nus, sans manifester la pru-

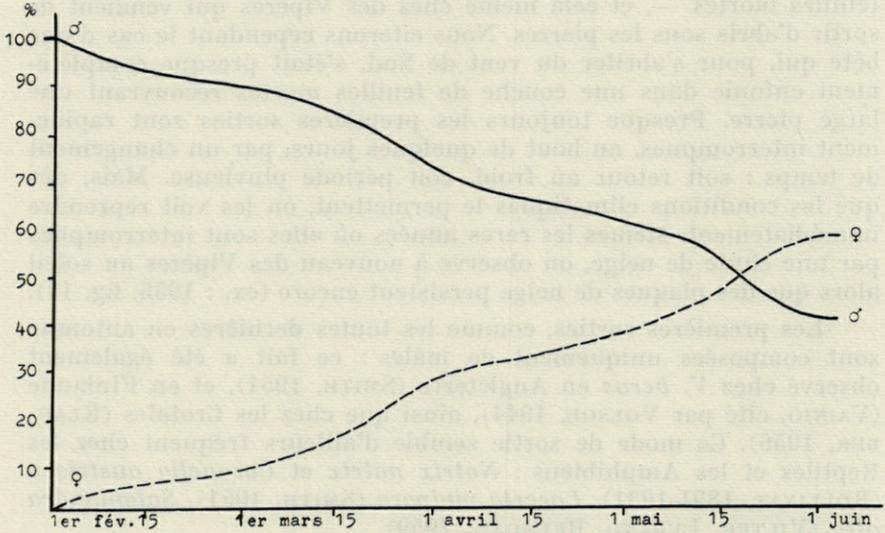


Fig. 12. — Variations du pourcentage des captures de mâles et de femelles au printemps. Total des captures (1949 à 1960) : 1 230; mâles : 931; femelles : 299. En ordonnées : pourcentages. En abscisses : dates.

dence habituelle qui leur fait rechercher la proximité d'un couvert. On observe souvent, parmi les individus sortis, des Vipères dont la teinte terreuse se confond parfaitement avec le substratum : cet aspect est dû à une fine pellicule de boue séchée qui se dépose sur les écailles pendant le séjour hivernal dans des abris très humides. Il est également très fréquent de trouver des mâles exposés au soleil à quelques dizaines de centimètres les uns des autres; nous en avons même observé, à plusieurs reprises, enroulés l'un contre l'autre ou l'un sur l'autre. Cette attitude est assez spéciale et marque presque toujours les sorties de printemps : les animaux observés gardent cette position pendant une heure ou deux, sans déplacements, et il est évident qu'il ne s'agit pas d'un début d'activité sexuelle (lutttes de mâles), qui n'auront lieu que plus tard. Nous avons d'ailleurs noté cette juxtaposition de deux individus, à la

même époque, entre espèces différentes : dans un cas il s'agissait de *Natrix natrix* et *V. berus*, dans deux autres de *N. natrix* et *V. aspis*. Il semble que ces groupements de mâles, provoqués par la recherche d'une température voisine de leur optimum thermique, soient une simple juxtaposition, dans un microclimat convenable. L'individualisme habituel de *V. aspis*, et sa tendance à l'isolement, seraient ici masqués par un *facteur écologique de groupement* (GUIBÉ et SAINT GIRONS, 1955). Cette densité de Vipères en certains points de sortie peut être également en rapport avec une agglomération d'animaux pendant l'hiver dans les lieux d'hivernage.

Après quelques jours d'activité, limitée à de longues stations au soleil, les mâles commencent à se déplacer. La durée de leurs sorties augmente et se partage en petits déplacements à l'intérieur des haies et en arrêts dans des places bien exposées. La recherche des proies ne semble nullement être la cause de ce début d'activité, car les mâles ne se nourrissent pas à cette époque. Il est évident que ces déplacements sont provoqués par la reprise de l'activité sexuelle puisque l'on observe alors les premières luttes de mâles. Elles ne sont pas liées à la possession d'une femelle : elles ont lieu, en effet, alors que les femelles ne sont pas encore sorties.

Il convient d'insister sur le fait que l'activité de printemps, chez les mâles, présente deux phases successives : la première est passive, essentiellement liée à la thermorégulation, et la seconde est dominée par l'activité sexuelle. La durée de la première varie suivant la date des premières sorties : lorsqu'elles sont précoces les mâles peuvent rester presque un mois sans donner signe d'activité sexuelle; inversement, cette période peut être assez courte si les Vipères sortent tardivement. Mais elle existe dans tous les cas et jamais un mâle de *V. aspis* ne donne de signes d'activité sexuelle au moment de ses premières sorties. Un comportement analogue, marqué par une période *préparatoire*, précédant d'une dizaine de jours l'activité sexuelle, a été signalée chez la Salamandre noire sortie sur les névés au printemps (VILTER, LUGAND, REYMOND, 1959).

Il est difficile de fixer de façon certaine les premières sorties des jeunes : les vipèreaux pondus l'été précédent, et sortant de leur premier hivernage, sont en effet difficilement visibles. D'après nos observations, nous estimons que leur apparition se situe entre les premières sorties des mâles et celle des femelles. Ces dernières commencent à sortir à peu près au moment où se manifestent les premiers signes d'activité sexuelle chez les mâles, mais leur mode de sortie est beaucoup moins régulier. Nous avons observé, par exemple, des femelles apparues isolément peu après les premières sorties des mâles, en février; en général leur hivernage prend fin dans la première quinzaine de mars. Nous avons porté, dans la

figure 12, la progression des sorties au printemps 1955 dans un biotope donné (lisière sud-est d'un taillis à flanc de coteau). Nous pouvons constater que tous les mâles sont déjà sortis lorsque les femelles font leur apparition. Ils manifestent visiblement un début d'activité sexuelle vers cette époque et c'est la sortie des femelles qui détermine la période des accouplements de printemps. Presque toujours on voit les femelles sortir peu à peu au cours du mois de mars : les accouplements ont donc lieu à des dates très variables, du début de mars au début d'avril. Signalons en outre que :

— l'accouplement le plus précoce a été constaté le 5 mars 1953 : les premières sorties de mâles avaient eu lieu le 20 février;

— en 1955 un couple est observé en préliminaire d'accouplement le 25 mars : l'accouplement a été ensuite constaté le 26, 29, 30, 31 mars, 1^{er}, 3, et 4 avril. Sa position, à la bordure d'un taillis variait seulement dans un rayon de 40 centimètres.

Les lieux de sortie présentent, pendant la période des accouplements, un aspect tout à fait inhabituel. L'apparition simultanée de toutes les Vipères vivant dans un même biotope donne l'apparence d'une invasion de Reptiles. Ce fait est particulièrement net à la lisière inférieure des coteaux orientés sud-est où la densité redevient normale dès le début d'avril. On peut rechercher l'explication de ce groupement en fonction de trois facteurs principaux : la température, l'activité sexuelle, et les lieux d'hivernage.

Nous avons vu que les rassemblements de mâles, au cours des premières sorties, étaient liés à la recherche d'un microclimat convenable. Il est certain que les lisières S-E des coteaux et des taillis offrent des conditions optimales de température, et que les Vipères peuvent y assurer au mieux leur thermorégulation écologique. Pour donner une explication en fonction du facteur température il faudrait admettre que les Vipères, hibernant çà et là dans les coteaux, fassent à leurs premières sorties un déplacement en masse vers ces lieux bien exposés. Ce déplacement dépasserait leur domaine et serait une extension temporaire de leur espace vital; aucune observation ne nous permet d'étayer cette hypothèse.

L'aspect des lieux de sortie au moment de l'activité sexuelle de printemps, évoque la possibilité de lieux d'accouplement. Dans ce cas, la population d'une certaine partie de la localité envisagée ferait une migration vers ces places annuellement retrouvées, à la manière des Crapauds. D'après le comportement observé chez les mâles pendant leurs premières sorties il est difficile d'imaginer un déplacement à cette époque. Chez *Lacerta vivipara* en Angleterre, SMITH (1951) signale la formation de groupements, lorsque les conditions sont favorables, qui disparaissent après la période d'accouplement. Le problème est le même que chez *Vipera aspis* : y a-t-il

une augmentation de densité dans certaines places, en vue de l'accouplement, ou bien se produit-il une activité sexuelle localement plus importante parce que la densité des Vipères y est plus élevée ?

La troisième hypothèse est celle de lieux d'hivernage. Les localités où nous constatons les plus fortes densités de Vipères au printemps présentent évidemment d'excellentes conditions pour l'hivernage. Comme nous l'avons signalé précédemment, c'est dans de tels biotopes que l'on peut trouver des abris d'hiver profondément situés; l'importance de leurs cavités leur permet d'abriter de nombreux Reptiles, et ceci expliquerait parfaitement la présence d'un grand nombre de Vipères au niveau de leurs points de sorties.

En résumé, les points de densité importante de *V. aspis* au printemps peuvent s'expliquer :

— soit du fait d'une migration de printemps vers ces lieux : recherche de conditions de température favorables, ou recherche de lieux d'accouplement.

— soit par une migration pré-hivernale vers des abris d'hivernage favorables.

Toutefois, il se produit au printemps de petits déplacements de mâles pouvant amener la formation de petits groupements; précisions d'ailleurs que ces déplacements sont assez faibles, de l'ordre de quelques dizaines de mètres. Les observations de SAINT GIRONS sur ce sujet sont identiques : les déplacements sont d'une vingtaine de mètres, en moyenne, et de 45 m au maximum. Ces rassemblements, plus faibles, sont caractérisés par leur présence au moment des accouplements, et non des premières sorties de printemps.

Une étude de SAINT GIRONS (1949), dans une région voisine de la nôtre (80 km au Nord), fait apparaître un retard très marqué (2 à 4 semaines) dans les premières sorties. Par contre la période d'accouplement se prolonge jusqu'en mai; sur ce dernier point, toutefois, nos observations personnelles manquent de précision à partir du 15 avril : le développement de la végétation rend en effet très difficile l'observation des Vipères en avril et mai. Ces variations de dates sont vraisemblablement en rapport avec la différence de climat, nettement accusée au Nord de la Loire.

Nous devons insister sur le fait qu'il existe une différence fondamentale entre les deux périodes annuelles d'accouplement. La première, vernale, se produit chaque année régulièrement. Un printemps froid ou humide peut la retarder, ou même la réduire, mais ne la supprime jamais. L'activité sexuelle très marquée au printemps et l'augmentation rapide de la température font qu'il existe toujours une période où les accouplements sont possibles. La seconde

période, automnale, est au contraire très irrégulière : l'activité sexuelle est beaucoup moins importante à cette époque qui, en outre, est très proche de l'entrée en hivernage. En définitive, elle est étroitement liée à un facteur écologique : elle existe, ou n'existe pas, suivant que les conditions climatiques de l'automne sont favorables ou non.

Par ailleurs, la comparaison schématique entre la fin de la période d'activité, et son début au printemps, montre quelque similitude :

Printemps : 1^{res} sorties - thermorégulation - nourriture - activité sexuelle.

Automne : activité sexuelle - nourriture - thermorégulation - fin des sorties.

Nous pouvons donc constater qu'il s'agit du même processus, mais qui se trouve inversé. La symétrie entre le début et la fin de l'activité chez *V. aspis* serait presque complète si ces deux périodes étaient d'égale longueur ; mais il existe une différence marquée dans leurs durées respectives : celle d'automne dure environ un mois, alors que celle de printemps s'étend généralement sur un mois et demi.

DISCUSSION

L'étude du cycle annuel de *Vipera aspis*, dans la nature, montre qu'une part très importante de son activité demeure liée à la thermorégulation écologique. Les principales données de celle-ci nous sont connues : optimum thermique, minimum volontairement toléré, maximum volontairement toléré, etc. ; aussi le problème consistait-il, en fait, à rechercher si ces mêmes données sont valables au moment où l'activité commence, et à celui où elle se termine.

En automne, nous avons constaté que la température moyenne des abris (+ 13°) était supérieure au minimum volontairement toléré (+ 11°) ; de même que la température du substratum au soleil (+ 30°) était égale ou légèrement supérieure à l'optimum thermique (+ 29°). Tout se passe donc, du point de vue écologique, comme si les Vipères ne pouvaient plus supporter de déficit thermique et avaient une sensibilité thermique modifiée, à cette époque, puisque quelques jours d'insolation nulle à la fin d'octobre entraînent le début de l'hivernage. Ce fait tend également à prouver que, si un stimulus climatique existe alors, il ne peut agir que par l'intermédiaire de l'insolation qui modifie la température du substratum. La température des abris ne s'abaisse, en effet, qu'après l'entrée en hivernage ; d'autre part, la température de l'air est beaucoup trop variable pour avoir une action directe sur les sorties des Vipères.

Les conditions de température dans lesquelles s'observent les rares sorties pendant les mois d'hiver diffèrent de celles d'automne; elles sont beaucoup plus semblables à celles du printemps, notamment en ce qui concerne la température du substratum (+ 25°), nettement inférieure à l'optimum thermique (+ 29°). Ici encore, nous pouvons constater que ces sorties n'ont lieu que les jours d'insolation continue, et leur interprétation peut être envisagée suivant deux hypothèses :

— ou bien il s'agit de sujets qui hibernent dans des abris où la température s'élève rapidement, lors de journées d'insolation continue;

— ou bien de Vipères, se trouvant dans des abris d'hivernage où les conditions sont normales, mais qui ont un cycle annuel différent du cycle type de *V. aspis*.

Il est certain que la température maxima diurne de certains abris peu profonds s'élève en fonction directe de l'insolation, et qu'elle peut dépasser le minimum volontairement toléré (+ 11°). En fin décembre, par exemple, la température sous une pierre était de + 12°, celle de l'air de + 8°, celle du substratum de + 26°. Nous trouvons ici un ensemble de conditions qui, indiscutablement permettent aux Vipères de sortir; malgré cela, les observations en décembre sont tout à fait exceptionnelles, alors qu'en février, avec des conditions analogues de température, s'observent les premières sorties de printemps. Une solution satisfaisante de ce problème ne peut être proposée qu'après avoir pris connaissance des données sur la physiologie des Vipères en hivernage.

La reprise d'activité printanière, chez les Reptiles en général, a toujours été assimilée à celle des hibernants vrais (Marmotte, Lérot, Loir, etc.). Nous avons montré comment s'effectuait la thermorégulation écologique, ainsi que le rôle dominant qu'elle jouait au moment des premières sorties de *V. aspis*. Ces différentes données mettent en valeur un fait important : les conditions de température de l'activité de printemps sont nettement inférieures à celles qui définissent l'activité normale du cycle annuel. Ce seul fait tend à prouver que les besoins thermiques peuvent être légèrement modifiés suivant les périodes de l'année, et surtout qu'un déficit thermique sera volontairement toléré au printemps alors qu'il ne le sera pas en automne. De même, il semble que les mâles supportent beaucoup plus facilement un déficit thermique que les femelles, ce qui entraîne une différence marquée, suivant le sexe, dans leur cycle d'activité : les mâles sont les premiers sortis et les derniers rentrés, et les femelles les dernières sorties et les premières rentrées.

Tout ceci rend assez difficile l'explication de la fin de la latence hivernale en fonction des seuls facteurs écologiques. Certes, il se

produit à cette période un réchauffement de la température de l'air et de celle des abris, mais nous avons vu que l'influence de ces deux facteurs n'était pas très marquée au printemps : l'action directe de la température de l'air sur les sorties est presque nulle, et celle des abris relativement peu importante puisqu'elle est indifféremment voisine du minimum volontairement toléré ($+ 11^{\circ}$) ou de la température moyenne de la latence hivernale ($+ 7^{\circ}5$). D'ailleurs, la constance de la température ($+ 8^{\circ}$) dans les abris profonds ne permet pas d'envisager, dans ce cas, un stimulus de cet ordre : pourtant les sorties printanières s'y effectuent aux mêmes dates que dans les autres abris.

Le seul facteur écologique dont l'action est indiscutable est représenté par l'insolation. Nous avons vu que sa présence est absolument indispensable aux sorties, et qu'il en résulte que la durée de la latence hivernale est très étroitement liée à son influence. On peut même affirmer que, tant que la température (maxima diurne) du substratum ne dépasse pas 25° , il ne peut y avoir de sorties et que l'hivernage se prolonge d'autant. L'importance du rôle joué par l'insolation est souligné lorsqu'on met en parallèle les phases essentielles du cycle annuel de *Vipera aspis* — début et fin de la latence hivernale, période d'accouplement de printemps et d'automne et la longueur du jour (fig. 13).

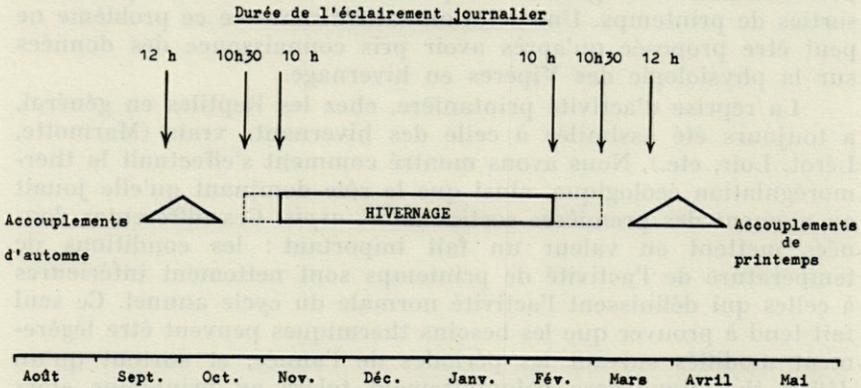


Fig. 13. — Cycle annuel de *V. aspis* comparé à la longueur de l'éclaircissement diurne.

On constate, en effet, que les premières sorties — en février —, et les dernières — en octobre —, se produisent toujours lorsque la durée du jour est comprise entre 10 h et 10 h 30. Il est, en outre, intéressant de noter que les deux périodes d'accouplement sont sensiblement centrées sur l'équinoxe de printemps et sur celui

d'automne. Toutefois, nous ne pouvons pas conclure que l'insolation agit comme un stimulus déterminant le début et la fin de l'hivernage. Son influence s'exerce essentiellement sur la température du substratum, permettant ainsi aux Vipères de séjourner hors de leurs abris. Mais il est bien évident qu'il ne peut avoir d'influence sur les Vipères à l'intérieur des abris, et il est nécessaire d'admettre qu'il y a déjà une motivation chez ces Vipères qui apparaissent à l'entrée de leurs refuges.

En définitive, les données d'écologie sur la latence hivernale de *Vipera aspis* dans la nature montrent que ni la température vraie de l'air, ni celle des abris d'hiver, n'ont d'influence sur le début et la fin de l'hivernage, et que l'insolation est le seul facteur écologique dont l'action directe puisse être mise en évidence. En outre, la différence que l'on observe dans la durée de la latence hivernale, suivant le sexe, ainsi que l'inégalité des températures supportées par les Vipères au début et à la fin de leur période d'activité, sont inexplicables en fonction des seuls facteurs écologiques.

DEUXIÈME PARTIE

INTRODUCTION

L'étude du cycle annuel des Reptiles a été abordée, dans la majorité des travaux, sous l'angle de la physiologie sexuelle, aussi le cycle reproductif des Reptiles est-il actuellement bien connu chez de nombreuses espèces, notamment chez *Vipera aspis*. Il n'en est pas de même en ce qui concerne le sang et la plupart des glandes endocrines, dont les variations annuelles sont pratiquement ignorées, chez les Serpents, ou connues de manière très fragmentaire. D'autre part, les travaux qui leur ont été consacrés intéressent des Reptiles d'écologie très différente et il est difficile, en se fondant sur ces données éparses, de faire la synthèse du cycle biologique des Serpents. Il apparaît, en outre, que les divergences d'opinions exprimées par les auteurs résident assez souvent dans l'imprécision du stade d'activité des animaux d'expériences : c'est ainsi qu'une simple mention de saison (printemps, automne, par exemple) est arbitraire et risque de conduire à une interprétation inexacte des données. Pour essayer de limiter, autant qu'il est possible de le faire, ce genre d'erreurs, il semble nécessaire de se fonder sur le stade d'activité dans le cycle et non sur une simple date dans l'année. Au cours de certaines périodes le mode d'activité revêt une importance extrême : en octobre, par exemple, une Vipère peut être en activité sexuelle, en activité de chasse, en pré-hivernage, ou même en début d'hivernage. Les données nécessaires à ce travail ont donc été recueillies sur des Vipères aspic dont nous connaissons, chez chaque sujet, le mode d'activité dans la nature au moment de la capture. Nous avons essayé de rassembler dans cette étude tous les éléments propres à définir, aussi complètement que possible, le cycle annuel d'activité et la latence hivernale.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données utilisées pour la partie physiologique de notre travail ont été fournies par des prélèvements effectués sur 368 Vipères au total, dont 163 mâles, 145 femelles et 60 jeunes. Ce total de 60 jeunes englobe à la fois les embryons prélevés dans les oviductes, les vipéreaux à la naissance, et les jeunes jusqu'à 40 cm de longueur, c'est-à-dire de 3 ans 1/2 environ. Nous avons choisi cette longueur en tenant compte des observations de SAINT GIRONS (1958) montrant que certains jeunes mâles peuvent arriver à maturité sexuelle à partir de 3 ans 1/2; la limite de ce groupe demeure malgré tout arbitraire puisque les femelles ont une maturité un peu plus tardive que les mâles.

La plupart des animaux ont été sacrifiés pendant leur période d'activité, de février à octobre. Pendant les sorties de printemps toutes les Vipères ont été tuées dans l'heure suivant leur capture; nous avons même pratiqué des prélèvements instantanés sur les lieux de capture. Au cours

de l'activité estivale ou automnale, les bêtes étaient le plus souvent sacrifiées après un séjour en terrarium de plein air de quelques jours; en outre, une partie expérimentale a été effectuée en laboratoire (1) sur des lots de Vipères maintenues en chambre froide, ou chauffées.

Les mâles et les femelles ont été sacrifiés à peu près en nombre égal, au cours du cycle annuel : les mâles ont été étudiés surtout au moment de leur activité de printemps, puis des mues; chez les femelles, les prélèvements les plus nombreux ont été faits entre la période de l'ovulation et celle de la parturition.

Le mode de prélèvement, pendant la latence hivernale, posait un problème assez délicat : d'une part le déterrage de Serpents était impossible à envisager dans la nature, pour de multiples raisons; d'autre part, nous ne pouvions travailler que sur des Vipères passant l'hiver dans des conditions analogues à celles des animaux vivant en liberté. Aussi avons-nous été amenés à imiter la nature en construisant un talus artificiel, pourvu de cavités d'hivernage. Les essais commencés en terre meuble se sont révélés désastreux, en raison des infiltrations d'eau, et nous avons mis au point le système suivant (fig. 14).

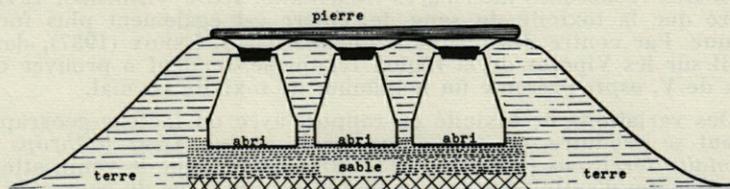


Fig. 14. — Coupe longitudinale de talus artificiel pour l'hivernage de *V. aspis*.

Une couche de pierres est d'abord étalée sur le sol (prairie), puis recouverte de 10 cm de sable, environ. On dispose ensuite quelques pots de fleurs retournés, en ayant soin d'agrandir le trou situé au fond (ceci afin de pouvoir y introduire facilement une pince pour en extraire les Serpents). Le tout est ensuite entouré de terre jusqu'au niveau des bouchons, puis recouvert de gazon en donnant à l'ensemble la forme d'un petit talus dont l'une des faces doit être orientée au sud. Pendant l'hiver, les bouchons sont enfouis sous une couche de feuilles mortes, et le tout est recouvert d'une large pierre. Les mesures effectuées dans ces refuges pendant plusieurs hivers nous ont permis de constater que les températures y étaient identiques à celles des abris d'hivernage de même profondeur, dans la nature. D'autre part, l'humidité se maintenait à saturation dans les cavités situées sous les pots, grâce à la perméabilité de l'argile, mais sans risques d'infiltration d'eau anormale puisque le sable l'absorbait aussitôt.

De cette manière, les prélèvements au cours de la latence hivernale ont pu être effectués de façon à ne provoquer aucune perturbation chez l'animal en hivernage : chaque Vipère sortie de l'abri était sacrifiée dans les 30 secondes suivantes. Dans le but d'éviter des variations liées à un rythme nyctéméral la totalité des prélèvements, tant pendant la période active que pendant la latence hivernale, a été effectuée entre 10 h et 18 h.

(1) Laboratoire d'Evolution des Etres organisés, Paris.

CHAPITRE I

FONCTION VENIMEUSE

INTRODUCTION

A la fin du XIX^e siècle, la découverte de la sérothérapie antivenimeuse (CALMETTE, 1894) suscita un nouvel intérêt pour les recherches sur les venins de Serpents. Une partie de ces travaux fut orientée vers l'étude des variations de toxicité des venins. Dès 1895, PHISALIX et BERTRAND montrèrent l'importance du facteur saisonnier : selon leurs données, le venin de *Vipera aspis* serait plus toxique en automne qu'au printemps. Des recherches ultérieures (BERTRAND, RADU VLADESCO, 1941) ont montré que la toxicité du sang de Vipère est également plus forte en automne. Par contre, les résultats obtenus par J. LEROY (1937), dans un travail sur les Vipères de la région lyonnaise, tendent à prouver que le venin de *V. aspis* présente un maximum de toxicité en mai.

Des variations de toxicité en rapport avec un facteur géographique peuvent se produire, au sein d'une même espèce. Chez *Bothrops atrox* et *Crotalus terrificus* (VELLARD, 1937-38) a montré que le venin atteignait son maximum d'activité et de complexité au voisinage du centre de l'aire de dispersion de l'espèce, tandis que certaines propriétés se développent, au détriment des autres, vers les confins de l'aire de répartition. Il existe même des races géographiques : c'est le cas de *V. aspis* à venin blanc de Montferrand-Saves et Puicasquier (Gers), dont le venin est moins coagulant, plus neurotoxique et, en outre, dépourvu de pouvoir vaccinant (CESARI, BAUCHE, BOQUET, 1935; PHISALIX, 1939).

Nous ne pensons pas que la fréquence des morsures mortelles, chez l'homme, puisse fournir des données intéressantes sur les variations annuelles de la fonction venimeuse. Nous avons en effet montré (DUGUY, 1952) que le nombre maximum de morsures mortelles, situé en juillet, était dû à un simple facteur d'activité rurale saisonnière qui augmente les risques de rencontre avec les Vipères; il serait donc tout à fait illusoire d'en tirer une conclusion sur la toxicité du venin.

Dans le cadre de ce travail, notre but était de rechercher s'il existait des modifications, qualitatives ou quantitatives, de la fonction venimeuse au cours de la latence hivernale. Aussi avons-nous été amenés à compléter, par une recherche de la toxicité du venin prélevé sur les Vipères en hivernage, les données recueillies par simples pesées. L'examen histologique d'un certain nombre de glandes à venin, prélevées à différentes périodes du cycle annuel, nous a montré qu'il ne se produisait, en apparence, aucune modification morphologique au cours de la latence hivernale : nous n'avons pas jugé indispensable à notre travail de poursuivre des recherches dans ce sens. Par contre, aucun travail n'ayant été fait, à notre connaissance, sur les variations quantitatives annuelles du venin chez les Vipéridés, il nous a semblé utile de donner ici l'ensemble des résultats de nos pesées chez *Vipera aspis*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements de venin ont été effectués sur des Vipères vivantes, dans la grande majorité des cas, ou sur des Vipères venant d'être décapitées, suivant la technique suivante : la Vipère est saisie au niveau de l'articulation des maxillaires puis, grâce à un certain mouvement des doigts, on provoque à la fois l'ouverture de la bouche, l'érection des crochets, et l'expression totale du venin contenu dans les glandes.

Toutes les pesées ont été effectuées après dessiccation du venin. Les données utilisées ont été fournies par les prélèvements pratiqués sur 589 Vipères aspic adultes. L'envenimation expérimentale a été réalisée par des injections intra-musculaires de solution de venin dilué au 1/2 000°.

RÉSULTATS

1. Prélèvements de venin au cours du cycle annuel

Les résultats des pesées effectuées sur des Vipères fraîchement capturées dans la nature, au cours de leur période d'activité (mars à octobre), sont donnés dans le tableau I. Nous avons fait figurer dans le tableau II les résultats des prélèvements effectués sur des Vipères sacrifiées au cours de leur latence hivernale (décembre et janvier), ainsi que ceux des Vipères capturées dans la nature à leurs premières sorties : janvier, février, ou mars.

L'examen des résultats des pesées individuelles montre que la capacité des glandes venimeuses de *Vipera aspis* est très supérieure à ce qui était admis jusqu'ici (1); nous pouvons affirmer que la quantité totale de venin d'une Vipère adulte est de 30 à 35 mmg, et même vraisemblablement plus chez certaines vieilles bêtes.

L'écart type entre les pesées est beaucoup trop variable pour que la moyenne mensuelle ait une signification quelconque. Par contre, la comparaison entre les prélèvements faits au cours de la période d'activité et ceux de la latence hivernale peut être établie d'après la fréquence des doses obtenues. Pendant la période d'activité, on peut distinguer 3 groupes :

-- le premier, le plus important, comprend des Vipères dont les glandes contiennent de 3,5 à 12 mmg de venin : il s'agit d'animaux venant de manger, et par conséquent d'utiliser leur venin. Toutefois, il est à noter que les glandes ne sont jamais complètement vides, sauf en cas de morsures répétées (captures du sujet dans de mauvaises conditions techniques).

— le deuxième lot est formé par des sujets qui ont partiellement reconstitué leurs réserves : de 14 à 24 mmg de venin.

— enfin l'on rencontre, plus rarement, des Vipères dont les

(1) 10 à 25 mmg, selon Marie PHISALIX (1922).

glandes sont pleines : généralement 30 mmg; maximum connu 34,4 (1).

Les prélèvements effectués au cours de l'hivernage, ou pendant les premières sorties, montrent que ces 3 groupes existent également pendant la latence hivernale, avec quelques modifications.

— les 3/4 des animaux hivernent avec une dose de venin inférieure à la moitié de la capacité totale de leurs glandes. A l'intérieur de ce groupe existe un mode de 11 mmg.

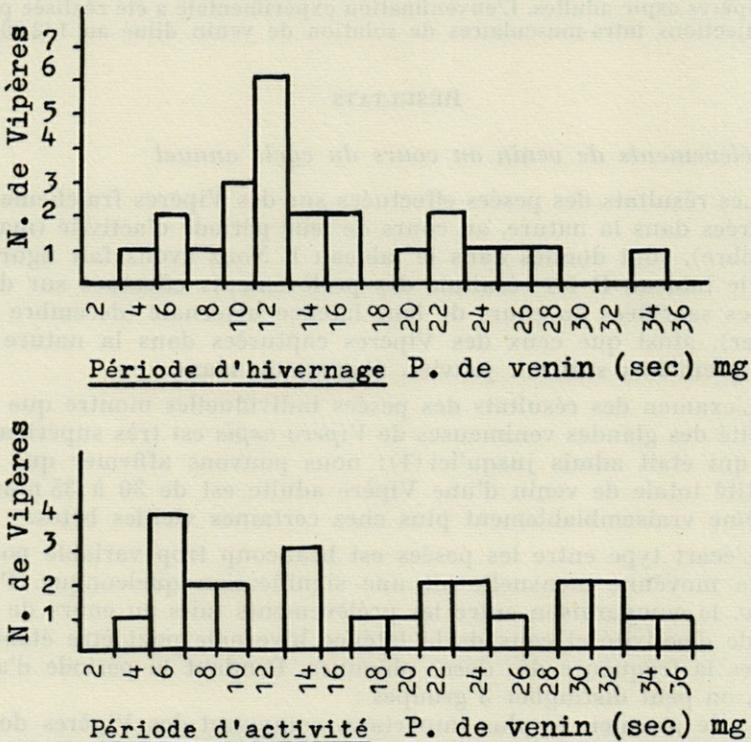


Fig. 15. — Fréquence des doses de venin obtenues chez *V. aspis* pendant sa période d'activité et pendant sa latence hivernale. En abscisses : poids du venin (sec) en milligrammes. En ordonnées : nombre de Vipères.

— les Vipères qui forment le second groupe ont une réserve de venin représentant les 2/3 ou les 3/4 de leur dose totale.

— la réplétion totale des glandes ne se rencontre que rarement et les Vipère de cette catégorie demeurent l'exception.

(1) Prélèvement effectué le 9/V/60 chez un mâle de 65 cm.

Il est peu probable que la réserve de venin varie quantitativement entre le début et la fin de la période d'hivernage. La dose moyenne par sujet, établie d'après les prélèvements effectués au cours de l'hivernage (13,9 mmg), est pratiquement égale à celle obtenue avec les prélèvements des Vipères capturées à leur première sortie (13,6 mmg).

2. Envenimation expérimentale

Dans le but de rechercher une éventuelle variation de la toxicité du venin pendant l'hivernage, nous avons effectué une expérimentation sur Souris blanches, avec deux lots de venin : le premier

TABLEAU I
Prélèvements de venin pendant la période d'activité

Dates	Prélèvements	Dose totale	Moyenne par Vipère
mars 1950	52 <i>Vipera aspis</i>	440 mmgrs	8,5 mmgrs
— 1951	3 » »	45	15
— 1951	5 » »	111,5	22
— 1951	9 » »	146,5	16,2
— 1951	1 » »	21	21
— 1951	9 » »	134	15
— 1951	24 » »	270	11,2
— 1951	8 » »	165	20,5
— 1953	104 » »	1 131	10,75
— 1955	55 » »	800	16
12/ 3/1958	1 » »	9,5	9,5
21/ 3/1958	1 » »	3,5	3,5
avril 1950	50 » »	470	9,5
15/ 4/1950	1 » »	33	33
avril 1955	6 » »	90	15
— 1955	28 » »	366	13
— 1955	1 » »	10,5	10,5
9/ 4/1959	16 » »	186	11,6
20/ 4/1959	11 » »	142	12,9
14/ 4/1959	21 » »	177	8,5
mai 1949	6 » »	95	15,5
— 1949	4 » »	50	12,5
— 1953	7 » »	79	11
8/ 5/1959	22 » »	207	9,4
13/ 5/1959	1 » »	24	24

Dates	Prélèvements	Dose totale	Moyenne par Vipère
26/ 5/1959	10 » »	162	16,2
9/ 5/1960	1 » »	34,4	34,4
6/ 6/1959	10 » »	114	10,4
11/ 6/1960	1 » »	27,4	27,4
11/ 6/1960	1 » »	31,1	31,1
20/ 6/1960	1 » »	17,5	17,5
juillet 1959	8 » »	157	19,6
— 1951	1 » »	4	4
août 1954	37 » »	334	9
22/ 8/1960	1 » »	4	4
22/ 8/1960	1 » »	10	10
22/ 8/1960	1 » »	11	11
22/ 8/1960	1 » »	4	4
24/ 8/1960	1 » »	7	7
24/ 8/1960	1 » »	4	4
24/ 8/1960	1 » »	9	9
30/ 8/1960	1 » »	6	6
14/ 9/1949	1 » »	28	28
2/ 9/1960	1 » »	20	20
7/ 9/1960	1 » »	18	18
26/ 9/1960	1 » »	30	30
oct. 1949	10 » »	95	9,5
— 1951	9 » »	37	4
— 1951	1 » »	14	14
— 1952	8 » »	143	18
— 1953	3 » »	61	20
26/10/1956	1 » »	16,5	16,5

recueilli sur des Vipères en activité, le second provenant d'animaux en hivernage.

Un premier groupe de Souris fut soumis à des injections de venin prélevé en avril : nous avons obtenu une dose minima mortelle de 0,05 mmg, soit 2 mmg/kg de poids vif. Cette valeur est exactement la même que celle trouvée par BOQUET (1948), toutefois, dans ce dernier cas, la date de prélèvement du venin n'est pas mentionnée.

Un second lot de souris fut ensuite expérimenté avec du venin prélevé en décembre sur des Vipères en hivernage. La dose minima mortelle obtenue fut identique : 0,05 mmg par Souris.

DISCUSSION

L'hypothèse de DYCHE (1909), fondée sur une observation effectuée dans de mauvaises conditions, et selon laquelle les glandes de Rattlesnake seraient vides pendant l'hivernage, se trouve infirmée par les données recueillies chez *Vipera aspis*. D'autre part, les résultats obtenus semblent indiquer que la toxicité du venin de *Vipera aspis* est la même en hiver qu'en été; mais nous estimons que ces données n'ont pas la valeur d'une certitude. En effet, toutes les recherches expérimentales sur les variations de toxicité du venin effectuées jusqu'ici — y compris les nôtres — ont été faites à partir de lots de venin comportant les prélèvements de plusieurs Vipères. Or il existe, en dehors des variations géographiques (CESARI, BAUCHE, BOQUET, 1935; PHISALIX, 1939; VELLARD, 1937-38), des différences de toxicité très importantes entre des lots de venin théoriquement identiques. C'est ainsi que le titrage de la récolte annuelle de venin de *V. aspis*, à l'Institut Pasteur, montre des variations annuelles de 0,25 à 0,40 mmg/kg de poids (Lapin). Précisons qu'il s'agit d'une quantité moyenne annuelle de 150 g de venin, soit environ 15 000 Vipères capturées chaque année par les mêmes chasseurs, dans les mêmes localités, et aux mêmes époques de l'année. L'ensemble de ces conditions devrait donc éliminer une grande partie des facteurs de variation, et pourtant les différences annuelles de toxicité restent importantes.

Il serait indispensable, pour aborder le problème des variations de toxicité avec des données parfaitement précises, d'effectuer des titrages individuels sur chaque Vipère : des comparaisons pourraient alors être établies entre les sujets capturés dans des conditions identiques de dates et de lieu. Toutefois, la faible quantité de venin fournie par chaque Vipère impose l'emploi de Souris comme animaux d'expérience, et leur sensibilité amène toujours une certaine imprécision dans les résultats. Il nous était impossible, pour des raisons matérielles, d'entreprendre ce travail; dans l'état actuel de nos recherches nous pouvons seulement constater que le venin de *V. aspis* reste toxique pendant la latence hivernale, et que sa toxicité est alors vraisemblablement voisine, ou égale, à celle de la période d'activité.

Les écarts importants observés entre les prélèvements effectués au cours de la période d'activité permettent de penser que la mise en charge des glandes à venin est liée, dans une certaine mesure, à l'alimentation : la reconstitution des réserves serait de l'ordre d'une dizaine de jours. Les glandes venimeuses des Vipères qui entrent en hivernage peuvent donc se trouver à n'importe quel stade de leur fonctionnement, de la vacuité subtotale à la réplétion

TABLEAU II
Prélèvements au cours de la latence hivernale
et des premières sorties

Dates	Prélèvements	Dose totale	Moyenne par Vipère	
15/12/59	1 <i>Vipera aspis</i>	26 mmgrs	26 mmgrs	Latence hivernale
15/12/59	1 » »	9,5	9,5	
15/12/59	1 » »	8	8	
15/12/59	1 » »	6	6	
15/12/59	1 » »	33,5	33,5	
12/ 1/58	1 » »	11	11	
12/ 1/58	1 » »	11	11	
12/ 1/58	1 » »	11	11	
12/ 1/58	1 » »	12	12	
12/ 1/58	1 » »	11	11	
27/ 1/59	3 » »	25	8,3	Premières sorties
30/ 1/60	1 » »	24	24	
26/ 2/57	1 » »	21	21	
26/ 2/57	1 » »	11	11	
2/ 2/58	1 » »	14	14	
14/ 2/58	1 » »	20	20	
15/ 2/58	1 » »	13	13	
27/ 2/59	2 » »	41	20,5	
25/ 2/59	1 » »	22	22	
28/ 2/60	1 » »	10	10	
28/ 2/60	1 » »	9,5	9,5	
28/ 2/60	1 » »	4	4	
28/ 2/60	1 » »	19	19	
28/ 2/60	1 » »	5	5	
7/ 3/56	1 » »	15,5	15,5	
9/ 3/56	1 » »	3,5	3,5	

complète, suivant la date de leur dernière ingestion de nourriture. Cependant, lorsque la digestion n'est pas assez avancée au moment de l'entrée en hivernage, il se produit une régurgitation de la proie et l'animal débute sa latence hivernale avec des glandes presque vides : c'est ce qui se produit chez les Vipères dont les pesées montrent une dose de venin de l'ordre de 5 mmg. Par contre, lorsque la digestion est complètement terminée à la fin d'octobre,

les glandes restent en charge pendant toute la latence hivernale. Mais, quel que soit le stade auquel se trouvent les glandes, il semble certain qu'elles y demeurent jusqu'au premier repas de printemps qui, comme nous l'avons déjà vu, peut n'avoir lieu que plusieurs semaines après les premières sorties des mâles.

CONCLUSIONS

Les prélèvements de venin effectués sur *Vipera aspis* dans la nature montrent que :

1° Pendant la période d'activité, le contenu des glandes est très variable : de la sub-vacuité (5 mmg) à la réplétion totale (maximum observé : 34,4 mmg).

2° Pendant la latence hivernale, les mêmes variations quantitatives s'observent; on note cependant un mode de 11 mmg.

3° La quantité de venin trouvée chez une Vipère en hivernage dépend de l'état de remise en charge de ses glandes au moment de son entrée en hivernage. Il semble que l'état de réplétion des glandes reste ensuite le même, pendant toute la latence hivernale, jusqu'au premier repas de printemps.

4° L'envenimation expérimentale sur Souris montre que le venin reste toxique au cours de la latence hivernale, et que sa toxicité est alors comparable, sinon égale, à celle que l'on observe au cours de la période d'activité.

CHAPITRE II

CYCLE SEXUEL

ET ÉVOLUTION DES CORPS GRAS

INTRODUCTION

Le cycle sexuel des Serpents est actuellement bien connu, particulièrement chez *Vipera aspis* où les premières données sur l'évolution annuelle des organes génitaux ont été fournies, dès 1891, par ROLLINAT. Le cycle sexuel des mâles a été ensuite parfaitement défini, chez *Vipera berus* au Danemark, par l'étude histologique de VOLSOE (1944). La mise au point complète du cycle sexuel chez *V. aspis* vient d'être faite dans le récent travail de SAINT GIRONS (1957); aussi nous limiterons-nous, dans le cadre de ce travail, à en donner un simple résumé.

L'étude du cycle reproductif des femelles a montré qu'il existait une corrélation entre la variation des corps gras et les différentes phases du cycle sexuel. Chez les mâles se produisent également des variations annuelles qui, comme chez les femelles, sont liées au cycle sexuel. Nous avons donc été amené à grouper, dans un même chapitre, le résumé des données sur le cycle sexuel de *Vipera aspis* et l'étude de l'évolution annuelle des corps gras.

1. CYCLE SEXUEL

A. Cycle sexuel des femelles

L'observation de *V. aspis* dans la nature a montré que l'on pouvait trouver, au printemps :

- des femelles qui ne s'accouplaient ni ne se reproduisaient;
- des femelles qui s'accouplaient, mais ne se reproduisaient pas;
- des femelles qui s'accouplaient et se reproduisaient.

En été, le pourcentage des femelles gestantes est, en moyenne et selon les années, de 25 à 35 % dans le centre de la Loire-Atlantique, de 40 à 67 % dans le Sud du département.

L'étude anatomo-histologique de l'appareil génital des femelles (fig. 16) montre que :

- 1) chez *V. aspis*, selon les individus et les localités, le cycle sexuel des femelles dure de 1 à 4 ans.
- 2) tous les 2 ans, en moyenne, dans le Sud de la Loire-Atlantique, tous les 3 ans, en moyenne, dans le centre du département,

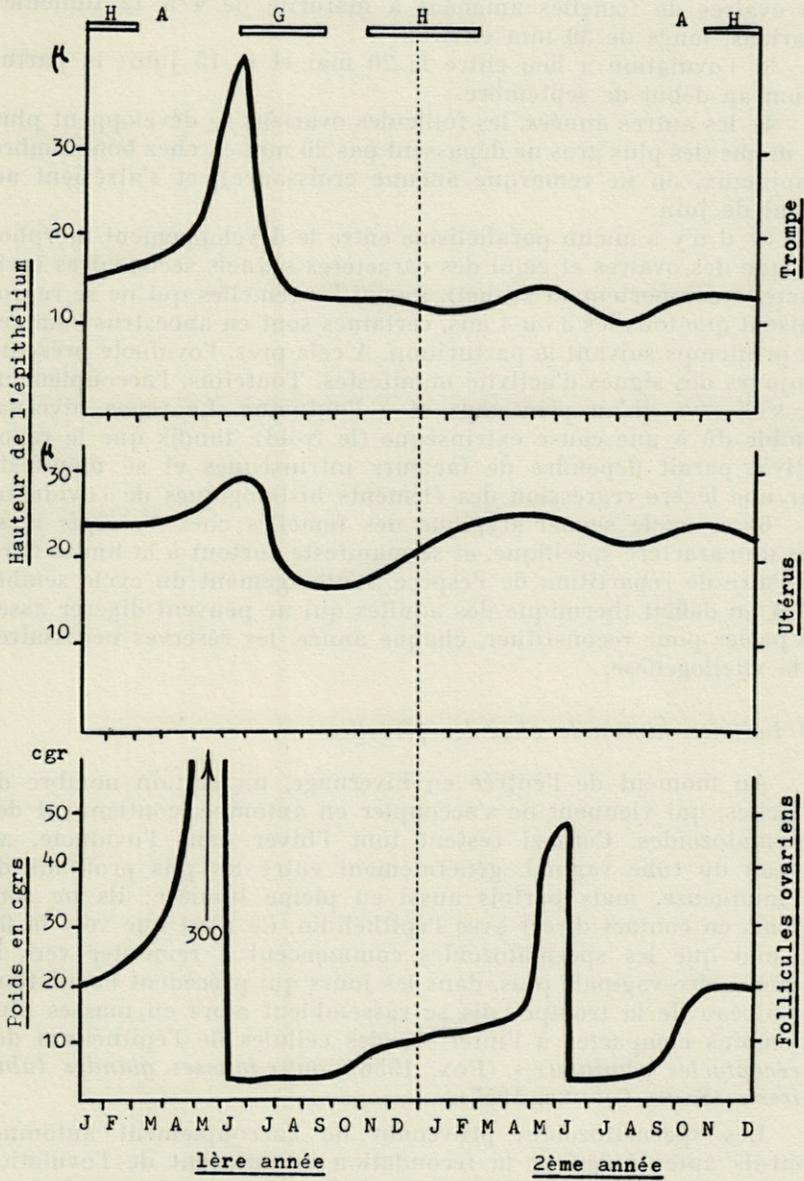


Fig. 16. — Variations, au cours du cycle biennal, de la hauteur de l'épithélium de la trompe et de l'utérus, et du poids du plus gros follicule ovarien. En abscisses : temps en mois. En ordonnées : poids et hauteurs. Hivernage : H; gestation : G; accouplements : A.

les ovaires de femelles amènent à maturité de 4 à 12 follicules ovariens, longs de 30 mm environ.

3) l'ovulation a lieu entre le 20 mai et le 15 juin; la parturition au début de septembre.

4) les autres années, les follicules ovariens se développent plus ou moins (les plus gros ne dépassent pas 20 mm et, chez bon nombre d'animaux, on ne remarque aucune croissance), et s'atrévient au début de juin.

5) il n'y a aucun parallélisme entre le développement morphologique des ovaires et celui des caractères sexuels secondaires (oviducte et comportement sexuel). Parmi les femelles qui ne se reproduisent que tous les 3 ou 4 ans, certaines sont en anoestrus complet au printemps suivant la parturition. A cela près, l'oviducte présente toujours des signes d'activité manifestes. Toutefois, l'accouplement ne s'observe qu'au printemps et à l'automne. Le repos hivernal semble dû à une cause extrinsèque (le froid), tandis que le repos estival paraît dépendre de facteurs intrinsèques et se manifeste par une légère régression des éléments histologiques de l'oviducte.

6) ce cycle sexuel atypique des femelles chez *V. aspis* n'est pas un caractère spécifique, et se manifeste surtout à la limite nord de l'aire de répartition de l'espèce. L'allongement du cycle semble dû à un déficit thermique des adultes qui ne peuvent digérer assez de proies pour reconstituer, chaque année, les réserves nécessaires à la vitellogénèse.

B) Latence hivernale chez les femelles

Au moment de l'entrée en hivernage, un certain nombre de femelles, qui viennent de s'accoupler en automne, contiennent des spermatozoïdes. Ceux-ci restent tout l'hiver dans l'oviducte, au niveau du tube vaginal, généralement entre les plis profonds de la muqueuse, mais parfois aussi en pleine lumière; ils ne sont jamais en contact direct avec l'épithélium. Ce n'est que vers la fin de mai que les spermatozoïdes commencent à remonter vers la région utéro-vaginale puis, dans les jours qui précèdent l'ovulation, au niveau de la trompe: ils se rassemblent alors en masses plus ou moins compactes à l'intérieur des cellules de l'épithélium des « réceptacles séminaux » (FOX, 1956), ou « fausses glandes tubulaires » (SAINT GIRONS, 1957).

Les spermatozoïdes provenant de l'accouplement automnal sont-ils aptes à opérer la fécondation au moment de l'ovulation suivante (juin), c'est-à-dire au bout de 8 ou 9 mois? De nombreuses observations et expériences, effectuées chez les Reptiles, rendent ce fait extrêmement probable: ROLLINAT (1928) chez *Coronella austriaca*; WOODWARD (1933) chez *Causus rhombeatus*; GLOYD (1934)

chez *Agkistrodon mokasens*; KOPSTEIN (1938) chez *Natrix vittata*, *N. subminiata*, *N. chryserga*, *Boiga multimaculata*; HAINES (1940) chez *Leptodeira annulata*; RAHN (1940) chez *Thamnophis sirtalis*; TRAPIDO (1940) chez *Storeira dekayi*; CARSON (1945) chez *Drymarchon corais*; ATSATT (1953) chez *Microsaura pumilla*; HILDEBRAND (1929) chez *Malaclemys terrapin*.

Chez *Vipera aspis*, l'utilisation des spermatozoïdes d'automne pour la fécondation vernale n'a pu être démontrée. Dans la nature, les femelles de cette espèce ne s'accouplent pas toujours en automne, notamment lorsque l'été est froid, mais elles le font sans exception au printemps, et la très longue survie des spermatozoïdes a donc assez peu d'importance.

Nous avons vu précédemment, lors de l'étude de l'activité d'automne, dans quelle mesure un été présentant des conditions climatiques très défavorables pouvait retarder la parturition. Dans les cas extrêmes de certaines années froides et humides cela peut aboutir à la prolongation de la gestation pendant l'hivernage. Des cas indiscutables ont été cités chez *V. berus* : une femelle gestante le 12 mars, près de Hambourg (HEIFFE, 1891); une autre le 28 mars, en Norvège (WOLLEBACK, 1918); plusieurs durant l'hivernage en Finlande (VANAMO, 1938); une femelle gestante dans le Northumberland (FIELD, 1907) cité par SMITH (1951); une autre le 20 avril, dans les Alpes, à 1 400 m (PESSNER, 1940-1944), ainsi qu'une femelle gestante de *V. aspis hugyi* trouvée au mois de mai, en Calabre, par le même auteur.

Chez *V. aspis*, dans l'Ouest de la France, des cas analogues n'avaient jamais été signalés. C'est seulement à la suite de l'été, particulièrement froid et humide, de 1958 que nous avons observé : chez une femelle en hivernage (16 déc.), 3 vipéreaux morts dans les oviductes; chez une autre, sortie précocement dans la nature le 26 janvier, et morte peu de jours après sa capture, 4 vipéreaux — semblant presque à terme — dans les oviductes.

C. Cycle sexuel des mâles

Il existe, chez les mâles de *Viperas aspis*, deux périodes annuelles d'activité sexuelle : l'une vernale (mars-avril), l'autre automnale (septembre-octobre). L'évolution des testicules et du segment sexuel du rein au cours de l'année montre les faits suivants (fig. 17) :

1) Le poids des testicules et le diamètre des tubes séminifères présentent un minimum assez bref à la fin de juin, tandis que le développement reste important toute l'année.

2) L'activité spermatogénétique tend à être continue chez *Vipera aspis*. Sauf à la fin de l'hiver — où il n'y a plus de spermato-

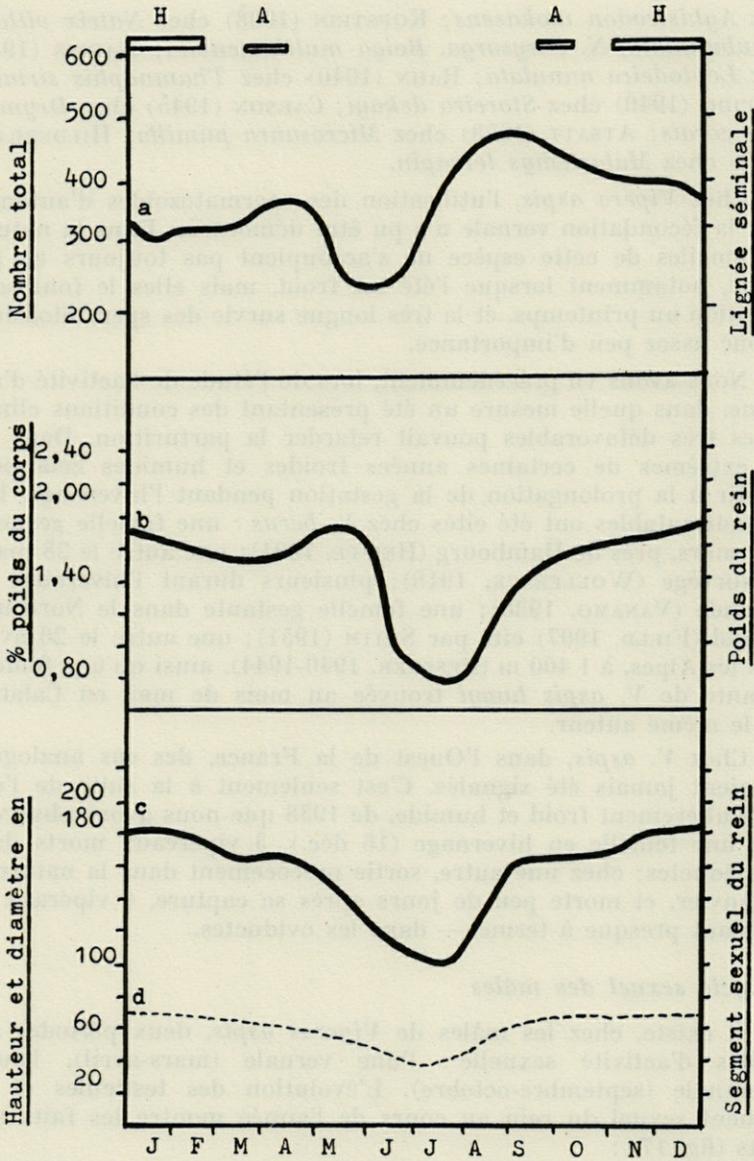


Fig. 17. — Variations saisonnières : a, du nombre absolu des éléments de la lignée séminale, visibles sur une coupe transversale de $7,5 \mu$ d'épaisseur, d'un tube séminifère de *V. aspis*; b, du poids du rein, en % du poids du corps; c, du diamètre du segment sexuel du rein; d, de la hauteur de l'épithélium du segment sexuel du rein. En abscisses : temps en mois; hivernage : H; accouplements : A.

zoïdes dans les tubes séminifères — tous les éléments de la lignée séminale sont toujours représentés. Cependant, la spermiogenèse est beaucoup plus intense à deux périodes de l'année : en mai et en août-septembre.

3) Le nombre des cellules interstitielles du testicule varie beaucoup d'un individu à l'autre et présente, peut-être, un maximum à la fin de mai. Le cycle saisonnier d'une cellule interstitielle est plus net : minimum en été, maximum en hiver.

4) Les variations saisonnières des caractères sexuels secondaires des mâles (canal de l'épididyme, segment sexuel du rein, comportement sexuel) sont analogues à celles de la majorité des Serpents de la zone tempérée; involution nette en juillet, activité continue le reste du temps. Pourtant, le comportement sexuel ne se manifeste que du début de septembre au milieu de mai, avec interruption au cours de l'hivernage.

2. EVOLUTION DES CORPS GRAS

A. Variation des corps gras chez les femelles

L'examen du poids des corps gras aux différents stades du cycle sexuel montre qu'il existe un rapport assez étroit entre ces deux éléments. Nous prendrons comme exemple les cas d'une femelle à cycle biennal, le plus fréquemment observé chez les Vipères utilisées au cours de ce travail (fig. 18).

La diminution du poids des corps gras commence avec la phase active de la vitellogenèse et continue pendant toute la gestation : au printemps, la masse des corps gras représente environ 12 % du poids du corps, et à la fin de l'été, aussitôt la parturition, leur valeur n'est que de 3 %, en moyenne. Le maximum observé chez une femelle est de 18,5 %, en avril. Il est possible que l'explication de VOLSOE (disparition mécanique des corps gras due à l'encombrement de la cavité générale) explique pourquoi les Vipères n'engraissent pas pendant la gestation, alors que l'augmentation du poids de leurs œufs est due à l'absorption d'eau, uniquement. Mais le poids des corps gras commence à diminuer dès le mois d'avril, or, à ce moment, aucun effet mécanique ne peut être sérieusement retenu. Après la parturition, le poids des corps gras augmente un peu, mais la latence hivernale amène à nouveau une légère perte de poids. Pratiquement il faut toute une saison active à une post-parturiente pour reconstituer ses réserves; c'est ce qui se produit dans la deuxième année du cycle biennal. En effet, pour permettre l'élaboration en deux mois (avril-mai) d'œufs qui représentent jusqu'à 20 % du poids au moment de la ponte ovulaire, il serait nécessaire que la digestion des proies fût assez rapide. Il semble

que ce n'est pas le cas et que l'appoint de réserves soit indispensable pour permettre à la vitellogenèse de s'accomplir complètement. L'examen des femelles montre qu'aucune ne développe de gros ovules aptes à être pondus si elle ne possède en mars-avril des corps gras d'un poids supérieur à 7 % du poids du corps et donc, en tenant compte des pertes durant l'hivernage, à 10 % au mois d'octobre.

En résumé, les femelles que l'on rencontre au printemps (mars) appartiennent généralement à l'un des groupes suivants :

1° Femelles très grasses (poids des corps gras égal à 12 % en moyenne du poids du corps) qui amènent à maturation de gros follicules et entrent en oestrus.

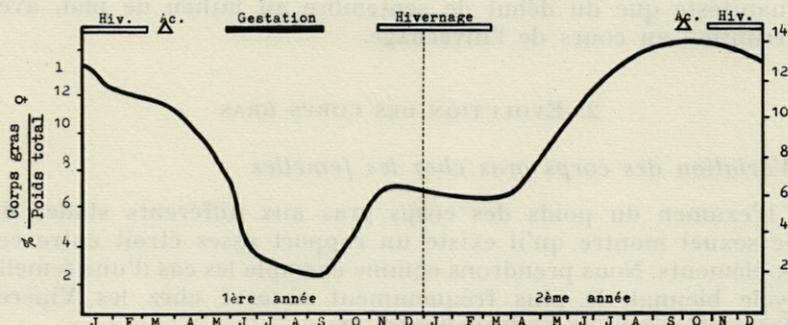


Fig. 18. — Pourcentage du poids des corps gras chez *V. aspis* femelle au cours du cycle reproductif biennal. Hivernage : H; gestation, G; accouplements : A. En ordonnées : % en gr poids corps gras / poids du corps. En abscisses : dates.

2° Femelles moins grasses (corps gras = 6 % en moyenne) qui ne peuvent terminer leur vitellogenèse, et n'entreront en oestrus qu'en automne.

Nous pouvons donc en conclure :

1° que la présence de corps gras bien développés est une condition nécessaire, mais non suffisante, pour que la croissance des follicules ovariens débute.

2° que la durée totale d'un cycle reproductif, d'une ponte à l'autre, dépend de la rapidité avec laquelle l'animal peut reconstituer ses réserves et donc, en dernière analyse, de la température.

B. Variations des corps gras chez les mâles

Les variations des poids des corps gras chez les mâles montrent que l'évolution annuelle est caractéristique (fig. 19).

A la fin de la période d'hivernage (fin février) les corps gras représentent 4 % du poids du corps, en moyenne; leur pourcentage s'abaisse ensuite progressivement au printemps jusqu'à la fin de la période d'activité sexuelle, où il atteint sa valeur la plus basse de l'année : 2,7 %. Du mois de mai au mois d'août, on note une augmentation régulière des corps gras qui atteignent leur poids maximum vers la fin d'août : 4,8 %. Le pourcentage maximum observé chez un mâle est de 8,9 %, en août. Pendant le mois de septembre, seconde période d'activité sexuelle, on observe à nouveau une perte de poids, moins importante cependant que celle observée après l'accouplement de printemps : les corps gras repré-

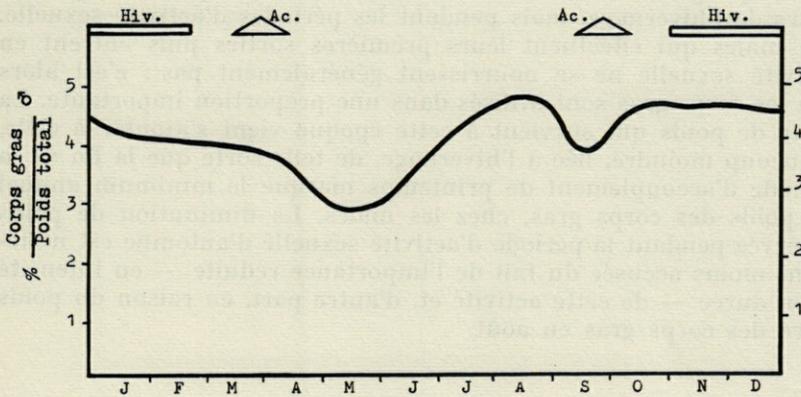


Fig. 19. — Pourcentage du poids des corps gras de *V. aspis* mâle au cours du cycle annuel d'activité et de l'hivernage. Hivernage : H; accouplements : A. En ordonnées : % en gr poids corps gras / poids du corps. En abscisses : dates.

sentent encore 3,5 % du poids du corps en septembre. Les mâles reconstituent rapidement leurs réserves en octobre et, au moment de l'entrée en hivernage, les corps gras atteignent 4,5 % du poids du corps, en moyenne. Ce chiffre reste le même jusqu'en décembre, et c'est seulement à partir de janvier qu'on note une faible diminution : 4,35 %.

Les résultats des pesées mensuelles effectuées sur une Vipère aspic mâle, dans la nature, par SAINT GIRONS (1952), montrent une courbe annuelle à peu près identique à celle que nous avons obtenue d'après les variations moyennes des corps gras. L'ensemble de ces données met en valeur deux facteurs principaux pouvant déterminer les variations des corps gras au cours du cycle annuel : l'hivernage et l'activité sexuelle. Contrairement à l'opinion généralement répandue, les réserves graisseuses ne sont pas utilisées, ou plutôt ne le sont que dans de très faibles proportions, pendant

la latence hivernale. Au cours des mois d'hiver (novembre à février) le pourcentage des corps gras ne s'abaisse que de 0,5 %, environ, et cette perte de poids ne se produit pratiquement qu'en janvier et février. Selon VOLSOE, la chaleur totale produite par une Vipère adulte pendant 5 mois d'hivernage à + 5° serait de 10,9 calories, et correspondrait à la combustion de 1,2 g de graisse. Mais la perte totale de poids (2,7 %) accusée par une Vipère hivernant dans la nature semble indiquer que la diminution du poids de l'animal n'est pas seulement due à l'utilisation d'une partie des corps gras; il existe, très vraisemblablement, une perte de poids au niveau de nombreux tissus. Ceci nous montre que la fonction essentielle des corps gras est de servir de réserve énergétique, non pas au cours de l'hivernage, mais pendant les périodes d'activité sexuelle. Les mâles qui effectuent leurs premières sorties puis entrent en activité sexuelle ne se nourrissent généralement pas : c'est alors que les corps gras sont utilisés dans une proportion importante. La perte de poids qui survient à cette époque vient s'ajouter à celle, beaucoup moindre, liée à l'hivernage, de telle sorte que la fin de la période d'accouplement de printemps marque le minimum annuel du poids des corps gras, chez les mâles. La diminution de poids observée pendant la période d'activité sexuelle d'automne est nettement moins accusée du fait de l'importance réduite — en intensité et en durée — de cette activité et, d'autre part, en raison du poids élevé des corps gras en août.

CONCLUSION

Les variations annuelles des corps gras, chez *Vipera aspis*, s'effectuent de la manière suivante :

1° Chez les deux sexes, la perte de poids au cours de l'hivernage est très faible.

2° L'utilisation principale des corps gras a lieu :

— chez les mâles, au cours des deux périodes annuelles d'activité sexuelle, et surtout de celle de printemps;

— chez les femelles, au cours de la vitellogenèse.

3° La reconstitution des réserves de corps gras est différente chez les 2 sexes :

— chez les mâles, elle se produit deux fois par an : en été et en automne;

— chez les femelles, dans le cas d'un cycle reproductif biennal, elle a lieu pendant la deuxième année du cycle;

— le pourcentage maximum absolu est deux fois plus élevé chez la femelle que chez le mâle, à longueur égale.

CHAPITRE III

HÉMATOLOGIE

INTRODUCTION

La découverte de globules nucléés dans le sang des Vertébrés Poecilothermes est contemporaine des premières observations microscopiques de LEEUWENHOEK et SWAMMERDAM. Mais les premiers travaux concernant la cytologie sanguine des Vertébrés à globules rouges nucléés ne sont apparus que vers le milieu du XIX^e siècle (GULLIVER, 1842; MILNE-EDWARDS, 1856). Ils furent suivis de ceux de HAYEM (1879), Mac CALLUM (1890), NEUMANN (1896) et de DEKHUYZEN (1892), sur les Amphibiens et de GIGLIO-TOSS (1898) sur les Sauropsidés. Les recherches de GRUNBERG (1901) et de WERZBERG (1911) apportèrent les premiers éléments d'hématologie comparée chez les Lacertiliens; elles furent complétées par les données d'ALDER et HUBER (1923) sur *Lacerta, Anguis, Emys* et *Tarentola*, et de SABRAZES et MURATET (1924) sur *Lac. muralis*. Les études de cytologie comparée sur les leucocytes des Vertébrés, effectuées par LOEWENTHAL (1928, 1930, 1931), ont établi le leucogramme de quelques Reptiles — notamment de *Vipera aspis* et *Natrix natrix* — et signalé l'importance des éosinophiles chez les Reptiles. A la même époque, les travaux de BABUDIERI (1930) sur les Poissons, les Amphibiens et les Reptiles, établissent le leucogramme, les numérations d'érythrocytes et le taux d'hémoglobine de 5 espèces de Serpents (*V. aspis*, *V. ammodytes*, *Natrix natrix*, *Col. viridiflavus*, *Cor. austriaca*). Chez *V. aspis*, cet auteur trouve 571 000 et 751 660 érythrocytes/mm³, avec un taux d'hémoglobine de 39 à 45 %; en outre, il décrit chez *V. aspis* et *V. ammodytes*, une variété spéciale de cellule sanguine (*globulo reticolare*). ZYLBERZAC (1937) a décrit ces éléments sous le terme de *leucocytes réticulaires* et *spongieux*, chez *V. aspis*, *Nat. natrix*, *L. viridis*, *L. muralis*, *Anguis fragilis* et *Emys orbicularis*, et montré la nature lipidique de ces enclaves protoplasmiques. Le traité d'hématologie de DOWNEY (1938) concerne surtout la cytologie sanguine des Lézards, Tortues et Amphibiens, et passe les Serpents sous silence. Un certain nombre de travaux consacrés à la biochimie du sang fournissent des données sur les numérations d'érythrocytes et le taux d'hémoglobine: LUCK, KEELER (1939) chez *Crotalus atrox* et *oregonus*; HECHT, WALTERS, RAMM (1955) chez *Tropidophis pardalis*; HUTTON (1958) chez *Coluber constrictor flaviventris*, *Lampropeltis getulus*, *Agkistrodon piscivorus*, *Natrix sipedon pictiventris*. Peu d'autres travaux ont été consacrés aux éléments figurés du sang de Serpent: SLONIMSKI (1934) chez *Vip. russelii* et *Python regius*; WINTROBE (1933) sur les érythrocytes; BERGMAN (1957) sur les érythrocytes de 12 espèces de Java.

En ce qui concerne la faune de France, des données sur les numérations globulaires et le leucogramme ont été fournies par SALGUES (1937) chez 10 espèces de Serpents (tous ceux de Franc, sauf *V. berus*), par DASTUGUE (1942) chez *V. aspis*, et par M.C. SAINT GIRONS (1960) chez *V. berus*. Le nombre des érythrocytes par mm³, chez *V. aspis*, serait de

1 410 000 d'après SALGUES, avec un taux d'hémoglobine de 124 %, et de 512 000 à 1 152 000 selon DASTUGUE.

L'influence de facteurs hormonaux sur l'hématopoïèse a été démontrée, plus précisément en ce qui concerne la thyroïde (ARVY, 1949, 1951; M.C. SAINT GIRONS, 1961), et l'hypophyse (ARVY, GABE, STUTINSKY, 1948). Mais il existe, chez les Amphibiens et les Reptiles, un facteur saisonnier important, et de nombreux auteurs ont constaté une poussée érythropoïétique de printemps. Dès 1892, MARQUIS observe que l'hémogramme de Grenouille subit des variations cycliques annuelles, avec une plus grande richesse cellulaire au printemps; HOLZAPFEL (1937) constate, chez *Rana pipiens*, une diminution des érythrocytes en hiver, un nombre élevé au moment des périodes de reproduction, et une érythropoïèse printanière; chez *Bufo arenarum*, VARELA et SELLARES (1938) notent également une érythropoïèse de printemps; ARVY (1947) constate une augmentation des érythroblastes, chez *Rana temporaria* et *Bufo vulgaris*, à la fin de mars; VARICAK (1958) montre qu'il existe, chez *Salamandra* et *Triturus*, une courte période d'activité hématopoïétique au printemps.

De très rares recherches sur le cycle annuel des éléments figurés du sang ont été effectuées chez les Reptiles. MICHELS (1923) constate, chez les Tortues, une basophilie automnale (65 % chez *Chrysemys picta*), et une éosinophilie très marquée (75 % chez *Clemys leprosa*) en hiver. Chez des Tortues également (*Terrapene carolina* et *Pseudemys scripta elegans*) HUTTON et GOODNIGHT (1957) ont observé une augmentation des érythrocytes au cours de l'hivernage; CARMICHAEL et PETCHER (1945) ont pratiqué des examens de sang sur le même sujet de *Crotalus horridus* pendant sa période d'activité et d'hivernage : le nombre des érythrocytes est légèrement abaissé au printemps mais, selon ces auteurs, ce fait serait peut-être dû aux nombreux prélèvements sur le même sujet. Chez *V. aspis*, DASTUGUE (1942) trouve que le nombre des érythrocytes est le plus faible en mars, avril et mai, puis s'élève à partir de juin.

Depuis les travaux de VIERODT (1877) et de DUBOIS (1896), sur la Marmotte, de nombreux auteurs ont étudié le sang des Mammifères hibernants. La mise au point de cette question (KAYSER, 1957) met en évidence les faits suivants :

— Il se produit une réduction du volume du sang circulant, avec augmentation du taux d'hémoglobine, des globules rouges, et de l'hématocrite, suivi d'une hémodilution au moment du réveil; cette augmentation du taux des hématies et de l'hémoglobine existe aussi, bien que moins marquée, chez les animaux conservés actifs au froid. Par contre, la réduction du volume sanguin observée chez les Homéothermes refroidis serait d'origine différente (par frisson) de l'hémoconcentration de l'hibernant en sommeil.

— La leucopénie du sommeil hibernal, sur laquelle tous les auteurs semblent d'accord, est caractérisée, chez le Hamster, par une lymphopénie et une éosinopénie. Cette leucopénie est indépendante de la température du Hamster, donc aussi de la profondeur du sommeil; mais on l'observe aussi dans la narcose par hypothermie expérimentale. Au moment du réveil on constate une leucocytose avec neutrophilie et lymphopénie.

— Le retard considérable du temps de coagulation apparaît comme une adaptation biologique aux conditions de circulation très ralentie de l'hibernant en sommeil, et peut être attribué à une diminution de l'activité adrénérgique.

L'existence de différences dans le sang circulant, suivant le sexe, est connue chez certains Poïkilothermes : ARVY (1947) trouve, chez *Rana*

temporaria et *Bufo vulgaris*, des valeurs de l'érythrogramme plus élevées chez les mâles (450 000 et 300 000); chez une Tortue, *Terrapene carolina*, ALTLAND et THOMPSON (1958) observent un taux d'érythrocytes plus élevé chez le mâle (700 000 et 610 000), accompagné d'un taux d'hémoglobine supérieur chez le mâle, mais sans différence du leucogramme. Chez *V. berus* adulte en activité, M.C. SAINT GIRONS (1960) a constaté des variations du leucogramme, suivant le sexe, caractérisées par un taux de lymphocytes plus élevé chez la femelle, et des basophiles plus nombreux chez le mâle.

Dans le but d'étudier, chez *V. aspis*, les modifications de l'hémo-gramme au cours du cycle annuel, nous avons effectué un nombre important de nos prélèvements pendant la période d'activité. L'influence des facteurs propres à cette période (nourriture, mue, activité sexuelle, gestation) n'ayant jamais été étudiée, à notre connaissance, il nous était indispensable d'en déterminer les effets au niveau du sang, avant d'aborder l'étude des modifications liées à la latence hivernale.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements de sang ont été effectués sur 171 Vipères aspic : 65 mâles, 72 femelles et 34 jeunes. Ce dernier groupe est composé de : 21 vipéreaux sacrifiés à la naissance, ou prélevés dans oviductes en fin de gestation; 10 jeunes de 6 mois à 3 ans 1/2, en période d'activité; 3 vipéreaux en hivernage. Au cours de la période d'activité, 117 adultes (68 femelles et 49 mâles) ont été examinés; 19 Vipères ont été sacrifiées pendant leur latence hivernale. Au cours de cette période, le nombre des prélèvements a été limité par la quantité des Vipères qu'il nous était possible de faire hiverner dans des conditions écologiques identiques à celles de la nature. Nous avons choisi une majorité de mâles pour l'hivernage : le cycle reproductif biennal de *V. aspis* pouvait rendre complexe l'interprétation des données recueillies sur un petit nombre de femelles.

Les prélèvements de sang ont été effectués par décapitation des animaux, dans la plupart des cas. Toutefois, chez un certain nombre de mâles adultes en période d'activité, le sang a été recueilli par section de l'extrémité de la queue; un contrôle effectué par décapitation de quelques-uns de ces sujets nous a montré que les valeurs obtenues étaient pratiquement égales. Toutes les Vipères examinées au cours de leur période d'activité ont été sacrifiées dans un délai maximum de quelques jours après leur capture, sauf quelques femelles en fin de gestation : leur séjour en terrarium de plein air pendant 8 ou 15 jours nous a permis d'effectuer des prélèvements au cours de la parturition, et après un laps de temps déterminé depuis celle-ci. Les animaux en hivernage étaient décapités dans les 30 secondes suivant leur sortie de l'abri.

Les échantillons de sang étaient recueillis sur lames de verre, et les examens suivants faits immédiatement :

- numération des érythrocytes et des leucocytes (cellule hématimètre de MALASSEZ);
- taux d'hémoglobine (méthode de SALHI);
- frottis sur lames, ces dernières étant colorées 24 h après par la méthode de PAPPENHEIM (1907).

Le leucogramme de chaque Vipère a été établi suivant la nomenclature de BADUDIERI (1930); toutefois, nous avons classé sous la rubrique *divers* certaines cellules dont la présence dans le sang n'est qu'occasionnelle : plasmocytes, d'une part, et *globulo reticolare* (BABUDIERI, 1930) ou

leucocytes réticulaires et spongieux (ZYLBERZAC, 1937). Les thrombocytes n'ont pas été comptés en raison de leurs groupements fréquents qui amènent des écarts considérables dans les résultats. Le taux des érythroblastes a été déterminé pour 1 000 globules rouges.

RESULTATS

Le nombre des données recueillies est beaucoup trop important pour que nous puissions les rassembler en un seul tableau. Les résultats concernant le leucogramme et l'érythrogramme seront donc exposés successivement, en essayant de mettre en évidence, pour chaque catégorie cellulaire, les variations liées au cycle annuel et d'en préciser les facteurs. Dans ce but, les animaux ont été répartis en plusieurs groupes définis par le mode d'activité de chaque Vipère au moment de son prélèvement.

1. Erythrocytes

Les numérations des érythrocytes, portées dans le tableau III et la fig. 20, mettent en évidence :

1° une différence suivant le sexe : la valeur de l'érythrogramme des mâles est de 777 000 mm^3 , en moyenne; celle des femelles est de 601 000 mm^3 .

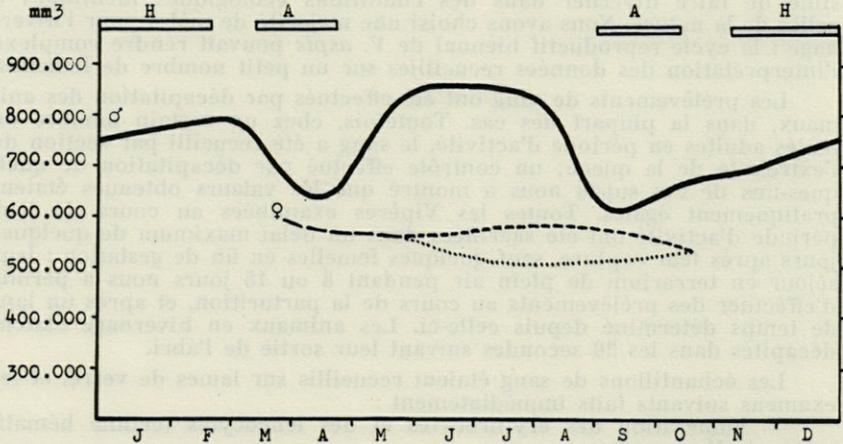


Fig. 20. — Cycle annuel des érythrocytes (moyenne des numérations) par mm^3 chez *V. aspis*. Mâles : ———; femelles : — — —; femelles gestantes :
Hivernage : H; accouplements : A.

2° l'existence d'un cycle annuel bien défini, chez les mâles : les valeurs les plus faibles s'observent pendant les deux périodes annuelles d'accouplement, et les valeurs les plus fortes au cours

TABLEAU III
Erythrocytes

Stade du cycle		Sujets	Valeur moyenne	Ecart-type
Mâles	fin janv. à début mars (1 ^{res} sorties)	7	(1) 847 000/mm ³	101,9
	fin mars - mi-avril (activ. sexuelle)	9	680 000	103,9
	fin avril	5	737 000	87,1
	mai-juin	5	905 000	84,2
	juillet - mi-août	5	896 000	93,8
	fin août-septembre (activ. sexuelle)	11	663 000	122,4
	octobre	7	720 000	70,7
	hivernage novembre ... décembre ...	6 6	730 000 812 000	86,6 31,0
Femelles	mars-avril (1 ^{res} sorties, act. sex.)	10	634 000	72,1
	juin :			
	gestantes	6	595 000	97,4
	non-gestantes	5	620 000	142,8
	juil.-août :			
	gestantes	19	565 000	104,4
	non-gestantes	7	627 000	47,0
	sept.-oct. :			
part. et p.p.	11	582 000	123,6	
non-gest.	5	578 000	33,1	
hivernage (décembre) ...	1	654 000		

de l'activité estivale. Au début octobre, le nombre des érythrocytes commence à augmenter et cette tendance se poursuit au cours de l'hivernage et jusqu'aux premières sorties de printemps. L'écart type le plus grand s'observe au cours des périodes d'accouplement, et le plus faible pendant l'hivernage, en décembre.

3° chez les femelles, le cycle annuel est peu marqué. On note cependant des valeurs de l'érythrogramme très légèrement plus élevées au printemps qu'en automne. Par contre, des différences plus nettes apparaissent au cours de la gestation : le nombre des érythrocytes commence à diminuer dès le début de celle-ci, atteint son minimum en juillet et août, puis tend à égaler, vers l'époque de la parturition, celui des femelles non gestantes. Chez les femelles egstantes, l'écart-type augmente régulièrement jusqu'à la partu-

(1) Pour simplifier les données, l'écart-type correspond au nombre de millier d'érythrocytes par mm³.

rition; chez les non gestantes, il présente un maximum en juin puis diminue de juillet à octobre.

4° la valeur moyenne de l'érythrogramme des vipéreaux à la naissance est de 625 000; chez les vipéreaux prélevés dans les oviductes peu avant, ou pendant, la parturition les valeurs obtenues sont analogues. On n'observe pas de différence suivant le sexe; en outre, nous avons constaté que, dans une même portée, il n'y a pas rapport direct entre la valeur moyenne de l'érythrogramme des jeunes et celui de la mère. Les valeurs sont d'ailleurs variables suivant les portées. Le nombre trop restreint de jeunes de 6 mois à 3 ans 1/2, sacrifiés au cours de leur période d'activité, ne nous a pas permis d'établir de classes d'âge; toutefois, nous avons constaté que les valeurs de l'érythrogramme étaient assez proches de celles des femelles.

2. Erythroblastes

Les résultats des numérations des érythroblastes ont été portés dans le tableau IV et la fig. 21, et montrent les faits suivants :

1° chez les mâles apparaît un cycle annuel très net : l'érythro-poïèse maximale est pré-hivernale, puis elle diminue régulièrement au cours de l'hivernage, des premières sorties et de l'activité sexuelle de printemps. Elle s'arrête dès la fin de celle-ci et demeure pratiquement nulle pendant la période estivale et le début de l'automne.

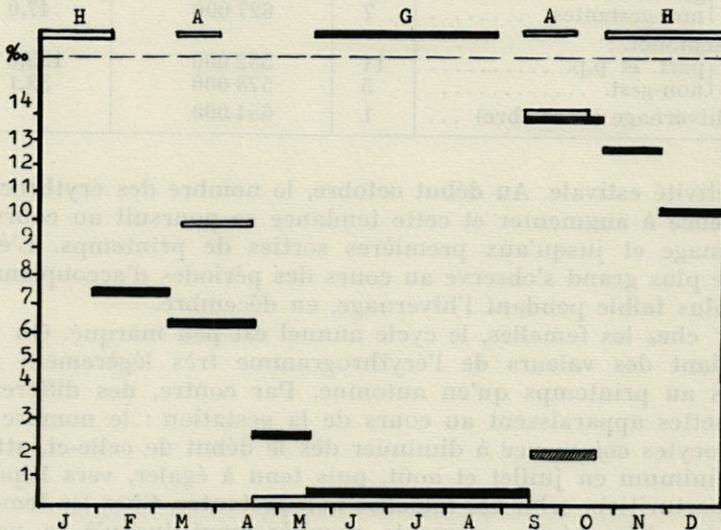


Fig. 21. — Cycle annuel des érythroblastes (moyenne des numérations) par mm³, chez *V. aspis*. Pour 1 000 érythrocytes. Mâles : ■ ; femelles : □ ; femelles post-parturientes : ▨ .

TABLEAU IV
Erythroblastes

Stade du cycle		Sujets	Valeur moyenne	Valeurs extrêmes	
Mâles	fin janv. à début mars (1 ^{res} sorties)	8	7,25/1 000	0 à 18	
	fin mars - mi-avril (activité sexuelle)	12	6,40	0 à 17	
	fin avril	5	2,60	1 à 5	
	mai à mi-septembre (activité estivale)	7	0,43	0 à 2	
	fin sept. - octobre	7	14,30	0 à 50	
	hivernage novembre ...	6	12,40	0 à 30	
	décembre ...	6	10,30	2 à 22	
Femelles	mars-avril (1 ^{res} sorties et act. sex.)	9	9,80	0 à 25	
	fin avril à mi-septembre (activité estivale)	30	0,30	1 à 3	
	mi-sept. - octobre	parturientes et post. part. ...	8	1,20	0 à 10
		non-gestantes ..	5	14,40	2 à 35
	hivernage (décembre) (post-parturiente)	1	1		

2° chez les femelles se retrouve un cycle identique. Cependant, on note un écart considérable entre l'érythropoïèse pré-hivernale des femelles non gestantes chez lesquelles elle est égale à celle des mâles à la même époque, et les parturientes et post-parturientes dont l'érythropoïèse est très faible; nous avons retrouvé ce fait chez une post-parturiente sacrifiée en décembre. En outre, on constate chez les femelles au cours de leurs premières sorties de printemps des valeurs supérieures à celles que l'on rencontre chez les mâles à la même époque.

3° la mue influence indiscutablement l'érythropoïèse : son action se fait sentir dans les jours qui la précèdent, cesse pendant celle-ci, de telle sorte que dans les jours suivants le nombre des érythroblastes tend à retrouver la valeur estivale, très basse.

4° la nourriture ne semble pas avoir d'action directe sur l'érythropoïèse : chez le mâle sacrifié alors qu'il digérait un Campagnol, capturé deux jours avant, nous n'avons pas observé d'érythroblastes.

5° chez les vipéreaux entre 1 h et 6 h après leur naissance on ne trouve des érythroblastes qu'exceptionnellement. L'érythropoïèse commence à se manifester seulement 24 h après : la valeur moyenne,

chez les vipéreaux de 1 à 8 jours, est de 8,7/1 000. Chez les jeunes de 3 mois, sacrifiés en décembre au cours de leur premier hivernage, on trouve de 3 à 5/1 000 érythroblastes, et ce taux est sensiblement le même au printemps (5/1 000). Par contre, il semble que l'activité érythroblastique pré-hivernale soit particulièrement marquée chez certains jeunes : nous avons noté, chez un jeune d'un mois à la fin d'octobre, 100/1 000 érythroblastes et 3 mitoses; chez un mâle d'un an, encore en activité au début de novembre, 130/1 000 érythroblastes et 12 mitoses.

3. Hémoglobine

Les déterminations colorimétriques du taux de l'hémoglobine ont fourni les données suivantes (tableau V) :

1° le taux d'hémoglobine moyen de *Vipera aspis* est de 70 %; les variations sont faibles (de 50 % à 75 %) et n'ont été rencontrées que chez un tiers des animaux, environ.

2° chez la majorité des Vipères en activité on n'observe pas de différences suivant le sexe. Toutefois, les valeurs les plus fortes

TABLEAU V
Hémoglobine

Age, sexe, stade du cycle	Nombre de sujets		Hémoglobine (SAHLI)
jeune en activité	1	1	50 %
jeune en activité	1	1	55 %
jeunes en activité	4		
jeunes à la naissance	2		
jeune femelle	1	9	60 %
femelle gestante	1		
femelle post-parturiente ...	1		
jeunes à la naissance	6		
jeune en activité	1	23	65 %
femelles gestantes	16		
mâle en activité	49		
mâle en hivernage (déc.) ..	6	124	70 %
femelle en activité	51		
jeunes à la naissance	5		
jeunes (1 jour à 1 mois) ...	13		
fem. non gest. (act. estiv.) .	2		
femelle (activité estiv.) ...	4	12	75 %
femelle (act. automnale) ..	2		
mâles hivernage (déc.)	4		

ont été presque toujours trouvées chez des mâles, particulièrement en automne et au début de l'hivernage.

3° chez les femelles, les valeurs inférieures à 70 % s'observent uniquement chez les femelles gestantes (une sur deux, environ).

4° chez les jeunes à la naissance on constate un taux de 70 % dans 1/3 des cas environ, et dans 2/3 des cas des valeurs plus basses (60 ou 65 %). De 1 jour à 1 mois (activité pré-hivernale), tous les vipéreaux ont un taux de 70 %. De 6 mois à 3 ans 1/2 les jeunes, sacrifiés au cours de leur période d'activité estivale, montrent toujours des valeurs inférieures à celles des adultes.

4. *Leucocytes*

Le nombre de leucocytes par mm³ est, en moyenne, de 3 800 chez les mâles (valeurs extrêmes 600 - 8 000), et de 3 100 chez les femelles (valeurs extrêmes 700 - 9 100). Nous avons constaté des écarts individuels considérables (de l'ordre de 1 à 4), et ceci aussi bien chez les mâles que chez les femelles, à toutes les périodes du cycle annuel. Il est, par conséquent, impossible de mettre en évidence un cycle annuel, et nous pouvons seulement faire remarquer que :

— les valeurs sont plus élevées pendant les premières sorties de printemps (mâles : 5 300; femelles : 4 800) qu'en octobre (mâles : 3 000; femelles : 2 900);

— le nombre des leucocytes augmente chez les Vipères sur le point de muer, puis montre une brève diminution au moment de la chute de la mue;

— chez les vipéreaux à la naissance, le chiffre moyen est de 3 600 (valeurs extrêmes 700 - 7 500); pendant le premier mois le nombre des leucocytes diminue (2 400), mais il augmente chez les jeunes en activité de printemps (4 600).

A. *Lymphocytes*

Les variations du pourcentage des lymphocytes au cours du cycle annuel ont été notées dans le tableau VI et la figure 22. On observe :

1) chez les mâles, un cycle annuel caractérisé par minimum en décembre et un maximum estival. Le nombre des lymphocytes augmente rapidement dès les premières sorties (février) et atteint son maximum à partir de mai; une diminution a lieu dès la fin d'août et le nombre des lymphocytes est en octobre très proche de celui qu'on observe au cours de la latence hivernale. Les animaux placés en cage chauffée pendant l'hiver, ou ceux en activité dans la nature en novembre, gardent un taux de lymphocytes analogue à celui des animaux en activité estivale. L'écart-type diminue en octobre et atteint son minimum en décembre.

TABLEAU VI
Lymphocytes

Stade du cycle		Sujets	Val. extr. %	Val. moy. %	Ec.-type
mâles	janvier-février	7	20 - 45	30,1	17,29
	mars	8	22 - 58	39,0	17,29
	avril	8	23 - 64	39,5	21,09
	mai à août	8	33 - 50	40	10,54
	septembre	13	12 - 80	30,1	18,45
	octobre	5	8 - 33	14,8	10,53
	hivernage novembre . décembre .	6 6	7 - 20 2 - 12	13,3 7,7	4,35 3,74
femelles	mars-avril	9	19 - 77	50,9	19,23
	avril-mai	4	62 - 74	69,0	13,30
	juin	7	43 - 90	70,0	16,27
	juil.-août :				
	gestantes	21	3 - 58	25,9	17,43
	non gestantes	6	31 - 84	53,0	18,54
	sept.-oct. :				
	fin gest. et parturi- tion	5	4 - 46	18,6	18,97
	post. part.	7	6 - 28	14,7	4,21
	non gestantes	7	23 - 71	49,0	16,97
hivernage (décembre).	1		2,0		
jeunes	naissance	18	6 - 40	22,2	11,91
	1 ^{er} mois	5	15 - 52	34,6	14,42
	6 mois à 3 ans 1/2 (ac- tivité printemps) ..	6	7 - 78	41,0	24,96
	premier hivernage (dé- cembre)	3	13; 24; 24	20,3	

2) chez les femelles, le nombre des lymphocytes augmente rapidement au moment des premières sorties, et le maximum annuel est atteint en juin. A partir de cette date, le pourcentage diminue très rapidement en été, plus lentement en automne. On constate, en outre, que cette diminution est particulièrement marquée chez les femelles gestantes. Chez une femelle post-parturiente en hivernage (décembre) nous avons trouvé une lymphophénie aussi marquée que chez les mâles.

3) les valeurs notées chez les femelles sont toujours supérieures à celles des mâles à la même époque, à l'exception des femelles gestantes en août et septembre.

4) chez les vipéreaux à la naissance, le taux des lymphocytes

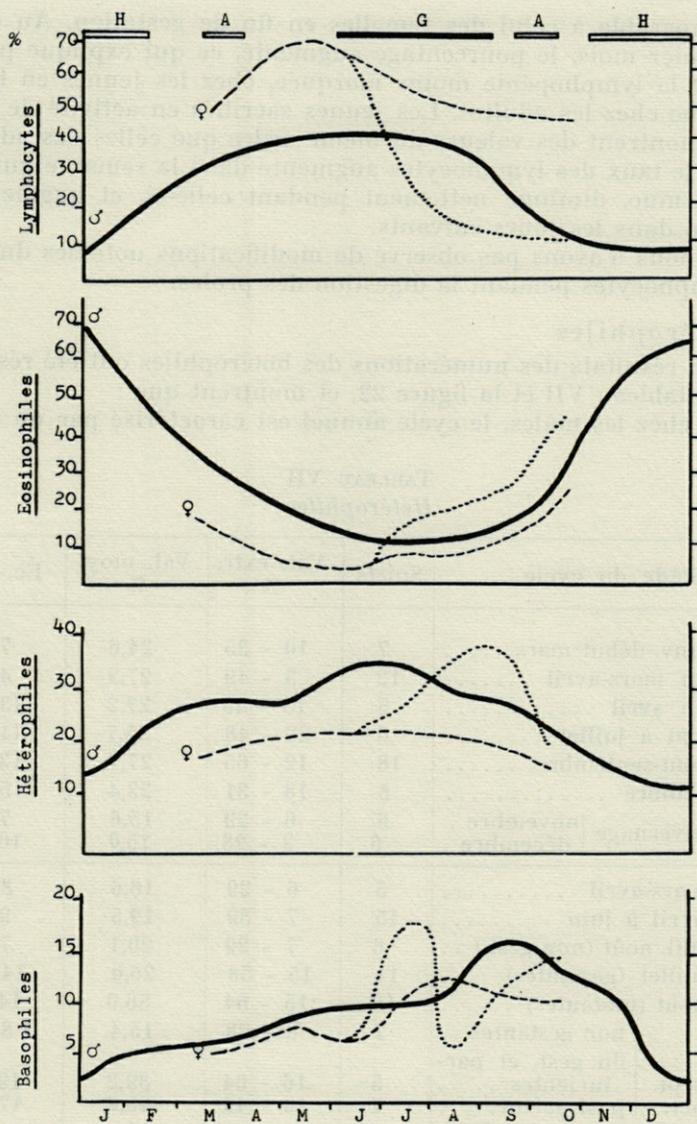


Fig. 22. — Variations du pourcentage des lymphocytes, des éosinophiles, des hétérophiles, et des basophiles, au cours du cycle annuel de *V. aspis*. Mâles : ———; femelles : - - - -; femelles gestantes :; femelles non-gestantes : - . - .

est comparable à celui des femelles en fin de gestation. Au cours du premier mois, le pourcentage augmente, ce qui explique probablement la lymphopénie moins marquée, chez les jeunes en hivernage, que chez les adultes. Les jeunes sacrifiés en activité de printemps montrent des valeurs du même ordre que celles des adultes.

5) le taux des lymphocytes augmente dans la semaine qui précède la mue, diminue nettement pendant celle-ci, et augmente à nouveau dans les jours suivants.

6) nous n'avons pas observé de modifications notables du taux des lymphocytes pendant la digestion des proies.

B. Hétérophiles

Les résultats des numérations des hétérophiles ont été résumés dans le tableau VII et la figure 22, et montrent que :

1) chez les mâles, le cycle annuel est caractérisé par un maxi-

TABLEAU VII
Hétérophiles

Stade du cycle		Sujets	Val. extr. %	Val. moy. %	Ec.-type
mâles	janv.-début mars	7	10 - 35	24,6	7,87
	fin mars-avril	12	3 - 49	27,2	4,35
	fin avril	5	15 - 49	27,2	13,49
	mai à juillet	6	22 - 48	35,7	11,04
	août-septembre	18	12 - 65	27,7	13,55
	octobre	5	18 - 31	23,4	5,74
	hivernage novembre . décembre .	6 6	6 - 29 2 - 28	15,6 15,0	7,93 10,81
femelles	mars-avril	5	6 - 29	16,6	8,42
	avril à juin	15	7 - 39	19,5	9,60
	juil. août (non gest.) . .	6	7 - 29	20,1	7,81
	juillet (gestantes)	11	15 - 58	26,0	14,17
	août (gestantes)	10	15 - 64	36,0	14,96
	non gestantes . .	7	8 - 28	15,4	8,18
	fin gest. et par-				
	sept. turientes	5	16 - 64	39,2	19,74
oct. post-partur.	7	10 - 49	25,2	17,02	
hivernage (décembre)	1		11		
jeunes	naissance	18	0 - 61	22,9	18,70
	1 ^{er} mois	5	6 - 29	12,8	9,16
	6 mois à 3 ans 1/2 (activité printemps)	6	1 - 40	18,7	4,47
	premier hivernage . . .	3	0; 7; 23	10,0	

mum estival (juillet) et un minimum hivernal (décembre); chez les Vipères en activité prolongée, en novembre, ou chez celles gardées en cage chauffée pendant l'hiver, le taux des hétérophiles est comparable à celui des animaux en hivernage. L'écart type le plus important s'observe au printemps, et le plus faible au moment de l'entrée en hivernage.

2) chez les femelles s'observent des valeurs plus basses que chez les mâles, mais les variations annuelles sont du même type. Toutefois, on constate une augmentation régulière du nombre des hétérophiles au cours de la gestation, avec un maximum situé à peu près au moment de la parturition, suivi d'une diminution rapide vers un taux égal à celui des mâles à cette époque. Le pourcentage noté chez une femelle post-parturiente en hivernage était légèrement inférieur à celui des mâles sacrifiés à cette date. L'écart type le plus faible s'observe chez les non gestantes, en août, et le plus élevé au moment de la parturition.

3) à la naissance, le taux des hétérophiles est nettement plus faible que chez les parturientes, et s'abaisse encore au cours du premier mois. Les valeurs observées chez les jeunes sont comparables, pendant l'hivernage à celles des mâles, et au printemps à celles des femelles.

4) la digestion et la mue ne semblent pas modifier notablement le taux des hétérophiles.

C. Eosinophiles

Les données concernant le pourcentage des éosinophiles au cours du cycle annuel ont été notées dans le tableau VIII et la figure 22. Nous avons observé que :

1) chez les mâles, le cycle annuel semble très régulier, et se caractérise par une éosinophilie hivernale très marquée. Le nombre des éosinophiles diminue progressivement de janvier à mai, et atteint son minimum en août. Dès septembre, le nombre des éosinophiles augmente, et s'élève très rapidement en octobre pour atteindre, à la fin de ce mois, une valeur proche de celle observée au cours de l'hivernage. Par contre, chez les animaux en activité prolongée (en novembre), ou chez les Vipères gardées en cage chauffée pendant l'hiver, le nombre des éosinophiles est très faible, et comparable à celui de l'activité estivale. L'écart type le plus faible s'observe en août, le plus important en octobre, mais il est faible en décembre, également.

2) chez les femelles, le cycle est du même type, avec un minimum annuel en juin, et des valeurs légèrement inférieures à celles des mâles, sauf chez les femelles gestantes. L'écart-type le plus faible s'observe en mai, le plus élevé en octobre, chez les post-parturientes.

TABLEAU VIII
Eosinophiles

Stade du cycle		Sujets	Val. extr. %	Val. moy. %	Ec.-type	
mâles	janv.-début mars	7	17 - 51	36,3	11,26	
	fin mars-avril	17	4 - 43	23,5	13,30	
	mai-juin	5	11 - 22	16,4	4,47	
	juillet-août	5	10 - 20	14,4	3,87	
	septembre	13	2 - 42	18,2	13,22	
	octobre	5	14 - 54	34,2	18,38	
	hivernage novembre décembre .	6 6	44 - 75 61 - 75	57,0 67,7	10,63 6,16	
femelles	mars-avril	9	1 - 31	16,6	13,22	
	fin avril-mai	4	3 - 12	7,5	3,87	
	juin	7	0 - 26	5,7	8,94	
	juil.- août	gestantes	21	0 - 43	19,8	12,88
		non gest.	6	2 - 28	11,2	9,53
		non gest.	7	7 - 27	16,6	7,93
	sept.- oct.	fin gest. et par- turition	5	10 - 29	22,0	12,64
		post-partur. ...	7	16 - 71	41,1	22,24
hivernage (décembre)	1		78,0			
jeunes	naissance	18	3 - 62	21,0	14,42	
	1 ^{er} mois	5	4 - 17	11,0	5,19	
	6 mois à 3 ans 1/2 (activité printemps)	6	7 - 40	18,0	12,72	
	hivernage (décembre)	3	61; 44; 50	50,1		

3) à la naissance, le taux des éosinophiles est sensiblement égal à celui des parturientes; puis il diminue au cours du premier mois, ce qui explique, vraisemblablement, l'éosinophilie moins marquée, chez les vipéreaux en hivernage, que chez les adultes. Les jeunes en activité de printemps montrent des valeurs du même ordre que celles des femelles à la même époque.

4) la mue et la digestion n'entraînent aucune modification notable du taux des éosinophiles.

D. Basophiles

Les résultats des numérations des basophiles ont été notés dans le tableau IX et la figure 22, et font apparaître les faits suivants :

1) chez les mâles, un cycle annuel existe mais il est peu mar-

TABLEAU IX
Basophiles

Stade du cycle		Sujets	Val. extr. %	Val. moy. %	Ec.-type
mâles	janv. à début mars ...	7	2 - 11	5,5	2,35
	mars-avril	17	1 - 19	6,5	5,09
	mai à août	10	2 - 30	9,7	8,74
	septembre	13	1 - 40	16,5	12,76
	octobre	5	4 - 19	13,6	6,32
	hivernage novembre . décembre .	6 6	2 - 21 0 - 6	12,3 2,2	6,16 2,23
femelles	mars	5	2 - 8	4,4	2,89
	avril-mai	8	3 - 15	8,5	5,19
	juin	7	1 - 11	6,6	3,46
	juil. août (non gest.) ..	6	6 - 16	11,8	3,46
	juillet (gestantes)	11	3 - 32	18,2	4,89
	août (gestantes)	10	1 - 12	5,5	8,88
	non gestantes .	7	4 - 31	10,7	9,48
	sept. fin gest. et par- oct. turition	5	3 - 15	10,8	4,69
	post-part.	7	1 - 32	15,7	11,57
hivernage (décembre)	1		9,0		
jeunes	naissance	18	12 - 64	31,5	15,81
	1 ^{er} mois	5	33 - 46	40,0	6,40
	6 mois à 3 ans 1/2 (activité printemps)	6	5 - 45	20,8	13,67
	premier hivernage ...	3	14; 7; 23	14,0	

qué en raison des faibles variations du taux des basophiles. Le minimum s'observe en décembre; l'augmentation est lente jusqu'en août, puis rapide en septembre où se situe le maximum annuel. Les animaux en activité prolongée ou en cage chauffée ne montrent aucune différence. L'écart type le plus faible se situe en décembre, le plus élevé en septembre.

2) chez les femelles, les variations annuelles sont analogues. Les femelles gestantes présentent un accroissement brusque des basophiles en juillet, suivi d'une chute aussi brusque en août, puis d'une augmentation vers le moment de la parturition. Chez une post-parturiente en hivernage nous avons observé un pourcentage de basophiles faible, mais supérieur à celui des mâles. L'écart-type le plus faible se situe en mars, le plus élevé en octobre, chez les post-parturientes.

3) chez les vipéreaux à la naissance, le pourcentage des basophiles est deux fois plus élevé, environ, que celui des parturientes; ce chiffre s'élève encore au cours du premier mois, et demeure très supérieur à celui des adultes au cours de l'hivernage et des premières sorties de printemps.

4) on ne constate aucune variation significative du taux des basophiles pendant la mue ou la digestion des proies.

5. Divers

Dans ce groupe ont été notés les pourcentages des plasmocytes et des *globulo reticolare* de BABUDIERI, ou *leucocytes réticulaires et spongieux* de ZYLBERZAC, dont la présence dans le sang circulant n'est pas constante.

Les plasmocytes ne se rencontrent que chez la moitié, environ, des femelles et un peu moins de la moitié, chez les mâles, mais cette proportion reste sensiblement constante quelle que soit la saison. Le pourcentage des plasmocytes est toujours faible : il varie de 1 à 7 %, chez les mâles, et de 1 à 9 % chez les femelles.

La présence dans le sang des *globulo reticolare* semble liée à un facteur saisonnier; on les rencontre, en effet, chez les mâles :

— en juillet, chez à peine la moitié des sujets; — en août, septembre et octobre, chez les 3/4 des sujets; — en novembre, chez la moitié. Les valeurs extrêmes sont de 1 à 43 %, et les valeurs moyennes augmentent de juillet (2,8 %) à octobre (13 %), puis diminuent en novembre (1,5 %). Il semble que ces cellules disparaissent de décembre à juin.

Chez les femelles, les variations de ces cellules sont analogues à celles des mâles; elles s'observent :

— en juillet, chez 1/3 des sujets; — en août, chez les 3/4; — en septembre-octobre chez la moitié des femelles gestantes et les 8/10 des femelles non gestantes. Les valeurs extrêmes sont de 1 à 40 %, et les valeurs moyennes augmentent au début de juillet (1,3) vers un maximum de 15 %, en août; elles diminuent en octobre chez les post-parturientes (4,4 %), et chez les non gestantes (6,3 %).

DISCUSSION

Nous avons fort peu de données concernant l'hématologie des Serpents, pouvant servir de terme de comparaison avec les résultats obtenus chez *Vipera aspis*. Cette rareté des travaux est aggravée par le fait que, chez certains auteurs, l'absence de précisions sur les conditions de prélèvement rend inutilisable bon nombre de résultats. BABUDIERI, par exemple, trouve un nombre d'érythrocytes du

même ordre que celui que nous avons constaté chez *V. aspis*, mais nous ignorons la date des prélèvements et le sexe des individus. De même, le nombre d'érythrocytes, nettement plus élevé que chez les Vipères de l'ouest, noté par SALGUES chez les Vipères de Provence est vraisemblablement une moyenne; nous pouvons cependant supposer que cette différence est en rapport avec la répartition géographique de l'espèce. Les résultats obtenus par DASTUGUE, chez les Vipères d'Auvergne, permettent de constater que les valeurs moyennes de printemps sont comparables à celles que nous avons trouvées, alors que celles d'été et d'automne sont supérieures : peut-être s'agit-il, ici également, d'une variation entre des populations géographiquement différentes.

Les différences de l'érythrogramme suivant le sexe, sont connues chez les Amphibiens et les Tortues mais, à notre connaissance, le fait n'a jamais été signalé chez les Serpents. Nous pouvons seulement remarquer que, chez *V. aspis*, l'écart observé entre les valeurs des mâles et des femelles est du même ordre que celui qui a été signalé chez *Rana temporaria*, *Bufo vulgaris*, et *Terrapene carolina*.

La courbe des variations annuelles du nombre des érythrocytes de *V. aspis* permet de comprendre les divergences d'interprétation, suivant les auteurs, au sujet de la latence hivernale. En effet, les résultats de DASTUGUE montrent une diminution du nombre des érythrocytes au printemps, et peuvent faire croire à une diminution en rapport avec la latence hivernale; en fait, il s'agit de Vipères sacrifiées en mars et avril et, par conséquent, en activité sexuelle de printemps. La diminution du nombre des érythrocytes à cette époque, ainsi que l'augmentation signalée par cet auteur, en juin, correspondent parfaitement au cycle que nous avons constaté. Les données obtenues chez d'autres Reptiles — Crotales et Tortues — semblent d'ailleurs confirmer ce mode de variation : — augmentation légère des érythrocytes au cours de la latence hivernale; — diminution au cours de l'activité sexuelle de printemps; — augmentation au début de l'activité estivale.

Le pourcentage des érythroblastes chez *V. aspis* montre que, comme chez de nombreux Amphibiens, l'érythropoïèse est assez importante au printemps, mais qu'elle n'atteint son maximum d'intensité qu'en automne et au début de l'hiver : il s'agit, en fait, non pas d'une augmentation printanière, mais d'une activité pré-hivernale qui s'atténue au cours de l'hivernage et, au printemps, se trouve à sa période terminale. Le cycle est donc essentiellement caractérisé par une érythropoïèse pré-hivernale et une période de repos estival, de mai à la fin de septembre. Il est à noter, en outre, que l'érythropoïèse automnale, dont l'importance est égale chez les

mâles et les femelles non gestantes, peut être très marquée chez certains jeunes, mais est extrêmement faible chez les post-parturientes. Ce fait est lié, vraisemblablement, à la disparition à peu près totale des corps gras chez ces Vipères qui, à la fin de l'automne, se trouvent dans des conditions nettement défavorables à une activité hématopoïétique. L'influence de la mue sur l'érythropoïèse semble indiscutable mais reste difficile à définir avec précision. Les résultats obtenus chez *V. aspis* concordent avec ceux de M.C. SAINT GIRONS, chez *V. berus* : l'augmentation du nombre des érythroblastes se produit immédiatement avant — et surtout quelques heures avant — la mue. Comme chez *V. berus*, cette érythropoïèse est à rattacher à l'activité thyroïdienne au moment de la mue.

Le taux moyen de l'hémoglobine que nous avons observé chez *V. aspis* se situe entre les valeurs, nettement plus faibles, mentionnées par BABUDIERI, et celles de SALGUES, deux fois plus élevées. Par contre, nos résultats se rapprochent de ceux de ALDER et HUBER chez l'Orvet, et de BABUDIERI chez les Couleuvres. Les variations observées au cours du cycle annuel sont faibles, mais montrent que les valeurs les plus élevées se rencontrent toujours à la fin de l'été, en automne, et au début de l'hiver.

En résumé, le cycle annuel de l'érythrogramme montre que les variations les plus importantes s'observent en automne : on trouve alors une augmentation du nombre des érythrocytes, un taux d'hémoglobine légèrement plus élevé, et surtout une érythropoïèse très marquée. Ce fait tend à prouver que la lignée érythrocytaire subit une période d'enrichissement, non pas au printemps comme on l'admettait généralement, mais en automne.

Le leucogramme de *Vipera aspis* n'a été étudié que par de rares auteurs : LOEWENTHAL, BABUDIERI et SALGUES. Malheureusement, les données fournies par ces deux derniers sont inutilisables comme termes de comparaison puisqu'elles ne portent pas d'indication de date ni de sexe. Par contre, LOEWENTHAL donne le leucogramme d'une Vipère bien définie : mâle de 64 cm, en juillet. La formule sanguine est tout à fait comparable avec le leucogramme moyen des mâles que nous avons examinés, à la même époque, et semble donc caractéristique de cette date du cycle :

	<i>lymphocytes</i>	<i>hétérophiles</i>	<i>éosinophiles</i>	<i>basophiles</i>
LOEWENTHAL :	34 %	30 %	22,4 %	10 %
DUGUY :	35,4 %	35,7 %	14,4 %	9,7 %

Nous avons retrouvé, chez *Vipera aspis*, les variations, suivant le sexe, mises en évidence par M.C. SAINT GIRONS chez *V. berus*.

Chez ces deux espèces on trouve un pourcentage de lymphocytes plus élevé chez les femelles, tandis que les hétérophiles, les éosinophiles, et les basophiles sont plus nombreux chez les mâles. Le nombre des lymphocytes est à son maximum, chez les femelles, à peu près au moment de l'ovulation, mais il est peu probable que celle-ci soit en cause puisque les valeurs sont également élevées chez les femelles dont les ovules arrivent à maturité, et chez les autres. Par contre, la gestation constitue un facteur très important de variation du leucogramme : on constate, en effet, que la diminution du nombre des lymphocytes est beaucoup plus marquée chez les femelles gestantes et s'accompagne, en contre partie, d'une augmentation générale des granulocytes. Chez les femelles gestantes, le pourcentage des hétérophiles semble lié, dans une certaine mesure, à la gestation puisque leur nombre augmente régulièrement jusqu'à la parturition, et diminue rapidement aussitôt après. Il est, par contre, difficile de préciser le rôle de la gestation dans les variations du pourcentage des basophiles et des éosinophiles.

Les plus importantes modifications du leucogramme de *V. aspis*, au cours du cycle annuel, sont sous la dépendance des variations numériques des éosinophiles et des basophiles, en pourcentage tout au moins sinon en valeur absolue. Au premier abord on pourrait penser qu'il s'agit d'une simple différence dans la formule sanguine traduisant, d'une part la période d'activité estivale, et de l'autre la latence hivernale; mais l'examen de certains faits montre que cette explication n'est pas suffisante. En effet, s'il est vrai que les valeurs extrêmes, tant pour les lymphocytes que pour les éosinophiles, s'observent en été et en hiver, il est à noter qu'il n'y a pas de passage rapide du leucogramme d'été au leucogramme d'hiver, à la fin et au début de la latence hivernale, mais une transformation progressive en automne et au printemps. Il ne semble pas que la température soit ici en cause puisque toutes les Vipères sacrifiées — qu'il s'agisse de celles de février, de juillet, ou d'octobre — se trouvaient à une température semblable (24° à 29°). Il est donc possible qu'il s'agisse d'un cycle intrinsèque.

A ce sujet, nous devons faire remarquer que le taux minimal des lymphocytes, et le taux maximal des éosinophiles, est atteint seulement pendant une courte période de l'hivernage et que cette date coïncide avec celle du solstice d'hiver. D'autre part, la comparaison avec la variation annuelle de la durée du jour montre que, d'une manière générale, le pourcentage des lymphocytes varie en fonction directe de celle-ci, alors que celui des éosinophiles varie en fonction inverse. Il est évident que cette interprétation ne doit pas être comprise dans un sens rigoureux, mais seulement dans la mesure où elle permet de fournir une explication aux modifications automnales qui conduisent vers le leucogramme caractéristique de

décembre, puis de celles qui amènent le retour progressif vers le type *activité estivale*. A ce sujet, nous pouvons remarquer qu'il n'est pas possible d'établir une coïncidence entre le solstice d'été et l'apparition du leucogramme type *activité estivale* : il semble qu'à partir d'une certaine durée de l'éclairement (14 h 30, environ) le leucogramme ne varie que très peu, et qu'il est nécessaire que la durée de l'éclairement redevienne inférieure à ce seuil pour que des modifications se produisent. En outre, il existe très vraisemblablement un facteur individuel, propre au cycle annuel d'activité de chaque Vipère, susceptible de modifier légèrement le cycle endogène type. Chez les femelles, par exemple, nous savons que le cycle annuel d'activité est nettement plus court que celui des mâles; or nous pouvons constater que le cycle des lymphocytes est également beaucoup moins étalé que chez les mâles. Les variations sont du même type mais s'effectuent plus rapidement et mettent en évidence un maximum en juin.

Chez *V. aspis* en hivernage se retrouve la lymphopénie signalée chez les Mammifères hibernants; par contre, l'éosinopénie qui l'accompagne chez ces derniers est à l'inverse de l'éosinophilie très marquée des Vipères. Il semble que ce fait soit propre aux Reptiles puisque MICHELS a déjà signalé une éosinophilie, de valeur analogue à celle de *V. aspis*, chez la Tortue *Chrysemys picta* en hivernage, en décembre. Dans une récente mise au point sur la régulation hormonale des éosinophiles du sang circulant, ASCHKENAZY (1957) a mis en évidence le rôle important des surrenales (cortico-surrenales). Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que l'éosinophilie de l'hivernage, chez *V. aspis*, peut être en rapport avec la mise au repos du tissu interrénal.

En définitive, nous pouvons constater que le leucogramme observé en décembre ne caractérise pas l'hivernage, mais seulement une courte période à l'intérieur de celui-ci. Ce fait tend à prouver que les modifications de la formule sanguine s'effectuent indépendamment de la latence hivernale : le début ou la fin de celle-ci n'apporte aucune modification supplémentaire. Cependant, le rôle des facteurs écologiques propres à l'hivernage est indiscutable : toutes les Vipères gardées en cages chauffées, au cours de l'hiver, ou en activité prolongée, en novembre, gardent une formule sanguine du type estival.

CONCLUSIONS

Les variations des éléments figurés du sang de *Vipera aspis* fournissent, pour la détermination du cycle annuel, des données de grande valeur.

Il existe des différences, suivant le sexe, au niveau de toutes les catégories cellulaires : les mâles se caractérisent par un plus grand nombre d'érythrocytes et de granulocytes que les femelles qui, par contre, présentent des lymphocytes plus abondants. Chaque type d'élément figuré évolue suivant un cycle annuel qui lui est propre :

— le nombre des érythrocytes augmente d'octobre à mars, atteint une valeur élevée en été, et présente sa valeur la plus basse au moment des périodes d'accouplement (printemps et automne);

— le pourcentage des lymphocytes et des hétérophiles montre un maximum estival, celui des basophiles un maximum automnal mais, chez tous, on observe un minimum hivernal;

— le cycle annuel du taux des éosinophiles se caractérise par une variation très importante entre un maximum hivernal et un minimum estival.

Au cours de la période d'activité viennent se greffer sur le cycle annuel, quelques modifications secondaires : mue (érythropoïèse et lymphocytose), et gestation (hétérophilie, éosinophilie, et lymphopénie). Le sang des vipéreaux à la naissance ne montre pas de variations suivant le sexe, mais se caractérise par une basophilie deux fois plus élevée que chez les adultes.

Les modifications importantes que l'on observe dans le sang, en octobre, mettent en évidence le rôle de premier plan joué par la période de pré-hivernage au cours du cycle annuel : l'érythropoïèse qui atteint son maximum annuel, l'augmentation du taux d'hémoglobine et des érythrocytes, montre qu'il s'agit d'une période d'enrichissement du sang circulant. Le printemps, au contraire, ne constitue qu'une phase de transition, sans modifications caractéristiques.

Les variations de grande amplitude du pourcentage des lymphocytes et des éosinophiles permettent de définir deux leucogrammes types : l'un caractérise l'activité estivale, l'autre une courte période de l'hivernage. Le leucogramme *hivernal* n'apparaît qu'en décembre, et le début ou la fin de l'hivernage n'entraîne aucune modification directe de la formule sanguine. Toutefois les Vipères gardées en cage chauffée pendant l'hiver, ou en sorties exceptionnelles, en novembre, gardent un leucogramme de type estival.

Les variations des éléments figurés du sang traduisent l'existence d'un cycle annuel intrinsèque, présentant un certain parallélisme avec le rythme solaire annuel, et montrent que l'accomplissement de ce cycle ne peut avoir lieu en l'absence des conditions écologiques propres à l'hivernage.

CHAPITRE IV

GLANDES ENDOCRINES ET GLYCORÉGULATION

INTRODUCTION

L'histologie des glandes endocrines des *Squamata* est actuellement bien connue et a fait l'objet de mises au point récentes : SAINT GIRONS (1959-1960) pour l'hypophyse, THOMAS (1942) et GABE (1961) pour le pancréas, MILLER (1955) et WILHOFT (1958) pour la thyroïde, CHESTER JONES (1957) et GABE et MARTOJA (1961) pour les surrénales. Nous sommes, par contre, mal renseignés sur le plan de la physiologie et nous n'avons que des données fragmentaires sur le cycle annuel des glandes endocrines chez les Reptiles.

Nous avons donc été amenés à entreprendre, chez *Vipera aspis*, des recherches sur les variations histophysiologiques au cours du cycle annuel de l'hypophyse (SAINT GIRONS, DUGUY, 1961), de la thyroïde (SAINT GIRONS, DUGUY, 1961), des surrénales (MARTOJA, DUGUY, SAINT GIRONS, 1961); l'étude du pancréas a été complétée par la détermination du taux de glycémie du sang et du glycogène hépatique (AGID, DUGUY, SAINT GIRONS, 1961).

Dans le but d'éviter de nombreuses digressions hors du cadre de notre sujet, nous avons volontairement limité ce chapitre à l'examen des modifications des glandes endocrines et de la glycorégulation qui montrent une relation avec la période de latence hivernale.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'abondance du matériel nous a permis de régler le nombre de nos prélèvements en fonction des stades les plus intéressants, pour chaque organe, au cours du cycle annuel.

Chez 88 *Vipera aspis* adultes l'hypophyse a été fixée en priorité, après mise à nu des hémisphères cérébraux, par une immersion de 20 h dans le liquide de BOUIN-HOLLANDE, additionné de 10 % de sublimé à saturation. La tête était ensuite décalcifiée pendant 5 jours, puis déshydratée. La pièce était débitée en coupes sériées de 5 μ d'épaisseur, et les coupes immédiatement voisines colorées de 10 façons différentes. Chaque hypophyse a été traitée par les méthodes trichromiques usuelles et des combinaisons variées de la réaction de l'acide périodique SCHIFF (APS), la fuchsine paralaldéhyde après oxydation permanganique, et le bleu alcian à divers pH.

La thyroïde a été prélevée sur 115 spécimens adultes (65 mâles et 50 femelles) tués par décapitation. La glande était fixée au liquide de BOUIN en solution aqueuse, incluse à la paraffine, débitée en coupes de 5 μ d'épaisseur, et colorée par l'acide périodique SCHIFF-hématoxyline de GROAT.

Les surrénales ont été examinées chez 154 individus (81 mâles et 73 femelles) : l'une des glandes était fixée au BOUIN, les deux moitiés de

l'autre respectivement par le liquide de BAKER et de REGAUD, cette dernière fixation était suivie d'une post-chromisation de 5 jours. Le matériel destiné à l'étude histochimique des lipides a été coupé au microtome à congélation. Les pièces fixées au Bouin ont été colorées par les méthodes trichromiques usuelles, et l'acide périodique Schiff (APS) suivi d'hématoxyline de Groat et de micro-indigo-carmin. Sur les pièces fixées au REGAUD, la réaction à l'APS nous a permis d'identifier le glycogène et, avec la réaction phéochrome, d'étudier les modifications du tissu adrénal. L'examen des lipides de l'interrénale (biréfringents) a été fait, à la lumière polarisée, chez 45 individus.

Parmi les nombreux pancréas prélevés, 46 ont été étudiés (33 mâles, 13 femelles) de façon que tous les stades qui nous intéressaient soient représentés. L'organe était fixé au liquide de Bouin en solution aqueuse et les lames colorées à l'Azan, à l'hématoxyline chromique-phloxine, et à la fuschine paraldéhyde micro-indigo-carmin. Le rapport B/A était établi après numération de 500 cellules, environ, réparties dans des îlots de différentes tailles. Le pancréas de 10 mâles (3 en hivernage, 7 en activité) a été préparé en coupes sériées et les volumes respectifs des tissus exocrine et endocrine déterminés par dessin (projection) et pesées (AGID, DUGUY, SAINT GIRONS, 1961).

Le taux de la glycémie a été mesuré chez 98 individus (62 mâles, 36 femelles). Les prélèvements ont été effectués en majorité (70) pendant la période d'activité; 28 ont été faits au cours de l'hivernage. Dans le but d'étudier l'influence de la température sur la glycémie, 25 Vipères en activité ont été soumises à des conditions expérimentales. Le sang était recueilli après décapitation et le glucose dosé suivant la méthode de SOMOGYI. Le dosage du glycogène hépatique a été effectué chez 70 Vipères (46 mâles, 24 femelles) : 14 prélèvements ont eu lieu pendant la latence hivernale et 56 au cours de la période d'activité. Le foie était prélevé immédiatement après décapitation, dissous au bain-marie dans la potasse à 30 %, et le glycogène précipité par l'alcool; le glucose était ensuite dosé suivant la méthode de SOMOGYI.

Hypophyse

Les travaux sur l'hypophyse, si l'on excepte ceux de DRAGER (1950) chez *Spilotes corais*, de SCHARER (1951) chez *Thamnophis* sp., et de PANIGEL (1956) chez *Lacerta vivipara*, qui ont étudié la neurosécrétion, sont essentiellement consacrés à la *pars distalis* : PORRIS et CHARRIPER (1938), ALTLAND (1939), MILLER (1948) chez les Lézards, HATMAN (1943) et CIESLAK (1945) chez les Couleuvres (*Thamnophis*). Les récentes mises au point de HERLANT (1959) et de SAINT GIRONS (1959) ont précisé la terminologie des différentes cellules de la *pars distalis*, mais les variations de ces différents éléments sont encore peu connues. Un certain nombre de travaux sur ce sujet, chez les Reptiles, sont actuellement en cours mais n'ont fait l'objet que de notes préliminaires : *Crocodylus niloticus* (GABE et RANCUREL, 1958), *Testudo mauritanica* (GRIGNON et HERLANT, 1959), *Xanthusia vigilis* et *Thamnophis* sp. (MILLER, 1958), *Vipera aspis* et *Camaeleo lateralis* (SAINT GIRONS, 1959a et b).

L'hypophyse de *Vipera aspis* ne présente pas de particularités notables du point de vue anatomique, et la morphologie comparée des différents lobes a été précisée récemment (SAINT GIRONS, 1960).

Les variations du produit de neurosécrétion, mis en évidence par la fuschine paraldéhyde, ont été étudiées au niveau de la *pars nervosa*. Chez les mâles, celle-ci est généralement chargée de produit de neurosécrétion mais, à tout moment sauf en hiver, peut se trouver vidée chez certains individus. Chez les femelles, le produit de neurosécrétion est beaucoup moins abondant que chez les mâles. La neurohypophyse est pauvre en grains de sécrétion en été, plus chargée en hiver et au printemps, et toujours vide aussitôt après la parturition. Comme chez les mâles, à tout moment autre que l'hiver, quelques spécimens peuvent présenter une *pars nervosa* vidée de produit de neurosécrétion.

Le lobe intermédiaire est constitué de cordons allongés, garnis extérieurement de cellules prismatiques plus ou moins hautes. Le cytoplasme des cellules en activité est rempli de granulations denses, de taille moyenne, qui donnent modérément la réaction à l'APS, prennent la fuchsine paraldéhyde et, à un moindre degré, le bleu alcian. Chez les mâles s'observent, selon les individus, des variations considérables et imprévisibles, tant en ce qui concerne le volume de la *pars intermedia* que la taille et la vacuolisation des cellules chromophiles. Ces variations individuelles sont également importantes chez les femelles, mais montrent que les cellules du lobe intermédiaire sont en activité constante pendant l'oestrus de printemps et d'automne, et présentent une involution accentuée pendant l'automne et l'hiver suivant la parturition.

Dans la *pars distalis* de l'hypophyse de *Vipera aspis*, 5 catégories de cellules chromophiles ont été mises en évidence (SAINT GIRONS, 1959).

Les cellules *delta*, ou thyrotropes, sont de petits éléments, de forme allongée, que l'on trouve éparpillés dans tout le lobe distal. Les grosses granulations dont elles sont pourvues donnent la réaction à l'APS, prennent la fuchsine paraldéhyde et le bleu alcian, et retiennent les colorants basiques. Pratiquement, ces cellules ne peuvent être reconnues avec certitude que lorsqu'elles présentent des signes de vive activité, presque d'épuisement (vacuolisation et dégranulation intenses). Chez les mâles, nous n'avons rencontré cet aspect que de la fin de février au début d'avril, au moment des premières sorties et pendant les semaines suivantes, et chez un individu sacrifié dans la semaine précédant la mue. Chez les femelles, nous n'avons trouvé de signes d'activité caractéristique qu'en fin de mars et début d'avril et au moment de l'ovulation.

Les cellules *beta*, ou gonadotropes FSH, sont localisées dans la région médiane et latérale. Ce sont de grands éléments ovoïdes donnant la réaction à l'APS et se colorant très légèrement par la fuschine paraldéhyde. Leur activité se marque par une dégranulation et une vacuolisation, parfois intense, accompagnées d'une diminution de taille. Chez les mâles, le cycle des gonadotropes FSH est visiblement en rapport avec la spermatogenèse. Après leur activité estivale ces éléments entrent progressivement en repos pendant l'automne et le début de l'hivernage. Le stade d'involution maximale, qui n'est d'ailleurs pas complète, est atteint en janvier. Dès le mois de février commence la brève période d'activité vernale, en même temps que les premières sorties. Chez les femelles mûres, l'activité des gonadotropes FSH correspond à l'œstrus d'automne, et l'hivernage à une période de semi repos; l'activité recommence dès le début de février, bien avant les premières sorties, et dure plus longtemps que chez les mâles. Chez les femelles post-parturientes, durant la fin de l'automne et l'hivernage, les cellules *beta* s'acheminent progressivement vers un stade d'involution complète, atteint en mars ou avril.

Les cellules *gamma*, ou gonadotropes LH, occupent tout le tiers rostral de la *pars distalis*. Ce sont des éléments prismatiques, pourvus de fines granulations très denses qui réagissent fortement à l'APS, se colorent par la fuchsine paraldéhyde et présentent des caractères nettement *amphophiles*. L'apparition massive de cellules commençant leur cycle sécréteur semble caractéristique d'une forte stimulation de longue durée; chez les vieilles cellules, c'est surtout le pourcentage d'éléments vacuolisés qui peut servir de critère d'activité. Les variations des cellules *gamma*, chez les mâles, suggèrent la présence de deux brèves périodes de repos, en décembre et à la fin juin, et de deux périodes d'activité : la plus prononcée de janvier à mai, avec un maximum au début de février, l'autre moins intense en septembre. Chez les femelles, on peut distinguer : une période de très forte activité au printemps de la première année, une brève période de forte activité peu après la parturition, une période d'activité modérée — correspondant à l'œstrus d'automne — et deux périodes d'involution profonde, l'une brève et brutale juste avant la parturition, l'autre beaucoup plus longue et progressive au printemps de la deuxième année du cycle. Pendant l'hiver et en été, le repos des cellules *gamma* est très relatif.

Les cellules *alpha*, éléments arrondis de taille moyenne, occupent le tiers caudal de la *pars distalis*; elles se colorent en orange à l'APS-orange G, et ne réagissent ni à l'APS, ni à la fuchsine paraldéhyde. Leur activité se marque par une dégranulation plus ou moins forte, commençant à l'extrémité caudale du lobe antérieur, et la présence de petites vacuoles sans localisation élective.

En général, chez les mâles, les cellules *alpha* sont fortement chargées de grains de sécrétion; une dégranulation plus ou moins marquée peut apparaître à n'importe quelle saison de l'année, sauf pendant l'hivernage, mais elle est constante, bien que légère, à la fin de février et en mars et de façon beaucoup plus prononcée durant les mois de juillet et d'août. Chez les femelles il existe une liaison très nette entre le pourcentage des cellules dégranulées et le stade du cycle sexuel : la dégranulation est constante et généralisée de février à avril et en septembre-octobre ainsi que pendant la parturition.

Les cellules X se rencontrent dans la région médiorostrale; ce sont des éléments de petite taille et les colorations trichromiques qui les mettent en évidence ne peuvent être standardisées et donnent des résultats inconstants, ce qui rend délicate la comparaison d'un animal à l'autre. Chez les mâles, il existe une courte période d'activité en janvier, suivie d'un repos apparent de mars à mai; l'activité semble reprendre en juin et durer jusqu'en novembre; elle semble nulle en décembre. Chez les femelles on constate un repos en décembre et deux périodes d'activité : la première en mars-avril, la seconde en fin septembre - début d'octobre. Le reste du temps l'aspect des cellules X est celui d'une activité faible, ou d'un repos relatif.

Aucune corrélation n'a pu être établie jusqu'ici entre les variations importantes du produit de neurosécrétion et les autres éléments du cycle annuel, mise à part l'influence de la parturition. Il est, par conséquent, impossible d'affirmer l'existence d'un cycle annuel de la neurohypophyse. Nous pouvons seulement constater que les facteurs qui peuvent vider, à tout moment, la *pars nervosa* de son produit de neurosécrétion n'agissent plus au cours de l'hivernage et que, de ce fait, il existe une phase de repos hivernal.

Le lobe intermédiaire n'apporte, malgré ses variations considérables, aucune donnée nouvelle sur le cycle annuel : tout au plus peut-on noter l'involution hivernale que présentent les femelles post-parturientes.

Les éléments les plus importants du cycle annuel nous sont donnés par les modifications visibles au niveau des différentes catégories cellulaires de la *pars distalis*. Toutefois, nous devons en excepter les cellules *delta* : manifestement, leur examen ne permet de repérer que les pointes extrêmes de l'activité thyroïdienne, mais non d'étudier leurs variations annuelles. Le cycle des gonadotropes FSH montre que leurs variations les plus importantes sont liées à la spermatogenèse, chez les mâles, et à l'oestrus chez les femelles; l'hivernage n'entraîne qu'une involution partielle chez les deux sexes. Il est à noter que la reprise d'activité, chez les femelles, a lieu en janvier alors que les sujets sont encore en hivernage et

ne sortiront qu'un mois et demi après. Les cellules *gamma*, ou LH, montrent un cycle différent chez les deux sexes : chez les mâles, il existe une phase de repos hivernal, alors que, chez les femelles, le repos des cellules *gamma* n'est que très relatif. Chez les mâles, ce sont des cellules *gamma*, et non les cellules *beta*, comme chez les femelles, qui reprennent leur activité dès janvier, environ un mois avant les premières sorties. Il est intéressant de remarquer que, dans les deux cas, ce sont les éléments qui, de façon prépondérante, influencent le comportement sexuel dont le cycle paraît endogène : c'est-à-dire les gonadotropes FSH chez la femelle, et LH chez le mâle. Il semble que les cellules *alpha* passent par un stade de repos hivernal, mais aucun facteur de dégranulation n'a pu être mis en évidence chez les mâles, ce qui rend impossible l'interprétation du cycle. Il en est de même pour les cellules X, difficiles à comparer d'un sujet à l'autre, mais qui, elles aussi, semblent présenter une période d'inactivité en hiver.

En définitive, ces données mettent en évidence une analogie avec le cycle hypophysaire des Mammifères hibernants, chez lesquels ont été déjà signalés l'hypoactivité hypophysaire précoce en automne et la reprise de l'activité en janvier et février, quand l'animal est encore endormi (KAYSER et ARON, 1938; KAYSER, 1957). Chez *Vipera aspis*, le repos hivernal est particulièrement visible au niveau de la neurohypophyse, des cellules *alpha* (présümées corticotropes), et des cellules *delta* (thyrotropes). L'involution n'est jamais aussi complète chez les éléments gonadotropes, et le fait que les cellules *gamma*, chez les mâles, et les cellules *beta*, chez les femelles, présentent une reprise d'activité plus d'un mois avant les premières sorties tend à prouver que les variations hypophysaires ne sont pas déterminées par le début et la fin de l'hivernage, mais traduisent l'existence d'un cycle intrinsèque.

Thyroïde

Les variations de la thyroïde chez les Reptiles ont été étudiées exclusivement chez les Lézards. Les premières données mettant en valeur l'existence d'un cycle annuel d'activité de cette glande ont été fournies par EGGERT (1933-1935) qui constate des variations saisonnières importantes chez *Lacerta agilis*, *L. vivipara*, et *L. muralis*. En 1938, EVANS et HEGRE montrent que le repos hivernal de cet organe, constaté dans les zones tempérées froides, n'existe pas dans les régions plus chaudes où les Lézards (*Anolis carolinensis*) sont actifs toute l'année. L'étude du cycle a été reprise par MILLER (1955), chez *Xanthusia vigilis*, puis par WILHOFT (1958), chez *Sceloporus occidentalis*; mais, à notre connaissance, aucun travail n'a été effectué chez les Serpents.

L'aspect histologique de la glande thyroïde, s'il donne une idée générale de l'activité de la glande, ne permet pas toujours de préciser à quel stade exact de son cycle fonctionnel se trouve celle-ci. De façon un peu arbitraire, et en nous aidant des données histophysiologiques acquises chez les Mammifères hibernants (HEYL et LAQUEUR, 1934; KAMPELMANN, 1937; DESMARAIS et LAHAM, 1960) nous avons défini 5 stades d'activité thyroïdienne croissante de 0 à IV, ainsi que deux stades intermédiaires dont la signification particulière semblait probable (SAINT GIRONS et DUGUY, 1961). Le stade 0 correspond à une activité très faible, ou nulle; le stade I à une activité très faible; le stade II à une activité moyenne; le stade III à une activité forte; le stade IV à une activité très forte. En outre les stades 0-I correspondent à un début d'activité excrétrice, après un repos plus ou moins prononcé, et le stade II-0 à une fin d'activité de remise en charge.

L'hivernage tout entier est une période de semi-repos; les thyroïdes sont au stade I, que l'on peut trouver également pendant la vie active mais, compte tenu de la température, leur activité doit être extrêmement faible. Chez les mâles, celle-ci reprend progressivement dès les premières sorties mais ce n'est qu'à la fin du mois de février et jusqu'à la fin du mois d'avril c'est-à-dire pendant la période d'accouplement, que l'on remarque les signes d'une activité importante, correspondant aux stades II et III. A partir du mois de mai et jusqu'au mois d'août, bon nombre de thyroïdes sont au stade I, ce que l'on peut assimiler à une faible activité d'entretien. Toutefois, chez un tiers des individus environ, les glandes sont au stade II. Un examen attentif des conditions dans lesquelles ils se trouvent montre qu'il s'agit d'animaux qui vont muer ou qui sont en cours de digestion. Durant une assez brève période, en septembre et au début d'octobre, tous les individus présentent des thyroïdes actives, du niveau du stade II. Le repos est la règle avant le début de l'hivernage.

Chez les femelles, les premières sorties sont un peu plus tardives que chez les mâles et il en est de même pour la reprise de l'activité thyroïdienne. Cependant, celle-ci est assez rapide : le stade II est atteint avant la fin du mois de mars et le stade III dès le début d'avril. La période d'activité vernale est assez brève et, contrairement à toutes les prévisions, en mai bon nombre d'individus en pleine vitellogenèse ont présenté des thyroïdes au repos. Comme chez tous les Reptiles déjà étudiés de ce point de vue, l'ovulation correspond à une forte activité — stade III — de courte durée. Une nouvelle période de repos s'installe pendant la gestation, tandis que la parturition et la quinzaine qui suit se signalent par une grande irrégularité, témoignant d'une instabilité endocrine que nous avons retrouvé, à cette date, au niveau de l'hypophyse et des sur-

rénales. Chez les femelles dans la deuxième année de leur cycle, l'activité vernale de la thyroïde commence à la même date que chez les femelles mûres, mais elle est moins intense et se termine plus tôt. Le stade I est fréquent du début de mai à la fin d'août. A ce moment, les femelles entrent en oestrus et, de la fin de septembre au début d'octobre, on constate une deuxième période d'activité thyroïdienne, d'intensité analogue à la première, c'est-à-dire assez faible. Comme chez les mâles, durant toute la période active quelques individus prêts à muer ou en cours de digestion peuvent présenter des thyroïdes au stade II, ou exceptionnellement III, alors que leurs congénères sont au stade I.

Dans l'ensemble, les observations faites chez *Vipera aspis* confirment les résultats obtenus par plusieurs auteurs. Toutefois, quelques différences sont à noter : tout d'abord, une période d'activité thyroïdienne automnale semble la règle, chez les deux sexes, alors qu'elle est exceptionnelle chez les Lézards. D'autre part, la pointe d'activité synchrone de l'ovulation est nettement détachée du maximum correspondant aux premières sorties et à l'accouplement. Ces deux phénomènes sont à rapprocher du cycle sexuel différent des Serpents qui, dans la zone tempérée, présentent une deuxième période d'activité sexuelle, et chez lesquels la ponte ovulaire n'a lieu que deux mois après l'accouplement. Enfin, l'alimentation des Vipères par grosses proies espacées diffère essentiellement des multiples repas quotidiens des Lézards et il n'est pas étonnant que, dans le premier cas, on constate des variations acycliques de l'activité thyroïdienne. Chez les Vipères, se retrouvent les variations saisonnières mises en évidence chez les Mammifères hibernants : intense, mais courte, activité thyroïdienne au printemps, involution progressive dès septembre vers un repos hivernal (KAYSER, 1950). Toutefois, il est à noter que si la reprise de l'activité de la thyroïde s'observe à la même date (février) chez les Mammifères hibernants et les Vipères, elle coïncide chez *V. aspis* avec la fin de l'hivernage, alors que chez les Lérots elle se situe bien avant la fin de l'hibernation (LACHIVER, OLIVEREAU, KAYSER, 1957).

En résumé, chez *Vipera aspis* nous pouvons constater que l'activité thyroïdienne correspond à la reprise de la vie active et à l'accouplement, chez les deux sexes, ainsi qu'à l'ovulation chez les femelles, mais non à la spermatogenèse chez les mâles. En mars-avril les deux facteurs se conjuguent, tous les deux ans chez les femelles, tous les ans chez les mâles, pour donner une période d'activité intense. La phase de repos de la glande s'observe pendant toute la durée de l'hivernage, mais il est à noter que l'apparition de ce stade est de règle avant l'entrée en hivernage.

Surrénales

Peu de travaux ont été consacrés aux variations saisonnières de la glande surrénale chez les Reptiles. BIMMER (1950) chez *Lacerta* sp., constate que le volume du tissu cortical — exprimé en unités arbitraires — passe de 64 en juin à 132 en août, tandis que celui du tissu adrénal varie de 18 à 111 au cours de la même période. D'après PANIGEL (1956), chez *Lacerta vivipara*, le volume du tissu interrénal augmente avec l'activité sexuelle et la gestation, tandis que le tissu adrénal se modifie peu. WRIGHT (cité par CHESTER JONES, 1957) signale que chez *Natrix natrix* le poids de la surrénale est plus élevé en été qu'en hiver. Enfin, chez *Thamnophis elegans*, FOX (1952) trouve une augmentation significative du volume des cellules interrénales au printemps, pendant la période de reproduction.

Chez *Vipera aspis*, le tissu interrénal, qui forme la majeure partie de l'organe, est disposé en cordons limités par une membrane basale qui se rattache à la capsule conjonctive. Les cellules interrénales sont prismatiques et le cytoplasme, faiblement acidophile, présente un nombre variable de vacuoles correspondant aux inclusions lipidiques dissoutes sur les coupes à la paraffine. Les lipides « neutres » sont rares, contrairement aux lipides acides parmi lesquels on peut identifier des stérols. Le tissu adrénal est représenté par une couche dorsale superficielle et par des îlots disséminés au contact des sinus sanguins. Dans la couche dorsale on rencontre uniquement des cellules dont les caractères correspondent à ceux de la cellule rhagiochrome de PICARD, tandis que les îlots sont constitués d'éléments dont les caractères correspondent à ceux de la cellule rhagiochrome de PICARD. Les deux catégories de cellules adrénales donnent fortement la réaction phéochrome. Les caractères cytologiques et histochimiques permettent de considérer les cellules de la couche dorsale comme élaborant la noradrénaline, celles des îlots comme élaborant l'adrénaline.

L'examen des lipides biréfringents, visibles en lumière polarisée, permet d'effectuer un certain nombre de constatations, malgré des variations individuelles considérables. Chez les deux sexes, durant l'hivernage, la teneur de l'interrénale en lipides biréfringents est toujours élevée, ce qui correspond en principe à un stade de repos. Chez les mâles, cette abondance diminue brusquement aux premières sorties; à partir de ce moment et durant toute la période active, on constate d'importantes variations irrégulières. A n'importe quelle date, l'interrénale peut apparaître vidée de ses lipides biréfringents, mais on ne peut les trouver en grande abondance, et chez certains spécimens seulement, que de mai à juillet. Chez les femelles qui vont se reproduire, la teneur en lipides biréfringents n'est jamais élevée après les premières sorties et jusqu'au mois

d'avril. Elle semble augmenter en mai, puis diminue brutalement au moment de l'ovulation et croît de nouveau pendant la gestation. La parturition correspond à une deuxième vidange, complète mais brève, de la glande interrénale en lipides biréfringents. Ceux-ci apparaissent de nouveau, chez la majorité des post-parturientes, d'octobre à août de l'année suivante, c'est-à-dire pendant toute la durée de l'anoestrus, et ne diminuent de façon passagère qu'en septembre et octobre de la deuxième année du cycle, au moment de l'accouplement automnal. Comme chez les mâles, à tout moment de l'année autre que l'hivernage, il est possible de trouver des surrénales pauvres ou très pauvres en lipides biréfringents.

L'abondance du glycogène dans l'interrénale est variable au cours de l'année. Chez les mâles, de très nombreux grains de glycogène apparaissent au mois d'octobre, donc avant l'hivernage. De novembre au début de février la glande en est très riche. Ils diminuent en nombre au moment des premières sorties, ou peu après, en commençant par les cordons périphériques. Toutefois, ce n'est qu'à la fin du mois de mai que le glycogène se raréfie nettement dans l'interrénale où il ne subsiste guère, en abondance variable mais faible, que dans les cordons centraux; il réapparaît seulement en octobre. Chez les femelles, l'enrichissement automnal en glycogène a lieu en même temps que chez les mâles, et la glande en est tout aussi abondamment pourvue pendant l'hivernage. La diminution a lieu après les premières sorties, c'est-à-dire au début de mars; elle est assez rapide et pratiquement, à partir du mois de mai et jusqu'à l'automne, chez les femelles gestantes comme chez les femelles en anoestrus, les cordons de l'interrénale sont très pauvres en glycogène. Cependant, une certaine irrégularité se manifeste, à partir du mois d'août, chez les femelles dans la dernière année de leur cycle.

La morphologie de la glande interrénale présente d'importantes variations individuelles, et nous n'avons pu mettre en évidence qu'un seul phénomène constant : au moment des premières sorties, donc à une date variable suivant le sexe, les cordons périphériques s'hypertrophient et se vident de glycogène, tout en gardant leurs lipides biréfringents; par contre, les cordons centraux sont beaucoup plus petits et montrent encore du glycogène, tandis que les lipides biréfringents sont sensiblement moins abondants que pendant l'hivernage. Mises à part les modifications vernaies que nous venons de décrire, il ne semble y avoir aucune corrélation constante entre la taille des cordons de l'interrénale, l'abondance des lipides biréfringents, et la présence de glycogène.

Durant les mois de novembre et décembre, le tissu adrénal est visiblement au repos. Les cellules à noradrénaline et à adrénaline

sont de petite taille et bourrées de grains de sécrétion très chromophiles. Toutefois, il ne s'agit pas d'une involution profonde et un certain nombre de noyaux restent arrondis et de grande taille. L'activité reprend avant la fin de l'hivernage, dès le mois de janvier chez les mâles, un peu plus tard chez les femelles. Dans un premier temps, qui dure jusqu'un peu après les premières sorties, on constate une simple dégranulation des cellules, sans augmentation de taille; apparemment, il s'agit d'une excrétion progressive du matériel stocké, sans sécrétion importante. Celle-ci se produit un peu plus tard. Au début d'avril, chez les deux sexes, l'activité semble maximale : cellules de grande taille, très profondément dégranulées et souvent pourvues de petites vacuoles. Dès la première quinzaine de mai (un peu plus tard chez les femelles mûres), la glande adrénale est revenue à une activité modérée. Cet aspect persiste jusqu'en août, bien que le pourcentage d'éléments vacuolisés diminue régulièrement, surtout chez les femelles, mais sans jamais tomber à zéro. Une deuxième poussée d'activité, moins intense qu'en mars-avril, a lieu de la fin d'août au début d'octobre. Dès la deuxième quinzaine de ce mois, et alors que les Vipères sortent encore, le tissu adrénal est revenu à un repos aussi complet que pendant l'hivernage. L'uniformité d'aspect du tissu adrénal, chez les animaux formant un lot homogène, est remarquable. Les variations cycliques de ce tissu chez les mâles et les femelles sont très semblables et probablement assez indépendantes du cycle sexuel. Toutefois, la régression estivale semble moins prononcée chez les mâles, pour les deux catégories cellulaires.

On sait que l'abondance des lipides totaux et surtout des lipides biréfringents représente le critère le plus sûr d'activité du cortex surrénal chez les Mammifères. On peut affirmer que la période d'hivernage coïncide chronologiquement avec une grande richesse du tissu interrénal en lipides béréfringents, ce qui correspond très certainement à un état d'hypofonctionnement. De même, la diminution des lipides biréfringents lors du réveil printanier a, selon toute vraisemblance, la signification d'une activation de l'organe. A cette activation succède une nouvelle accumulation de lipides, d'ailleurs très irrégulière et sujette à de larges variations individuelles. Chez les femelles, la disparition régulière des lipides biréfringents pendant l'ovulation et la parturition, correspond vraisemblablement à une vive décharge hormonale. Les variations du glycogène histochimiquement décelable sont parallèles, dans l'ensemble, à celles des lipides biréfringents : il semblent avoir, chez *V. aspis*, la même signification que chez les Mammifères hibernants, l'activation du cortex se traduisant par une diminution du glycogène histochimiquement décelable. Les modifications histologiques des cellules adrénales peuvent être interprétées de façon classique,

la dégranulation ayant la signification d'une mise en circulation du produit de sécrétion; de ce point de vue, l'homogénéité des différents lots examinés est remarquable. Ici encore, on constate que l'hivernage correspond à une période de repos de la glande, mais qu'il est particulièrement intéressant de noter la reprise d'activité un mois avant les premières sorties. De plus, il convient d'insister sur le fait qu'il ne se produit pas, en novembre et décembre, d'involution profonde; ces données s'accordent avec les conclusions de KAYSER qui estime que, chez les Mammifères hibernants, « cette transformation ne peut être équivalente à une suppression fonctionnelle car la surrenalectomie réduit le sommeil et conduit à la mort ».

En définitive, nous pouvons interpréter ces observations en admettant que la glande interrénale est toujours au repos pendant l'hivernage, que l'activité sexuelle — accouplement et spermatogenèse chez les mâles, oestrus chez les femelles — correspond à une activité moyenne, avec une brusque décharge hormonale pendant la parturition et l'ovulation, mais qu'à tout moment de la période active un facteur acyclique — stress ou autre — peut déterminer une activité passagère de la glande. La glande adrénale présente des variations cycliques caractérisées par deux phases de repos : l'une hivernale, sans involution profonde, l'autre estivale; le maximum d'activité se situe en avril et une seconde période d'activité, moins intense, survient en septembre. Il convient d'insister sur le fait que la reprise d'activité du tissu adrénal a lieu avant la fin de l'hivernage et la mise au repos avant l'entrée en hivernage. Cette activité semble étroitement liée à la vie végétative, et sous la dépendance d'un facteur intrinsèque indépendant du cycle sexuel.

Pancréas

Chez les Poïkilothermes l'étude des variations saisonnières des îlots de LANGERHANS n'a été abordée que chez les Anoures. ARON et SCHWARTZ (1925) ont constaté que de novembre à mars les îlots de LANGERHANS apparaissent généralement plus volumineux avec des cellules remplies de grains de sécrétion, tandis que les îlots de printemps se composent de cellules étroites et dégranulées.

L'histologie du pancréas a été suffisamment bien étudiée chez les Serpents (THOMAS, 1942; GABE, 1961) et nous rappellerons simplement que les îlots de LANGERHANS, composés de cellules A et B, sont de taille très variable, et presque tous rassemblés dans la région de l'organe voisine de la rate.

Les cellules A, constamment plus abondantes que les B, ne présentent pas de modifications saisonnières notables. A aucun mo-

ment, nous n'avons noté de signes d'activité intense, bien qu'il existe toujours un certain nombre de grandes cellules partiellement dégranulées et visiblement fonctionnelles. Les cellules B se présentent habituellement sous trois formes différentes : de petits éléments allongés, très fortement chargés de sécrétion, des éléments de taille moyenne fortement chargés de grains de sécrétion ou plus ou moins dégranulés, et de grandes cellules à des degrés variables de dégranulation. Ces divers stades sont présents à toutes les saisons, mais leur pourcentage respectif varie légèrement : durant

Stade du cycle	Dates	Nombre d'animaux	Rapport B/A	Rapport R/Y
Hivernage	décembre	11 Vipères	0,500	2,22
	fév.-mars	7 —	0,528	1,91
Activité	avril	12 —	0,515	1,91
	mai-sept.	8 —	0,520	1,91

l'hivernage et au moment des premières sorties, le nombre des petits éléments très chromophiles est plus grand que durant l'été tandis que les grandes cellules dégranulées sont moins nombreuses. Ces constatations suggèrent une activité presque constante avec cependant une légère involution qui dure aussi longtemps que le jeûne et, par conséquent, plus longtemps que l'hivernage. Chez *V. aspis*, le pourcentage des cellules A et B dans les îlots de LANGERHANS (rapport B/A) ne varie pas de façon significative au cours de l'année et est toujours compris entre 0,43 et 0,60. Le rapport de RICHARDSON-YOUNG — ou pourcentage du tissu endocrine par rapport au tissu exocrine — paraît sensiblement plus élevé en hiver que durant la période active. Compte tenu des très faibles modifications apparentes des îlots de LANGERHANS, il semble qu'il s'agit d'une involution du pancréas exocrine pendant l'hivernage. Nous ne nous sommes que peu préoccupés de ce dernier : signalons toutefois que les grains de zymogène, colorés par la fuschine paral-déhyde ou par l'orange-G des diverses colorations trichromiques, sont toujours absents en hiver et peuvent, ou non, être présents en grand nombre d'avril au début d'octobre. La fixation des pièces en liquide de BOUIN ne permet pas, cependant, d'insister sur ce phénomène.

Nous n'avons pas observé, chez *Vipera aspis* en hivernage, l'augmentation du rapport B/A signalé par KAYSER chez le Hamster et le Spermophile. Durant toute l'année, les variations individuelles de ce rapport ont été extrêmement faibles, à peine supérieures à

la marge de variation due à l'imprécision de la méthode de numération. Il paraît logique de penser que, comme l'a trouvé Mosch chez les Chauve-Souris, les modifications liées à l'hivernage n'apparaissent pas dans le rapport B/A, mais sont visibles au niveau des cellules. Une activité réduite du pancréas endocrine pendant l'hivernation a été signalée chez les Mammifères hibernants : chez le Hérisson (ALLARA), le Spermophile (MAYER et BERNICK) et les Cheiroptères (AZZALI), il en est de même chez les Anoures (ARON et SCHWARTZ). Chez les Vipères, seules les cellules B laissent voir des modifications morphologiques saisonnières, caractérisées par l'augmentation, en hiver, du pourcentage des éléments de petite taille, très chargés en grains de sécrétion et visiblement au repos, tandis que ce sont les grands éléments actifs, plus ou moins dégranulés, qui dominent en été. Toutefois, la différence est faible et l'aspect histologique plaide en faveur d'une activité constante, un peu plus faible en hiver. Chez les cellules A, durant toute l'année le pourcentage des éléments franchement involués est sensiblement le même (12 %). Des variations dans le nombre des grandes cellules actives, plus ou moins dégranulées ou vacuolisées, sont perceptibles : mais il s'agit de différences individuelles et nous n'avons pu mettre en évidence un caractère saisonnier. La disparition des grains de zymogène au cours de l'hiver, dans les cellules exocrines, ainsi que la légère augmentation du rapport de RICHARDSON-YOUNG à cette époque, suggèrent une certaine involution du pancréas exocrine, ce qui serait parfaitement en accord avec le repos prolongé des fonctions digestives.

En résumé, l'étude histologique du pancréas de *Vipera aspis* ne révèle que peu de modifications pendant l'hivernage. Le rapport cellules B/cellules A reste à peu près constant toute l'année; la réduction de l'activité sécrétrice des cellules B au cours de l'hiver, comme la légère augmentation du rapport R/Y et la disparition des grains de zymogène, est probablement à rattacher au jeûne et non à l'hivernage.

Glycorégulation

La glycémie a été déterminée chez un certain nombre de Reptiles, et semble plus élevée chez les Lézards (MILLER, 1956-1958) que chez les Serpents. Les résultats relatifs aux variations saisonnières font apparaître de notables divergences suivant les espèces étudiées. PRADO (1946) admet que la glycémie ne présente pas de cycle saisonnier chez *Bothrops jararaca* et *Phylodryas sp.*, au Brésil; chez les Tortues, *Terrapene carolina* et *Pseudemys scripta elegans*, HUTTON et GOODNIGHT (1957) observent des glycémies élevées au cours de l'hivernage, mais avec des valeurs extrêmes très éloignées:

KHALIL et YANNI (1959) constatent, chez *Uromastix aegyptius*, des valeurs relativement basses pendant l'activité sexuelle et un taux minimum en juillet; des variations importantes ont été rapportées par HOPPING (1923) chez l'Alligator : les valeurs sont plus basses à la fin de l'automne et en hiver qu'au printemps.

Les modifications des réserves de glycogène hépatique ont été mises en évidence chez les Anoures : SCHWARTZ et BRICKA (1924), ARON et SCHWARTZ (1925), GOLDFEDEROVA (1926), ont montré que chez *Rana temporaria* et *R. esculenta*, le glycogène diminue à partir du printemps vers un minimum estival (2 à 6 %) puis remonte en automne vers un maximum hivernal (14 à 19 %).

Nous avons étudié, chez *Vipera aspis*, les variations de la glycémie, en essayant d'en préciser les facteurs et de mettre en évidence l'influence de la latence hivernale. En outre, les réserves du glycogène hépatique et, dans quelques cas, le glucose libre du foie ont été déterminés. L'influence de la température a été étudiée, d'une façon plus expérimentale, sur quelques séries de Vipères. L'ensemble de ces résultats a déjà été exposé (AGID, DUGUY, SAINT GIRONS, 1961) et nous attacherons seulement à étudier la glyco-régulation dans ses rapports avec la période d'hivernage.

Les résultats des dosages du sucre sanguin, aux différents moments du cycle, permettent de faire plusieurs constatations :

- la glycémie est très basse en décembre (moyenne = 7 mmg %);
- elle s'élève dès le mois de janvier, alors que les animaux sont encore en hivernage (moyenne = 20 mmg %);
- durant presque toute la période active, on constate des variations très importantes dans le taux de la glycémie, mais sa valeur moyenne tend à s'élever (avril = 27 mmg %; juin = 29; août-septembre = 40);
- au mois d'octobre, avant l'hivernage, les glycémies sont élevées (moyenne = 32) et très homogènes (comprises entre 29 et 34).

De toute évidence, nous nous trouvons en présence d'un phénomène à déterminisme polyfactoriel et quelques expériences étaient nécessaires, notamment en ce qui concerne l'influence propre de la température. Malgré les variations individuelles qui sont de règle avec la glycémie, on peut constater que :

- un réchauffement de quelques heures, analogue à l'insolation diurne, montre déjà une action sensible sur le taux de la glycémie;
- deux jours sont suffisants pour que celui-ci se stabilise, après une variation de température de l'ordre de 10 à 15°;
- à une augmentation de la température de 10° pendant plus de 48 heures correspond une augmentation de la glycémie, qui est de l'ordre de 15 mmg %;

— enfin, et surtout, pour une même température la glycémie se stabilise à un niveau différent selon l'époque de l'année.

Les dosages de glycogène hépatique montrent des variations individuelles considérables : des chiffres allant de 775 à 4 530, ou de 2 002 à 8 000, ont été trouvés dans des lots apparemment homogènes (1). Trois faits seulement paraissent se dégager des résultats : d'une part, un jeûne prolongé, entraînant une réduction considérable des corps gras, n'est pas incompatible avec des réserves de glycogène de l'ordre de 1 000 à 2 000. D'autre part, ces dernières sont généralement importantes (de 2 000 à 8 000) au mois d'octobre, juste avant l'hivernage. Enfin, le glycogène hépatique est généralement moins abondant entre la fin d'avril et le début de septembre. Nous n'avons pas trouvé de rapport direct entre l'alimentation et le glycogène hépatique.

Chez *Vipera aspis*, nous retrouvons les valeurs basses de la glycémie, communes aux Serpents d'après la majorité des auteurs. Toutefois, il existe d'importantes variations individuelles ou saisonnières, dont le déterminisme est visiblement polyfacticiel. Nous avons vu que la valeur de la glycémie peut être, dans des conditions bien déterminées, une fonction assez stricte de la température ainsi que AHLGREEN, et SCHWARTZ et BRICKA l'avaient signalé chez les Grenouilles. Mais il est non moins clair que cet effet varie beaucoup avec l'époque de l'année, donc avec l'état endocrinien. Nos résultats sont nets à cet égard : en décembre, la glycémie est beaucoup plus basse qu'en janvier, bien que la température soit légèrement plus élevée; en avril, on ne réussit pas à ramener la glycémie à un taux aussi bas qu'en décembre, même si la température atteint + 4°. Il y a donc une régulation de la glycémie par la température, mais à des niveaux différents suivant l'état du cycle. Il est tentant de rapprocher ces résultats de ceux qui ont été obtenus chez les Mammifères hibernants. La plupart des auteurs admettent une hypoglycémie pendant le sommeil hivernal. AGID et POPOVIC (1957) ont donné de nombreuses valeurs glycémiques chez *Citellus citellus*, soit au cours du sommeil, soit chez l'animal réveillé, soit à des temps variables au cours du réveil. La température centrale variant de + 8° à + 37°, on trouve des valeurs s'échelonnant de 26 mmgr % à 120 mmgr %, avec une assez bonne proportionnalité; on peut d'ailleurs observer que les valeurs glycémiques obtenues jusqu'à + 30° sont grossièrement voisines de celles des Vipères. L'existence d'un niveau glycémique donné, en fonction de la température, et toutes choses égales par ailleurs, paraît donc un phénomène assez général chez les Vertébrés : normal chez les Poïkilothermes, elle apparaît chez les Mammifères, hibernants ou non, au moment où

(1) Taux du glycogène hépatique exprimé en mmgr %.

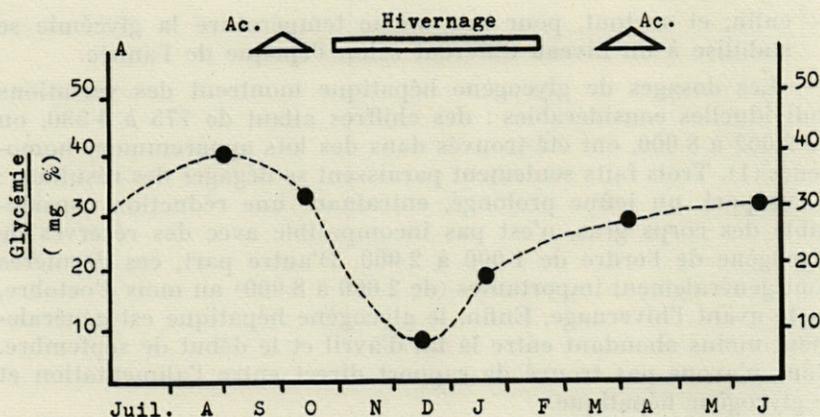


Fig. 23. — Variations de la glycémie au cours du cycle annuel de *Vipera aspis*.

cesse la lutte de l'organisme pour le maintien de l'homéothermie. Certains auteurs (SUOMALAINEN, 1938) ont envisagé une hyperactivité des cellules B du pancréas endocrine et une sécrétion accrue d'insuline pour expliquer l'hypoglycémie des hibernants. Outre que ce n'est pas le cas chez *V. aspis*, ce phénomène n'expliquerait nullement l'augmentation du niveau glycémique vers la fin de l'hivernage. L'exploration systématique des glandes endocrines des Vipères montre que les seuls éléments dont l'activité augmente de façon spectaculaire dès le mois de janvier sont les cellules gonadotropes de l'hypophyse, LH chez les mâles, et FSH chez les femelles (SAINT GIRONS, DUGUY, 1961), ainsi que les cellules hagiochromes et rha-

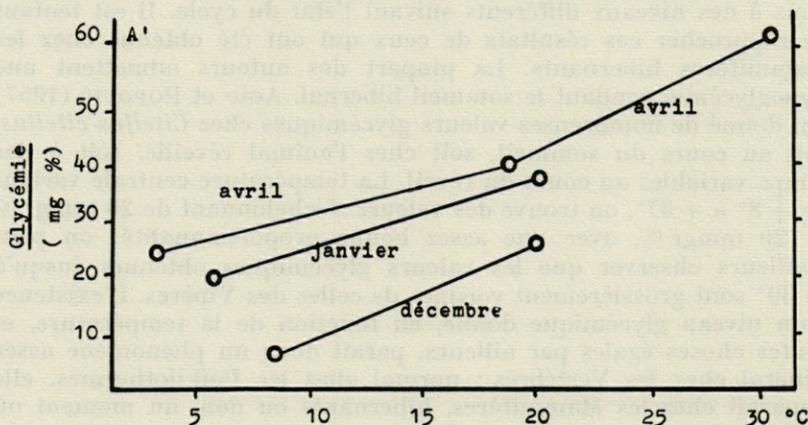


Fig 24. — Influence expérimentale de la température sur la glycémie.

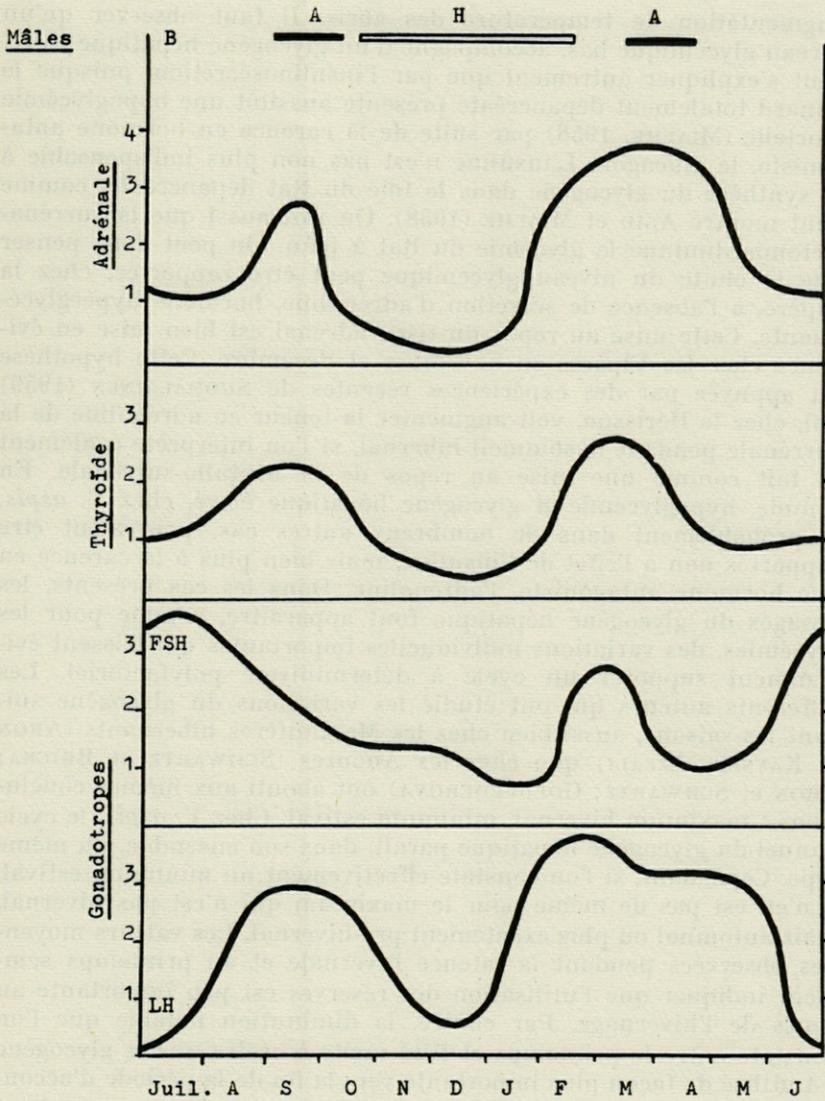


Fig. 25. — Variations annuelles de la glande adrénale, de la thyroïde, des gonadotropes LH et FSH, chez les mâles.

giochromes du tissu adrénal (MARTOJA, DUGUY, SAINT GIRONS, 1961). Selon toute probabilité, ce sont ces dernières qui doivent être tenues pour responsables de l'augmentation de la glycémie en janvier, puisque les premières sorties se produisent souvent avant toute

augmentation de température des abris. Il faut observer qu'un niveau glycémique bas, accompagné d'un glycogène hépatique élevé, peut s'expliquer autrement que par l'insulinosécrétion, puisque le Canard totalement dépancréaté présente aussitôt une hypoglycémie mortelle (MIALHE, 1958) par suite de la carence en hormone antagoniste, le glucagon. L'insuline n'est pas non plus indispensable à la synthèse du glycogène dans le foie du Rat dépancréaté, comme l'ont montré AGID et MIALHE (1958). On sait aussi que la surrénalectomie diminue la glycémie du Rat à jeûn. On peut donc penser que la chute du niveau glycémique peut être rapportée, chez la Vipère, à l'absence de sécrétion d'adrénaline, hormone hyperglycémisante. Cette mise au repos du tissu adrénal est bien mise en évidence chez les Vipères en novembre et décembre. Cette hypothèse est appuyée par des expériences récentes de SUOMALAINEN (1959) qui, chez le Hérisson, voit augmenter la teneur en adrénaline de la surrénale pendant le sommeil hivernal, si l'on interprète également ce fait comme une mise au repos de la médullo-surrénale. En somme, hypoglycémie et glycogène hépatique élevé, chez *V. aspis*, et probablement dans de nombreux autres cas, pourraient être rapportés non à l'effet de l'insuline, mais bien plus à la carence en une hormone antagoniste, l'adrénaline. Dans les cas présents, les dosages du glycogène hépatique font apparaître, comme pour les glycémies, des variations individuelles importantes qui laissent évidemment supposer un cycle à déterminisme polyfactoriel. Les différents auteurs qui ont étudié les variations du glycogène suivant les saisons, aussi bien chez les Mammifères hibernants (ARON et KAYSER, AZZALI) que chez les Anoures (SCHWARTZ et BRICKA; ARON et SCHWARTZ; GOLDFEDEROVA) ont abouti aux mêmes conclusions : maximum hivernal, minimum estival. Chez *V. aspis*, le cycle annuel du glycogène hépatique paraît, dans son ensemble, du même type. Cependant, si l'on constate effectivement un minimum estival, il n'en est pas de même pour le maximum qui n'est pas hivernal, mais automnal ou plus exactement pré-hivernal. Les valeurs moyennes observées pendant la latence hivernale et au printemps semblent indiquer que l'utilisation des réserves est peu importante au cours de l'hivernage. Par contre, la diminution notable que l'on constate entre le printemps et l'été incite à croire que le glycogène est utilisé de façon plus importante vers la fin de la période d'accouplement, ce qui confirmerait l'opinion de GOLDFEDEROVA qui admet que, chez *Rana fusca* et *R. esculenta*, la diminution du glycogène est liée à des facteurs internes agissant au moment de la période d'activité sexuelle. En outre, le parallélisme entre la diminution des corps gras et celle du glycogène, signalé par cet auteur, se retrouve chez *V. aspis* puisque la diminution des corps gras des mâles se produit essentiellement pendant les périodes d'activité sexuelle;

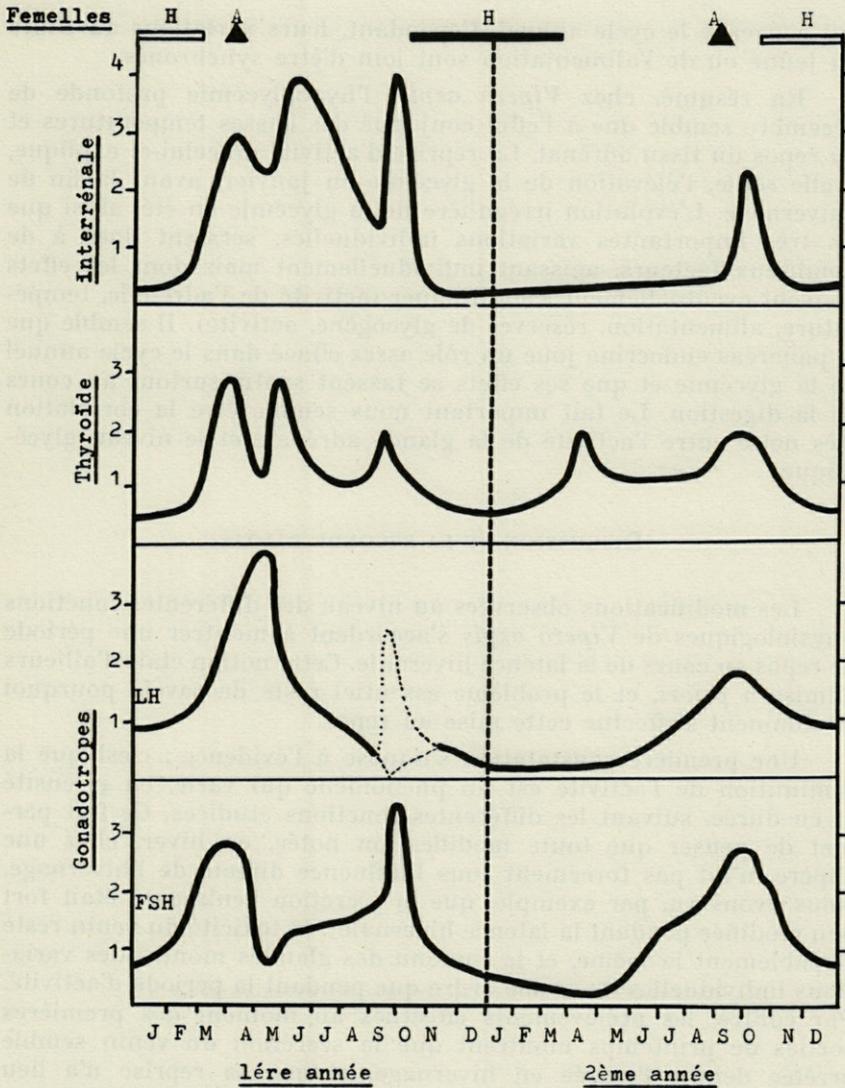


Fig. 26. — Variations annuelles de la glande interrénale, de la thyroïde, des gonadotropes LH et FSH, chez les femelles. En abscisses : stade du cycle annuel. H : hibernage. A : accouplements. En ordonnées : activité des glandes endocrines, exprimée en unités arbitraires.

ce fait, joint à la constatation d'un maximum en octobre, à la fois pour le glycogène et pour les corps gras, laisserait supposer une certaine corrélation entre ces deux éléments, tout au moins en ce

qui concerne le cycle annuel. Cependant, leurs variations au cours du jeûne ou de l'alimentation sont loin d'être synchrones.

En résumé, chez *Vipera aspis*, l'hypoglycémie profonde de décembre semble due à l'effet conjugué des basses températures et du repos du tissu adrénal. La reprise d'activité de celui-ci explique, à elle seule, l'élévation de la glycémie en janvier, avant la fin de l'hivernage. L'évolution irrégulière de la glycémie en été, ainsi que les très importantes variations individuelles, seraient dues à de nombreux facteurs, agissant individuellement mais dont les effets peuvent éventuellement s'additionner (activité de l'adrénale, température, alimentation, réserves de glycogène, activité). Il semble que le pancréas endocrine joue un rôle assez effacé dans le cycle annuel de la glycémie et que ses effets se fassent sentir surtout au cours de la digestion. Le fait important nous semble être la corrélation très nette entre l'activité de la glande adrénale et le niveau glycémique.

DISCUSSION DE LA SECONDE PARTIE

Les modifications observées au niveau des différentes fonctions physiologiques de *Vipera aspis* s'accordent à montrer une période de repos au cours de la latence hivernale. Cette notion était d'ailleurs admise *a priori*, et le problème essentiel reste de savoir pourquoi et comment s'effectue cette mise au repos.

Une première constatation s'impose à l'évidence : c'est que la diminution de l'activité est un phénomène qui varie, en intensité et en durée, suivant les différentes fonctions étudiées. Ce fait permet de penser que toute modification notée, en hiver, chez une Vipère, n'est pas forcément sous l'influence directe de l'hivernage. Nous avons vu, par exemple, que la sécrétion venimeuse était fort peu modifiée pendant la latence hivernale : la toxicité du venin reste sensiblement la même, et le contenu des glandes montre des variations individuelles du même ordre que pendant la période d'activité. Par contre, les prélèvements effectués au moment des premières sorties de printemps montrent que la sécrétion du venin semble arrêtée depuis l'entrée en hivernage, et que sa reprise n'a lieu qu'après le premier repas. Nous pouvons donc estimer que l'hivernage est sans influence directe sur la fonction venimeuse qui est essentiellement liée aux fonctions digestives : l'arrêt de la sécrétion observé au cours de la latence hivernale est, en fait, indépendant de celle-ci et simplement liée à la durée du jeûne. De même, les faibles modifications hivernales du pancréas, limitées à une légère involution du pancréas exocrine et à une faible diminution de l'activité des cellules B, montrent que ces variations sont indépendantes

de l'hivernage; elles sont sous l'influence du jeûne qui, chez les mâles, peut durer jusqu'en avril.

On a souvent estimé, jusqu'ici, que le rôle principal des corps gras des Serpents était celui de réserves pour la période d'hivernage. Les données recueillies chez *V. aspis* confirment les observations de SAINT GIRONS (1952) et montrent que la latence hivernale modifie peu le poids des corps gras dont l'utilisation est essentiellement liée au cycle sexuel : accouplement de printemps et d'automne chez les mâles, vitellogenèse chez les femelles. Le cycle sexuel n'est lui-même que très peu influencé par l'hivernage. Chez les mâles, on constate que la spermatogenèse tend à être continue pendant tout l'hiver et, d'autre part, que l'involution des caractères sexuels secondaires ne se produit qu'en juillet. Chez les femelles, la maturation des ovules se poursuit lentement au cours de l'hivernage, et même la gestation retardée — quoique d'observation exceptionnelle — n'est pas interrompue par la latence hivernale. Cette indépendance du cycle sexuel et de l'hivernage est confirmée par les variations observées au niveau des cellules *beta* et *gamma* de l'hypophyse : les gonadotropes FSH, chez les femelles, et LH, chez les mâles, entrent en activité environ un mois avant la fin de l'hivernage, ce qui laisse supposer l'existence d'un cycle intrinsèque. Par contre, la reprise de l'activité hypophysaire au printemps — au moment des premières sorties — visible au niveau des cellules corticotropes, thyroïdiques, gonadotropes FSH chez les mâles, et LH chez les femelles, plaide en faveur d'un déterminisme extrinsèque. Nous savons que les glandes thyroïde et interrénale sont au repos pendant toute la latence hivernale mais, s'il semble exister un parallélisme étroit entre la reprise d'activité de la glande et les premières sorties, il n'en est pas de même pour la mise au repos qui, elle, est pré-hivernale. Il est donc nécessaire d'admettre ici l'intervention d'un facteur agissant alors que les Vipères sont encore en activité. *A fortiori*, la reprise d'activité de la glande adrénaie bien avant la fin de la latence hivernale tend à prouver l'existence d'un cycle annuel de la glande : il permet d'expliquer la baisse rapide de la glycémie en décembre, puis son augmentation dès janvier.

Les faits les plus importants mis en évidence par l'étude du cycle annuel des éléments figurés du sang sont, d'une part l'apparition du leucogramme *hivernal* pendant une courte période de l'hivernage (mi-décembre), et d'autre part les modifications importantes qui se produisent dans le sang en automne. Il apparaît nettement que la formule sanguine, si elle subit des variations cycliques annuelles particulièrement caractéristiques en ce qui concerne les éosinophiles et les lymphocytes, ne présente aucune modification au moment de l'entrée en hivernage et des premières sorties.

En définitive, nous pouvons constater qu'il n'est pas possible de mettre en évidence l'action directe de l'hivernage sur les fonctions physiologiques de *Vipera aspis*. Tout au plus son influence se fait-elle sentir indirectement : c'est ce qui se produit au niveau des glandes venimeuses et du pancréas, sous l'influence du jeûne. Par contre, toutes les données fournies par l'étude des glandes endocrines et du sang tendent à prouver l'existence d'un cycle annuel intrinsèque dont la phase de repos hivernal, plus ou moins accentuée et variable dans le temps, reste caractéristique pour chaque fonction :

— les modifications du sang — glycémie très basse, éosinophilie et lymphopénie — n'atteignent leurs valeurs extrêmes que pendant une très courte période de l'hivernage;

— certains éléments glandulaires — adrénale, gonadotropes FSH et LH — reprennent leur activité très nettement avant la fin de la latence hivernale.

A la lumière de ces faits, nous pouvons distinguer, chez les Vipères sorties exceptionnellement en hiver, deux cas différents : celui des bêtes sorties en novembre et décembre, qui traduit une perturbation du cycle annuel intrinsèque, et celui des sujets sortis en janvier, qui témoigne d'une reprise d'activité particulièrement précoce.

L'ensemble des fonctions de *V. aspis* subit, en automne, diverses modifications. Celles-ci peuvent être caractéristiques de cette date du cycle (érythropièse), ou annoncer la phase de repos hivernal (éosinophilie et lymphopénie progressives, repos de la thyroïde et des surrénales); d'autres, au contraire, traduisent l'état de *mise en charge* de la bête avant l'hivernage (augmentation de l'hémoglobine et des érythrocytes, poids des corps gras élevé, stockage du glycogène hépatique). Cette période du cycle présente ainsi l'aspect d'une phase préparatoire à la latence hivernale, et incite à penser qu'il s'agit vraisemblablement d'une époque de grande importance pour *Vipera aspis* : celle pendant laquelle aurait lieu la remise à jour de son cycle annuel.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Il vient tout naturellement à l'esprit d'établir une comparaison entre la biologie des Vipères au cours de leur latence hivernale et le sommeil hibernant des Mammifères, tel que l'a défini KAYSER (1957). Chez *Vipera aspis*, il est évident que l'entrée en hivernage ne pose pas le problème du refroidissement de l'homéotherme hibernant : nous savons que les Vipères supportent, dans leurs abris d'hiver, des températures comprises entre la température minimale

critique et la température minimale volontairement tolérée, comme elles peuvent le faire également pendant leur période active. Le seul problème de thermorégulation posé par l'hivernage des Vipères est celui de savoir pourquoi elles effectuent leurs premières sorties dans des conditions de température nettement moins favorables que celles notées au moment des dernières sorties. Il semble logique de rattacher ce fait aux modifications physiologiques liées au cycle annuel. Il est classique d'affirmer que l'hibernant en sommeil est devenu un Poïkilotherme (MERZBACHER, cité par KAYSER); ceci laisse à penser que de nombreux éléments de comparaison peuvent être recherchés sur le plan physiologique. Effectivement, nous avons constaté, chez *Vipera aspis*, une phase de repos hivernal au niveau des glandes endocrines : c'est là un élément essentiel dans le mécanisme physiologique de l'hibernation et, selon l'expression de KAYSER : « sans modifications des glandes endocrines il n'y a pas de sommeil hivernal; mais l'involution glandulaire n'est pas unique ni constante durant tout l'hiver : il y a des glandes qui involuent, d'autres n'involuent pas ». La comparaison entre Vipères et Mammifères hibernants met en valeur deux faits d'importance : d'une part l'involution hivernale affecte l'hypophyse, la thyroïde, et les surrénales, alors qu'elle n'est pas visible au niveau du pancréas; d'autre part, l'involution commence en automne, et la reprise d'activité a lieu avant la fin de l'hivernage. Il est évident que ces variations traduisent l'existence d'un cycle annuel des glandes endocrines indépendant des seules conditions écologiques de l'hivernage, comme le sont également les modifications du sang. Sur ce point les données fournies par *V. aspis* permettent deux constatations : en premier lieu, elles confirment l'hypoglycémie signalée chez les Mammifères hibernants et, surtout, que celle-ci est compatible avec un taux élevé de glycogène hépatique. Mais, en contre partie, elles mettent en évidence une éosinophilie très marquée, chez *V. aspis*, en décembre, ce qui est vraisemblablement le fait le plus caractéristique des modifications hivernales du sang chez les Vipères, et probablement même chez les Reptiles.

Différentes interprétations ont été proposées, chez les Mammifères hibernants, pour expliquer le mécanisme physiologique de l'hibernation. L'une des plus anciennes est celle qui invoquait le jeûne comme cause du sommeil hivernal : mais il a été établi que le Spermophile, par exemple, engraisse rapidement avant le début de l'hivernage, et démontré qu'en empêchant le Hamster d'engraisser à cette époque on entravait l'apparition du sommeil hivernal. Chez les Vipères, dont les corps gras montrent, de même que la graisse hivernale (ou masse hivernale) des Mammifères, un maximum pré-hivernal, l'influence du jeûne seul sur l'entrée en hivernage semble à éliminer. Certains auteurs, en particulier SUOMALAINEN, ont voulu

voir dans l'hypoglycémie le facteur déterminant de l'hibernation, et essayé d'induire le sommeil hibernant par l'hypoglycémie insulinique. Ces résultats ont été contestés, et les récentes expériences de KAYSER, sur le Hamster, ne les ont pas confirmés. Chez *V. aspis*, le fait que le taux de la glycémie varie au cours de la latence hivernale, en passant par un minimum en décembre, et surtout que l'augmentation se produise dès janvier, plus d'un mois avant la fin de l'hivernage, montre que le rôle de l'hypoglycémie au cours de cette période n'est pas prépondérant. Nous avons montré, d'ailleurs, que les variations hivernales de la glycémie sont probablement à rattacher à la diminution de l'activité des glandes adrénales et que, par conséquent, l'hypoglycémie d'hiver n'est que la résultante de l'involution partielle du tissu adrénal.

En dernière analyse, il semble qu'il faille attribuer aux glandes surrénales un rôle de premier plan dans le mécanisme physiologique de l'hivernage des Vipères. En effet, outre l'influence directe de l'adrénale sur la glycorégulation, et probablement sur la fin de l'hivernage, il semble vraisemblable de rattacher la régulation du taux des éosinophiles à l'interrénale, dont le repos hivernal déterminerait l'éosinophilie caractéristique des Vipères en hivernage. Tous les travaux concernant les Mammifères hibernants ont permis de conclure à l'existence d'un cycle saisonnier endocrinien, que l'on a considéré, jusqu'ici, comme étant d'origine endogène. Chez *V. aspis*, il est évident que le cycle annuel mis en évidence est du même type. Toutefois, l'ensemble des modifications présentées par les différentes fonctions physiologiques, en automne, met en évidence le rôle essentiel joué par cette période au cours du cycle annuel. Elle permet, en outre, d'émettre l'hypothèse d'une remise à jour du cycle de *V. aspis*, à cette époque. Ce fait pourrait se produire sous l'influence d'un stimulus exogène, diminution de la longueur du jour par exemple, agissant par relais hypothalamo-hypophysaire, et déterminant des réactions variables selon les différents effecteurs.

En conclusion, l'étude de la biologie de *Vipera aspis* dans la nature montre que la latence hivernale correspond à un *hivernage*, défini en fonction du comportement, et à un *repos hivernal*, caractérisé par les modifications des différentes glandes endocrines, repos qui n'est pas synchrone du premier.

L'*hivernage* est la période du cycle annuel qui sépare la fin d'activité, automnale, de la reprise d'activité, printanière. Sa durée moyenne présente une certaine constance annuelle et n'est influencée ni par la température des abris, ni par la température vraie de l'air, mais par l'action directe de l'insolation et, très vraisemblablement, par la durée du jour.

Le *repos hivernal* est la phase du cycle que traversent les glandes endocrines, et qui s'accompagne de modifications du sang. Ces dernières sont caractérisées par une hypoglycémie, une éosinophilie, et une lymphopénie, très accentuées. L'état d'involution plus ou moins marqué des diverses glandes endocrines, de même que les modifications du sang, sont chronologiquement indépendantes de l'hivernage : elles commencent plus tôt, marquent un minimum en décembre, et cessent bien avant les premières sorties.

Toutefois, il est bien établi que les conditions écologiques propres à la latence hivernale sont indispensables pour que le cycle des modifications physiologiques puisse s'accomplir. Ces dernières sont analogues à celles que présentent les Mammifères hibernants mais le fait que *Vipera aspis* garde, au cours de son séjour dans les abris d'hiver, les mêmes réactions qu'elle présente au cours de sa période active, lorsqu'elle se trouve placée dans des conditions écologiques identiques, ne permet pas de la ranger parmi les hibernants. Son cycle annuel est caractérisé par une période active, et une latence hivernale. Cette dernière comprend à la fois un hivernage à déterminisme écologique, et un repos hivernal lié à un cycle, vraisemblablement intrinsèque mais remis à jour au moment de la période de pré-hivernage.

RÉSUMÉ

ÉCOLOGIE

Les données d'écologie de ce travail ont été fournies par l'observation de *Vipera aspis* L., à l'état sauvage, au sud de la Loire (Bocage Vendéen) de 1949 à 1961, et nous ont montré que :

Le cycle annuel d'activité comporte deux périodes principales : activité estivale et latence hivernale, reliées par deux époques de transition (activité d'automne et activité de printemps).

L'activité d'automne commence avec l'activité sexuelle d'automne (15 sept. - 15 oct.) : le comportement sexuel est identique à celui du printemps mais cette deuxième période d'accouplement est variable, en intensité et en durée, suivant les conditions écologiques, favorables ou non, selon les années.

A partir du 15 octobre, les sorties des Vipères sont indépendantes de l'activité sexuelle, et cessent dès que survient, dans les derniers jours d'octobre, une période d'insolation nulle. On observe, en outre, une différence de l'activité suivant le sexe : les femelles entrent en hivernage un peu plus tôt que les mâles dont les sorties peuvent avoir lieu jusqu'au 1^{er} novembre.

L'hivernage a lieu dans des abris, de nature et de profondeur variables, toujours orientés au sud. Le mode d'hivernage varie en fonction des abris : généralement une seule Vipère dans les abris peu profonds, et quelques sujets dans les abris de moyenne profondeur. Les abris de grande profondeur contiennent des groupements — Reptiles et Amphibiens — à la suite de déplacements vers ce que nous appellerons des *lieux d'hivernage*.

À l'intérieur des abris d'hivernage les Vipères supportent une humidité à saturation, une température moyenne de $+7^{\circ}5$, et une température minimale de $+4^{\circ}$; leur température cloacale peut être considérée comme égale à celle de l'abri. Le réflexe de défense est conservé pendant toute la latence hivernale.

La température à l'intérieur des abris varie en fonction de la température moyenne du sol; en outre, jusqu'à 0,50 m les variations ont lieu en fonction inverse de la profondeur, et en fonction directe de l'insolation. L'écart moyen des minima et des maxima, dans un abri de 0,30 m, est de 6° .

Les températures notées au moment des premières sorties (abris = $+10^{\circ}$, substratum = $+27^{\circ}$) sont nettement plus basses que celles observées lors des dernières sorties ($+30^{\circ}$, $+13^{\circ}$), et mettent en évidence une adaptation thermique différente entre ces deux époques.

Les premières sorties sont déterminées par toute période d'insolation continue survenant à partir du 15 février. En outre, on constate que la longueur du jour est sensiblement la même au moment de la reprise d'activité que de la fin de celle-ci (entre 10 h et 10 h 30). La longueur moyenne de l'hivernage est de 110 jours; cette durée est augmentée chez les Vipères aspic à la limite nord de leur aire de répartition.

Au moment des premières sorties, comme au moment des dernières, on observe une différence d'activité, selon le sexe : les mâles apparaissent toujours les premiers. Leur comportement de printemps montre que : — leurs premières sorties sont destinées uniquement à assurer leur thermorégulation; — l'activité sexuelle ne commence que 15 jours après, environ; — les accouplements (15 mars - 15 avril) se produisent au moment des sorties des femelles.

L'ensemble de ces données d'écologie nous montre que ni la température vraie de l'air, ni celle des abris d'hiver, n'ont d'influence sur le début et la fin de l'hivernage, et que l'insolation et la longueur du jour sont les seuls facteurs écologiques dont l'action directe puisse être mise en évidence. En outre, la différence que l'on observe dans la durée de la latence hivernale, suivant le sexe, ainsi que

l'inégalité des températures supportées par les Vipères au début et à la fin de leur période d'activité, sont inexplicables en fonction de seuls facteurs écologiques.

PHYSIOLOGIE

Les données utilisées pour la partie physiologique de notre travail ont été fournies par des prélèvements effectués sur 368 Vipères, au total. Une partie des animaux ont été sacrifiés au cours de leur période d'activité, peu de temps après leur capture; un certain nombre de sujets, placés dans un talus reproduisant les conditions écologiques naturelles pour y effectuer leur latence hivernale, ont été sacrifiés *in situ* à différents moments de leur hivernage.

Les prélèvements de venin montrent que la quantité de venin trouvé chez les Vipères en hivernage dépend de la remise en charge des glandes au moment de l'entrée en hivernage. Il semble que l'état de réplétion des glandes reste ensuite le même, pendant toute la latence hivernale, jusqu'au premier repas de printemps. L'envenimation expérimentale sur Souris montre que la toxicité du venin est comparable, sinon égale, pendant la période d'hivernage et pendant celle d'activité.

Les variations annuelles du poids des corps gras montrent que la perte de poids est faible au cours de l'hivernage, et que l'utilisation a lieu au cours des deux périodes d'accouplement, chez les mâles, et de la vitellogenèse, chez les femelles. La reconstitution des réserves se produit en été et en automne, chez les mâles, et au cours de la deuxième année du cycle reproductif biennal, chez les femelles. Il existe une variation très nette, selon le sexe : le pourcentage maximum absolu — par rapport au poids du corps — est deux fois plus élevé chez la femelle que chez le mâle.

Les éléments figurés du sang montrent une différence marquée suivant le sexe : les mâles se caractérisent par un plus grand nombre d'érythrocytes que les femelles qui, par contre, présentent des lymphocytes plus abondants. Chaque type d'élément figuré évolue suivant un cycle annuel qui lui est propre : — le nombre des érythrocytes augmente d'octobre à mars, atteint son maximum en été, et son minimum pendant les périodes d'accouplement; — le pourcentage des lymphocytes et des hétérophiles montre un maximum estival, celui des basophiles un maximum automnal mais, chez tous, on observe un minimum hivernal; — le cycle annuel du taux des éosinophiles se caractérise par une variation très importante entre un maximum hivernal et un minimum estival. Le sang des vipéreaux à la naissance ne montre pas de différence entre les deux sexes, mais se caractérise par une basophilie (deux fois le taux des

adultes). Les modifications importantes que l'on observe dans le sang, en octobre (érythropoïèse maximale, augmentation du taux d'hémoglobine et des érythrocytes) mettent en évidence le rôle de premier plan joué par la période de préhivernage au cours du cycle annuel; le printemps, au contraire, ne constitue qu'une phase de transition, sans modifications caractéristiques. On peut définir deux types de leucogramme : l'un caractérise l'activité estivale, l'autre une courte période de l'hivernage. Ce *leucogramme hivernal* n'apparaît qu'en décembre, et le début et la fin de l'hivernage n'entraînent aucune modification directe de la formule sanguine. Ces variations des éléments figurés du sang tendent à prouver l'existence d'un cycle annuel intrinsèque, présentant un certain parallélisme avec le rythme solaire annuel, et montrent que l'accomplissement de ce cycle ne peut avoir lieu en l'absence des conditions écologiques propres à la latence hivernale.

Les variations histologiques observées au niveau de l'hypophyse montrent que le repos hivernal est particulièrement visible au niveau de la neurohypophyse, des cellules *alpha* (présümées corticotropes), et des cellules *delta* (thyrotropes). L'involution n'est jamais aussi complète chez les éléments gonadotropes, et le fait que les cellules *gamma*, chez les mâles, et les cellules *beta*, chez les femelles, présentent une reprise de l'activité plus d'un mois avant les premières sorties tend à prouver que les variations hypophysaires ne sont pas déterminées par le début et la fin de l'hivernage, mais traduisent l'existence d'un cycle intrinsèque.

L'activité thyroïdienne correspond à la reprise de la vie active et à l'accouplement, chez les deux sexes, ainsi qu'à l'ovulation chez les femelles, mais non à la spermatogenèse chez les mâles. En mars-avril les deux facteurs se conjuguent, tous les deux ans chez les femelles, tous les ans chez les mâles, pour donner une période d'activité intense. La phase de repos de la glande s'observe pendant toute la durée de l'hivernage, mais il est à noter que l'apparition de ce stade est de règle avant l'entrée en hivernage.

La glande interrénale est toujours au repos pendant l'hivernage. L'activité sexuelle correspond à une activité moyenne, avec une brusque décharge hormonale pendant la parturition et l'ovulation, mais à tout moment de la période active un facteur acyclique — stress ou autre — peut déterminer une activité passagère de la glande. La glande adrénale présente une phase de repos hivernal, sans involution profonde, et une phase de repos estival; le maximum d'activité se situe en avril et une seconde période d'activité, moins intense, survient en septembre. La reprise d'activité du tissu adrénal a lieu avant la fin de l'hivernage et la mise au repos avant l'entrée en hivernage. Cette activité semble étroitement

liée à la vie végétative et sous la dépendance d'un facteur intrinsèque, indépendant du cycle sexuel.

L'aspect histologique du pancréas ne révèle que peu de modifications pendant l'hivernage. Le rapport des cellules B/cellules A reste à peu près constant toute l'année; la réduction de l'activité sécrétrice des cellules B au cours de l'hiver, comme la légère augmentation du rapport de RICHARDSON-YOUNG et la disparition des grains de zymogène, est probablement à rattacher au jeûne et non à l'hivernage.

L'hypoglycémie profonde de décembre semble due à l'effet conjugué des basses températures et du repos du tissu adrénal. La reprise de l'activité de celui-ci explique, à elle seule, l'élévation de la glycémie en janvier, avant la fin de l'hivernage. L'évolution irrégulière de la glycémie en été, ainsi que les très importantes variations individuelles, seraient dues à de nombreux facteurs, agissant individuellement, mais dont les effets peuvent éventuellement s'additionner (activité de l'adrénale, température, alimentation, réserves de glycogène). Le pancréas endocrine semble jouer un rôle assez effacé dans le cycle annuel de la glycémie et ses effets se font sentir surtout au cours de la digestion.

Il semble que le cycle annuel endocrinien, mis en évidence chez *Vipera aspis*, soit du même type que celui qui est connu chez les Mammifères hibernants. Toutefois, l'ensemble des modifications présentées par les différentes fonctions physiologiques, en automne, met en évidence le rôle essentiel joué par cette période au cours du cycle annuel. Elle permet, en outre, d'émettre l'hypothèse d'une remise à jour du cycle de *Vipera aspis* à cette époque. Ce fait pourrait se produire sous l'influence d'un stimulus exogène, diminution de la longueur du jour par exemple, agissant par relai hypothalamo-hypophysaire, et déterminant des réactions variables selon les différents effecteurs.

CONCLUSION

La latence hivernale de *Vipera aspis* L. ne correspond pas à une hibernation vraie. Il s'agit d'un hivernage dont le déterminisme écologique est lié à l'insolation. Cependant, l'animal est préparé aux conditions écologiques particulières de cette phase de son cycle par des modifications physiologiques, caractéristiques de la période de pré-hivernage, qui prouvent l'existence d'un cycle annuel intrinsèque.

BIBLIOGRAPHIE

- ABADIE, R. (d'), 1928. — Accouplement automnal chez la Couleuvre à collier et la Vipère aspic. *Rev. Hist. Nat. appl.*, ix, 336.
- AGID, R., DUGUY, R., MARTOJA, M., SAINT GIRONS, H., 1961. — Influence de la température et des facteurs endocrines dans la glycorégulation, chez *Vipera aspis*. *C.R. Ac. Sci.*, 252, 13, p. 2007-09.
- AGID, R., DUGUY, R., SAINT GIRONS, H., 1961. — Variations de la glycémie, du glycogène hépatique et de l'aspect histologique du pancréas, chez *Vipera aspis*, au cours du cycle annuel. *J. Physiologie*, 53, 807-824.
- AGID, R., MIALHE, P., 1959. — Glucides et lipides hépatiques chez le Rat pancréatectomisé totalement et maintenu à un niveau glycémique normal. *J. Physiol.*, 51, 533.
- AGID, R., POPOVIC, V., 1957. — Variations de la glycémie, du glucose et du glycogène hépatique chez les Spermophile hibernant. Etude de l'administration du glucagon. *J. Physiol.*, n° 1, 7-9.
- AHLGREEN, G., 1924. — Le sucre du sang des Grenouilles dépancréatées. *C.R. Soc. Biol.*, xc, 17, 1, 345-46.
- ALDER, A., HUBER, E., 1923. — Untersuchungen über Blutzellen and Zellbildung bei Amphibien und Reptilien. *Fol. Haemat.*, 29 : 1.
- ALLARA, E., 1956. — La midollare surrenale nel riccio ibernante. *Monit. Zool. Ital.; Atti Soc. Ital. Anat.*, 17 : 90-91.
- ALLARA, E., 1957. — Adrenalina e noradrenalina nella midollare surrenale del riccio ibernante. *Bol. Soc. Ital. Biol.*, 33, 3 : 259-260.
- ALLARA, E., 1957. — La struttura degli isolotti di Langerhans nel riccio ibernante. *Monit. Zool. Ital.*, suppl. 66 : 217-219.
- ALLARA, E., 1959. — La struttura dell'hypofisi del riccio durante l'ibernazione. *Monit. Zool. Ital.*, suppl. 67 : 73-74.
- ALTLAND, P.D., 1939. — Cytology of the hypophysis of the Fence Lizard. *Anat. Rec.*, LXXIV, 109-127.
- ALTLAND, P.D., THOMPSON, E.C., 1958. — Some factors affecting blood formation in Turtles. *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.*, 99, 2 : 456-59.
- ANDERSON, P., 1947. — Observations of the denning habits of the prairie Rattlesnake *Crotalus v. viridis*. *Chic. Ac. Sci. Nat.*, 9 : 1-2.
- ANGEL, F., 1946. — *Faune de France : Reptiles et Amphibiens*. Lechevalier, Paris, 204 p.
- ANGEL, F., 1950. — *Vie et mœurs des Serpents*. Payot, Paris, 319 p.
- ARON, M., KAYSER Ch., 1939. — Le phénomène de l'adaptation thermique et sa relation avec l'activité thyroïdienne appréciée d'après l'examen histologique chez quelques espèces d'hibernants. *C.R. Soc. Biol.*, cxxx, 395-397.
- ARON, M., KAYSER Ch., 1939. — Rôle de la température dans le déterminisme du sommeil hibernant. Importance du relai endocrinien dans ce mécanisme. *C.R. Soc. Biol.*, cxxxii, 120-122.

- ARON, Cl., KAYSER, Ch., 1956. — Sommeil hibernale et pancreas endocrine. *C.R. Soc. Biol.*, CL, 2: 410-413.
- ARON, M., SCHWARTZ, A., 1925. — Variations et relations saisonnières entre la structure des îlots pancreatiques endocrines et la teneur du foie en glycogène chez les Anoures; leur signification. *C.R. Soc. Biol.*, xcii, 12: 979-981.
- ARON, M., SCHWARTZ, A., 1925. — Cycle annuel des îlots pancreatiques endocrines chez les Batraciens Anoures. *C.R. Soc. Biol.*, xcii, 7: 501-503.
- ARVY, L., 1947. — Le dimorphisme sexuel sanguin chez *Rana temporaria* et *Bufo vulgaris*. *C.R. Soc. Biol.*, cxli, 9: 457-459.
- ARVY, L., 1949. — Action de la thyroxine sur l'hématopoïèse de la Grenouille d'hiver castrée. *C.R. Soc. Biol.*, 143: 364-365.
- ARVY, L., 1951. — Le rôle de la thyroïde dans le conditionnement hormonal de la morphologie sanguine. *Rev. Hémat.*, 6: 198-215.
- ARVY, L., 1959. — Recherches histoenzymologiques sur le pancreas de *Vipera berus* et de *V. aspis*. *C.R. Soc. Biol.*, 11: CLIII, 1736-1738.
- ARVY, L., BONICHON, A., 1958. — Contribution à l'histoenzymologie de la glande surrénale chez le Crocodile *Crocodylus niloticus*. *C.R. Ac. Sci.*, 246, 12: 1759-1761.
- ARVY, L., GABE, M., STUTINSKY, 1948. — Hypophyse et hématopoïèse. *Rev. Hémat.*, 3: 154-179.
- ASCHKENAZY, A., 1957. — Le rôle des hormones dans la régulation de l'éosinophilie sanguine. *Le sang*, 28: 400-527.
- ASCHOFF, J., 1958. — Tierische Periodik unter dem Einfluss von Zeitgebern. *Z. Tierpsychol.*, 15, 1: 1-30.
- ASSENMACHER, I., 1958. — La mue des oiseaux et son déterminisme endocrinien. *Alauda*, 26: 241-289.
- AZZALI, G., 1959. — Aspetti istologici e istochimici del pancreas escrino ed endocrino e del glicogeno epatico dei cheirotteri nelle varie epoche dell'anno. *Ateneo parmese Monogr.*, 30, 6, 1051-64.
- BABUDIERI, B., 1929. — Variazioni stagionali della formula ematica di *Lacerta muralis*. *Natura*, xx, 92.
- BABUDIERI, B., 1930. — Studi di ematologica comparata. Ricerche sui pesci, sugli anfibi e sui rettili. *Haematologica*, 2: 199-255.
- BAILEY, R.M., 1948. — Winter mortality in the Snake *Storeira dekayi*. *Copeia*, 3: 215.
- BAILEY, R.M., 1949. — Temperature toleration of Gartersnake in hibernation, *Thamnophis radix*. *Ecology*, xxx, 2: 238-242.
- BARBIERI, F.D., 1956. — El cyclo histofisiologico annual en la hipofisis, tiroides y gonades de la rana criolla *Leptodactylus chaquensis* Cei. *Arch. Farm. Bioquim.*, 7, 3: 267-322.
- BARBOUR, Th., 1926. — *Reptiles and Amphibians. Their habits and adaptations*. Boston, New-York.

- BARTHELEMY, H., 1930. — *Contribution à l'étude de l'hibernation et de la maturation des œufs de la Grenouille rousse*. Thèse Doct. Sci. Strasbourg.
- BARTOS, Z., 1960. — Reaction of hibernators to various low temperatures of the environment. *Nature*, 185, 4708 : 251-252.
- BEAUMONT, A., 1955. — Cortex surrénal et glycogène hépatique chez les larves de Batraciens Anoures. *C.R. Soc. Biol.*, CXLIX, 19-20, 1734-1736.
- BENEDICT, F.G., 1929. — Thyroid and temperature in cold-blooded vertebrates. *Nature*, 123 : 712.
- BENEDICT, F.G., 1932. — *The physiology of large Reptiles with special reference to the heat production of Snakes, Tortoises, Lizards, and Alligators*. *Carnegie Instit.*, 425 : 1-539. Washington.
- BENEDICT, F.G., LEE, R.C., 1938. — *Hibernation and marmot physiology*. *Carnegie Instit.*, 497 : 239 p.
- BERGMAN, R.A.M., 1957. — The erythrocytes of Snakes. *Fol. Haemat.*, 75 : 92-111.
- BERTRAND G., RADU VLADESCO, 1941. — Sur un cas remarquable de variation de toxicité du sang de Vipère. *C.R. Ac. Sci.*, 25, 212 : 1063-65.
- BESSIS, M., 1948. — *Cytologie sanguine normale et pathologique*. Masson, Paris, 298 p.
- BESSIS, M., 1954. — *Traité de cytologie sanguine*. Masson, Paris, 588 p.
- BIERRY H., 1928. — A propos des réserves de glycogène et de leur rôle physiologique. *C.R. Soc. Biol.*, xcvi, 16 : 1387-89.
- BIERRY H., 1930. — Glycogène, réserves glucidiques chez l'animal en inanition. *C.R. Ac. Sci.*, cxc, 649.
- BIMMER, E., 1950. — Metrische Untersuchungen über die Entwicklung der Nebenniere und ihrbenachbarten Organe bei Eideschen. *Anat. Anz.*, iic, 276-311.
- BINET, P., 1959. — Sur le mécanisme de l'action hypothermisante de l'insuline : hypoglycémie et déséquilibre ionique plasmatique. *C.R. Ac. Sci.*, 248, 4 : 595-597.
- BLACKWELL, E.M., 1959. — Seasonal weight of an European Tortoise. *Naturalist*, 870 : 92.
- BLAIR, A.P., 1951. — Winter activity of Oklahoma Frogs. *Copeia*, 178.
- BLANCHARD, F.N., 1937. — Data on the natural history of the Red bellied Snake, *Storeira occipitolasalata*, in Northern Michigan. *Copeia*, 3 : 151-162.
- BOGERT, C.M., 1947. — Relative abundance, habitats and thermal levels of some Virginia Salamanders. *Ecology*, 33 : 16-30.
- BOGERT C.M., 1949. — Thermal regulation in Reptiles, a factor of evolution. *Evolution*, iii, 195-211.
- BOGERT, C.M., CAMPO, R.M. (del), 1956. — The Gila monster and its allies. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, cix, 1-238.

- BOGERT, C.M., COWLES, R.B., 1947. — Moisture loss in relation to habitat selection in some Floridian Reptiles. *Amer. Mus. Novit.*, 1358 : 1-34.
- BOLAM, H.G., 1922. — Some notes on the breeding of Grass Snake, *Tropidonotus natrix*. *Vasculum*, 8 : 47-49. Newcastle.
- BOLMSACK, K., 1951. — Temperature data on the terrestrial hibernation of the Greenfrog, *Rana clamitans*. *Copeia*, 236-239.
- BOLMSACK K., 1952. — Terrestrial hibernation of the Bullfrog, *Rana castebeiana*. *Copeia*, 114.
- BOULENGER, G.A., 1913. — *The Snakes of Europe*. Methuen, London.
- BOURLIÈRE F., PETER-ROUSSEAU, A., 1955. — Sur le cycle annuel d'activité testiculaire de quelques ophidiens autochtones. *C.R. Soc. Biol.*, CXLIX, 23-24, 2097-99.
- BOWERS, C.C., SMITH, H.M., 1947. — Hibernation of Lizards in Western Texas. *Herpetologica*, 4 : 80.
- BRATTSTROM, B.H., 1952. — Diurnal activity of a nocturnal animal. *Herpetologica*, VIII, 3 : 61-63.
- BRIMLEY, C.S., 1925. — The seasonal catch of Snakes at Raleigh, North Carolina. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, XLI, 100-103.
- BROCK, M.A., 1960. — Production and life span of erythrocytes during hibernation in the Golden Hamster. *Amer. J. Physiol.*, 6, 198 : 1181-1186.
- (auteur Bulgare), 1954. — Contribution à l'étude de l'influence de la haute température ambiante sur la glycémie chez la Grenouille, *Rana ridibunda*. *Fac. Philos. Univ. Skopje*, 7.
- BULLOCK, T.H., 1955. — Compensation for temperature in metabolism and activity of poikilotherm. *Biol. Rev.*, 30 : 311-342.
- BUTLER, A.W., 1885. — Hibernation in lower vertebrates. *Amer. Nat.*, 19 : 37-40.
- CALHOUN, J.B., 1944-1946. — 24-hour periodicity in the animal kingdom. *J. Tenn. Ac. Sci.*, 19 : 179-200; 20 : 228-232; 20 : 373-378; 21 : 208-216.
- CALMETTE, A., 1894. — L'immunisation artificielle des animaux et la thérapeutique des morsures venimeuses. *C.R. Soc. Biol.*, XLVI.
- CALMETTE, A., 1907. — *Le venin, les animaux venimeux et la sérothérapie antivenimeuse*. Masson, Paris.
- CARDEZA, A.F., 1960. — Citologia del pancreas de la serpiente *Xenodon merremii*. *Soc. Argent. Biol.*, 36, n° 3-6, 108-117.
- CARMICHAEL, E.B., PETCHER, P.W., 1945. — Constituents of the blood of the hibernating and normal Rattlesnake, *Crotalus horridus*. *J. Biol. Chem.*, 161 : 693-696.
- CARPENTER, C.C., 1952. — Comparative ecology of the common Garter-snake *Thamnophis s. sirtalis*, the Ribbon Snake *Thamnophis s. sauritus*, and Butler's Garter-snake, *Thamnophis butleri*, in mixed populations. *Ecol. Monogr.*, XXII, 4 : 235-258.

- CARPENTER, C.C., 1953. — A study of the hibernacula and hibernating associations of Snakes and Amphibians in Michigan. *Ecology*, 34: 74-80.
- CARPENTER, C.C., 1956. — Body temperature of three species of *Thamnophis*. *Ecology*, 37, 4: 732-735.
- CARPENTER, C.C., 1957. — Hibernation, hibernacula and associated behavior of the three-toe Box turtle, *Terrapene carolina triunguis*. *Copeia*, 4: 278-282.
- CARVALHO, A. (de), 1928. — Relation entre la glycémie et la température du corps. *C.R. Soc. Biol.*, xcix, 26: 935-936.
- CESARI, E., BAUCHE, J., BOQUET, P., 1935. — Sur une race de Vipère aspic à venin blanc. *C.R. Ac. Sci.*, cci, 683-684, 16.
- CHARRAS, M., 1669. — *Nouvelles expériences sur la Vipère*. Paris.
- CHARRAS, M., 1672. — *Suites de nouvelles expériences sur la Vipère*. Paris.
- CHARRIER, M., DUTARTRE, J.P., 1956. — Variations histophysiologicals de la thyroïde du Lézard de la région de Dakar pendant la période de pré-hibernation. *C.R. Soc. Biol.*, 150, 7: 1387-8.
- CHERNOMORDIKOV, V.V., 1943. — Les réactions des Reptiles à la température. *Zool. Zh.*, xxii, 5: 274-279.
- CHERNOMORDIKOV, V.V., 1947. — Le cycle d'activité de quelques Reptiles. *C.R. Ac. Sci. Moscou*, lv, 5: 505.
- CHESTER JONES, I., 1957. — *The adrenal cortex*. Cambridge Univ. Press.
- CIESLAK, E.S., 1945. — Relations between the reproductive cycle and the pituitary gland in the Snake *Thamnophis radix*. *Physiol. Zool.*, xviii, 299-329.
- CLAVERT, J., ZAHND, J.P., 1958. — Modifications hépatiques liées au cycle ovarien chez la femelle de *Lacerta stirpium*. *C.R. Soc. Biol.*, clii, 11: 1578-81.
- COHEN, 1948. — Emergence of *Coluber constrictor* from hibernation. *Copeia*, 2: 137-138.
- COMBESCOT, C., 1957. — Surrénales et survie de la Tortue d'eau Algérienne. *C.R. Soc. Biol.*, cli, 2: 292-295.
- CONANT, R.C., 1938. — On the seasonal occurrence of Reptiles in Lucas County (Ohio). *Herpetologica*, l, 137.
- CORDEZA, A.E., 1957. — Les îlots de Langerhans de la Tortue normale ou diabétique. *C.R. Soc. Biol.*, cli, 4: 799-801.
- CORDIER R., HERLANT, M., 1957. — Etudes histo-chimiques sur les cellules du lobe antérieur de l'hypophyse chez *Xenopus laevis*. *Ann. Histoch.*, 2, 4: 349-359.
- COURRIER, R., 1922. — Le cycle génital de la femelle chez certains Mammifères hibernants. *C.R. Soc. Biol.*, lxxxvii, 1365-67.
- COWLES, R.B., 1941. — Observations on the winter activities of desert Reptiles. *Ecology*, xxii, 2: 125-140.

- COWLES, R.B., 1942. — Critical thermal levels and thermal regulation in desert Reptiles. *Amer. Mus. Hist. Nat. abstr.*, 10.
- COWLES, R.B., BOGERT, C.M., 1944. — A preliminary study of the thermal requirements of desert Reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, LXXXIII, 265-296.
- COWLES, R.B., 1945. — Some activities of the Sidewinder. *Copeia*, 4: 220-222.
- COWLES, R.B., 1958. — Possible origin of dermal temperature regulation. *Evolution*, 12, 3: 347-357.
- CRIDDLE, S., 1937. — Snakes in an Ant hill. *Copeia*, 142.
- CURRAN, Ch., KAUFFELD, C., 1937. — *Les Serpents*. Payot, Paris, 270 p.
- DALCQ, A., 1920. — Le cycle saisonnier du testicule de l'Orvet. *C.R. Soc. Biol.*, LXXXIII, 820-821.
- DALCQ, A., 1921. — Etude de la spermatogenèse chez l'Orvet, *Anguis fragilis*. *Arch. Biol.*, xxxi, 347-445.
- DANTSCHAKOFF, V., 1916. — Ueber die Entwicklung des Blutes in den Blutbildungsorganen bei *Tropidonotus natrix*. *Ach. f. mikr. Anat.*, 87: 497.
- DASTUGUE, G., 1941. — Les Vipères vues par les physiologistes. *Bull. Hist. Scient. Auvergne*, 61: 36-49.
- DASTUGUE, G., JOY, M., 1942. — Nouvelles recherches sur la composition du sang de *Vipera aspis*: I, Les éléments figurés. *C.R. Soc. Phys. Biol.*, 57: 7.
- DASTUGUE, G., JOY, M., 1943. — Nouvelles recherches sur la composition du sang chez *Vipera aspis*: II, Les constituants chimiques. *C.R. Soc. Phys. Biol.*, 67: 61.
- DAVIS, D.D., 1936. — Mating behavior and courtship in Snakes. *Fieldiana Zool.*, 20: 257-290.
- DAWE, A.R., ADOLPH, E.F., BISHOP, G.H., FISHER, K.C., GRIFFIN, D.R., LUYET, B.J., 1959. — Mammalian hibernation. Proceedings of first international symposium on natural mammalian hibernation. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Col.*, 1960, 124, 1-506.
- DEKHUHYZEN, M.C., 1892. — Uber das blut der Amphibien. *Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Ergänzungsheft z. Anat. Anz.*, 7; Wien.
- DELSOL, M., 1955. — La sécrétion de thyroxine et d'hormone thyroïdienne chez *Rana esculenta* au début de l'hiver. *C.R. Soc. Biol.*, 5-6, CXLIX, 532-533.
- DESAUER, H.C., 1953. — Hibernation of the Lizard *Anolis carolinensis*. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 82, 351-352.
- DESAUER, H.C., FOX, W., GILBERT, N.L., 1956. — Plasma calcium, magnesium and protein of viviparous Colubrid Snakes during estrous cycle. *Proc. Soc. Biol. Med.*, 299-301.
- DESMARIS, A., LAHAM, Q.N., 1960. — The hystophysiology of the thyroid. A review. *Rev. Canad. Biol.*, 19, 1, 1-26.

- DIAMARE, V., 1899. — Studii comparativi sulle isole di Langerhans del pancreas. *Intern. Monatschr. Anat. Physiol.*, 16, 155-209.
- DIERICKX, K., ABEELE, A. (van den), RYSENAER, M., 1960. — Phénomène d'activité cyclique dans le système hypothalamo-hypophysaire de *Rana temporaria*. Données nouvelles. *Arch. Anat. Micr. Morphol. Exper.*, 49, 1, 73-88.
- DITMARS, R.L., 1946. — *Snakes of the world*. New-York. 207 pp.
- DOWNY H., 1938. — *Handbook of hematology*. Vol. II, Section XII, 776-88.
- DRAGER, G.A., 1950. — Neurosecretion following hypophysectomy in Snake *Spilotes corais*. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, LXXV, 712-713.
- DREUX, P., SAINT GIRONS H., 1951. — Ecologie des Vipères. II, *Vipera Ursinii*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXVI, 1-2, 47-54.
- DUBOIS, R., 1896. — *Etude sur le mécanisme de la thermogénèse et du sommeil chez les Mammifères. Physiologie comparée de la Marmotte*. Masson, Paris. 268 p.
- DUGUY, R., 1952. — *Contribution à l'étude de l'envenimation ophidienne en France*. Thèse Doct. Méd. Paris. Imp. Foulon.
- DUGUY, R., 1958. — Le comportement de printemps chez *Vipera aspis*. *Vie et Milieu*, IX ,2, 200-210.
- DUGUY, R., 1961. — Le cycle annuel d'activité de *Coronella austriaca*. *La Terre et la Vie*, n° 4, oct., 401-436.
- DUSTIN, P., HARVEN, E., 1954. — Régulation hormonale de l'éosinophilie sanguine et son mécanisme. *Rev. Hématologie*, 9, 307-340.
- DYCHE, L., 1909. — The poison-glands of a Rattlesnake during the period of hibernation. *Topeka Trans. Kansas. Ac. Sci.*, XXII, 312-313.
- EAKIN, R.M., STEBBINS, R.C., WILHOFT, D.C., 1959. — Effects of parietallectomy and sustained temperature on the thyroid of Lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 101, 1, 162-164.
- EGGERT, B., 1933. — Über die histologischen und physiologischen Bezisungen swischen Schildrusse und Hautung bei den Einheimische Eideschen. *Zool. Anz.*, 105, 1-9.
- EGGERT, B., 1935. — Zur Morphologie und Physiologie der Eideschen Schildrusse. I, Das Jarhrezeithliche Verhalten der Shildrusse von *Lacerta agilis* L., *L. vivipara* Jacq., und *L. muralis* Laur. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, 147, 205-262.
- EGGERT, B., 1936. — Zur Morphologie und Physiologie der Eideschen. III, Über die Wirkung von hohen und niedrigen Temperaturen, von Thyroxin und von Thyretropen Hormon auf die Schildrusse. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, 147, 537-594.
- EISENTRAUT, M., 1956. — *Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen*. Fischer, Jena. 160 pp.
- EVANS, L.T., 1940. — Endocrine relationships in Turtles. *Endocrinol.*, 27, 144-148.
- EVANS, L.T., HEGRE, C., 1938. — The effect of ovarian hormones and seasons on *Anolis carolinensis*. I, the thyroid. *Anat. Rec.*, 72, 1-9.

- FANDARD, L., RANC, A., 1912. — Sur le sucre du sang de la Tortue de mer. *C.R. Soc. Biol.*, LXXIII, 437-438.
- FARRAND, R.L., FOLK, G.E., RIEDESEL, M.L., 1956. — Types of Mammalian hibernation. *Proc. Iowa Ac. Sci.*, 63, 724-728.
- FAWCETT, D.W., LYMAN, C.P., 1954. — The effect of low environmental temperature on the composition of depot fat in relation to hibernation. *J. Physiol.*, 126, 235-247.
- FINNERAN, L.C., 1953. — Aggregation behavior of the female *Agkistrodon contortrix mokeson*, during gestation. *Copeia*, 61-62.
- FITCH, H.S., 1940. — A biogeographical study of Snakes populations in central California. *Amer. Midl. Nat.*, XLI, 513-579.
- FITCH, H.S., 1949. — Study of Snakes population in central California. *Amer. Midl. Nat.*, 41, 513-579.
- FITCH, H.S., 1956. — Temperature reponses in free-living Amphibians and Reptiles of Northern Kansas. *Pub. Univ. Kansas*, 8, 7.
- FITCH, H.S., GLADING, B., 1947. — A field study of a Rattlesnake population. *Calif. Fish. and Game*, XXXIII, 103-123.
- FONTAINE, M., 1953. — De l'hibernation naturelle à l'hibernation expérimentale. *Rev. Path. Gen. Comp.*, 53, 644, 53-64.
- FONTAINE, M., 1955. — Physiologie de l'homéotherme refroidi. *Rev. Path. Gen. Comp.*, 55, 668, 730-765.
- FONTAINE, M., 1954. — Du déterminisme physiologique des migrations. *Biol. Rev.*, 29, 390-418.
- FONTAINE, M., LACHIVER, F., 1955. — Thyroïde et thermorégulation chimique. *Arch. Sci. Physiol.*, 9, 63-79.
- FOSTER, M.A., FOSTER, R.C., MEYER, R.K., 1939. — Hibernation and the endocrines. *Endocrinology*, 24, 603-612.
- FOX, W., 1952. — Seasonal variation in the male reproductive system of Pacific coast Garter Snake. *J. Morphol.*, 90, 481-553.
- FOX, W., 1954. — Genetic and environmental variation in the timing of the reproductive cycle of male Garter Snake. *J. Morphol.*, XCV, 3, 415-450.
- FOX, W., 1956. — Seminal receptacles of Snakes. *Anat. Rec.*, CXXIV, 3, 519-533.
- FOX, W., 1958. — Sexual cycle of the male Lizard *Anolis carolinensis*. *Copeia*, 22-29.
- FOX, W., DESAUER, H.C., 1957. — Photoperiodic stimulation of appetite and growth in the male lizard *Anolis carolinensis*. *Jour. Exp. Zool.*, 134, 557-576.
- FOX, W., WADE, DESAUER, H.C., 1958. — Reponses of the male reproductive system of Lizard (*Anolis carolinensis*) to unnatural daylengths in different seasons. *Bull. Biol.*, 115, 3, 421-439.
- GABE, M., 1959. — Données histochimiques sur le rein de *Vipera aspis*. *Ann. Histochem.*, 1, 23-31.

- GABE, M., 1961. — Données histologiques sur le pancréas endocrine des *Squamata*. *Z. Zellforsch.*,
- GABE, M., MARTOJA, M., 1961. — Données histologiques sur la glande surrénale des *Squamata*. *Arch. Anat. Micr.*, L, 1-34.
- GABE, M., RANCUREL, P., 1958. — Particularités histologiques du complexe hypothalamo-hypophysaire chez les Crocodiles *Crocodylus niloticus* Laur. *C.R. Ac. Sci.*, 247, 522-524.
- GALGANO, M., 1951. — Prime ricerche intorno all'influenza della luce e della temperatura sul ciclo sessuale di *Lacerta sicula campestris* Bett. *Bool. Zool.*, XVIII, 4-6, 109-115.
- GALLIEN, L., 1940. — Recherches sur la physiologie hypophysaire dans ses relations avec le cycle sexuel chez la Grenouille *Rana temporaria* L. *Bull. Biol. Fr. Bel.*, 1, LXXIV, 1-42.
- GALLWEY, E., 1934. — An adder family. *Naturalist*, 97-105.
- GEIGER, R., 1950. — *The climate near the ground*. Harvard univ. Press. Cambridge, Massachusetts, 482 pp.
- GIAJA, J., 1929. — Le métabolisme de sommeil. *C.R. Soc. Biol.*, CI, 3-23.
- GIAJA, J., 1953. — Hypothermie, hibernation et poïkilothermie expérimentale. *Biol. Med.*, 42, 545-581.
- GIAJA, J., 1955. — Acclimatation et hibernation. *Rev. Path. Gen. Comp.*, 55, 122-127.
- GIAJA, J., 1956. — Hypothermie et hypométabolisme. *C.R. Soc. Biol.*, CL, 4, 649-652.
- GIGLIO-TOS, E., 1898. — Trombociti degli Ittopsidi e di Sauropsidi. *Mem. R. Ac. Sci. Torino*, 2, 48.
- GIROD, Ch., LEFRANC, G., 1958. — Recherches sur la cytologie sanguine des Reptiles. Le sang normal de *Testudo iberia* Pal. *C.R. Soc. Biol.*, CLII, 3, 490-494.
- GLOYD, H.K., 1946. — Some Rattlesnakes dens of the south Dakota. *Chicago Naturalist*, 9, 87-97.
- GOLDFEDEROVA, A., 1926. — Le glycogène au cours de l'ontogenèse de la Grenouille et sous l'influence des saisons. *C.R. Soc. Biol.*, 27, XCV, 801-804.
- GORER, P.A., 1930. — The physiology of hibernation. *Proc. Biol. Rev. Cambridge*, V, 3.
- GRASSE, P.P., 1937. — Ecologie animale et microclimat. *Ass. Fr. Av. Sci.*, XVI, 383-390.
- GRIGNON, G., GRIGNON, M., 1959. — Sur la cytologie du lobe distal de l'hypophyse chez la Tortue terrestre (*Testudo mauritanica*). *C.R. Ass. Anatom.*, 104, 833-836.
- GRIGNON, G., HERLANT, M., 1959. — Les cellules du lobe glandulaire de l'hypophyse chez la Tortue terrestre, *Testudo mauritanica*. *C.R. Ac. Sci.*, 248, 21, 3046-3048.

- GRIGNON, G., HERLANT, M., 1959. — Sur la présence d'une substance d'activité analogue à celle de la prolactine au niveau de la glande pituitaire de la Tortue terrestre, *Testudo mauritanica*. *C.R. Soc. Biol.*, CLIII, 12, 2032-2034.
- GRIZELL, R.A., 1949. — Hibernation sites of three Snakes and Salamanders. *Copeia*, 231-232.
- GROOCH, B., 1945. — Adders in the snow. *Field*, 188, 343.
- GRUNBERG, C., 1901. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie der leukocyten. *Arch. f. Path. Anat. Physiol.*, CLXIII.
- GUIBE, J., SAINT GIRONS, H., 1955. — Espace vital et territoire chez les Reptiles. *La Nature*, 3, 245, 358-362.
- GUNN, D.L., 1942. — Body temperatures in poikilothermal animals. *Biol. Rev. Cambridge*, XVII, 293-314.
- HALBERG, F., HAMERSTON, O., BITTNER, J., 1957. — Sex difference in eosinophil count in tail blood of mature B1 mice. *Science*, 125, 3237, 73.
- HALPERN, B.N., DICK, P., BIOZZI, G., MEVES, G., 1951. — Influence du refroidissement sur l'activité granulopénique du système réticulo-endothélial. *C.R. Soc. Biol.*, 145, 503-505.
- HAMILTON, W.J., 1947. — Hibernation in the lined Snake. *Copeia*, 209-10.
- HARKER, J.E., 1958. — Diurnal rythms in the animal kingdom. *Biol. Rev. Cambridge*, 33, 1, 1-52.
- HATMAN, S.F., 1943. — Seasonal cytological changes on the anterior hypophysis of the Garter Snake. *Amer. J. Anat.*, LXXV, 121-48.
- HAYEM, G., 1879. — Recherches sur l'évolution des hématies dans le sang de l'homme et des vertébrés. II, Sang de svrtébrés à globules rouges nucléés. *Arch. Physiol. Norm. Path.*, 2, 6, 201.
- HECHT, M.K., WALTERS, V., RAMM, G., 1955. — Observations on the natural history of the Bahaman piping Boa, *Tropidophis pardalis*, with notes on autohemorrhage. *Copeia*, 249-251.
- HEDIGER, H., 1958. — Zum überwinterungs-verhalten der Griechischen Landschildkröte. *Natur und Volk*, 88, 4, 121-123.
- HEESEN, W., 1924. — Über die Zahlenverhältnisse der roten und weisen Blükorper der heimischen Amphibien im Wechsel der Jahreszeiten. *Ztschr. f. Vergl. Physiol.*, 1, 500.
- HERLANT, M., 1933. — Recherches histologiques et expérimentales sur les variations cycliques du testicule et des caractères sexuels secondaires chez les Reptiles. *Arch. Biol.*, XLIV, 347-468.
- HERLANT, M., CANIVENC, R., 1960. — Les modifications hypophysaires chez la femelle du blaireau, *Meles meles*, au cours du cycle annuel. *C.R. Ac. Sci.*, 250, 3, 606-608.
- HERLANT, M., GRIGNON, G., 1961. — Le lobe glandulaire de l'hypophyse chez la Tortue terrestre (*Testudo mauretanica*). Etude histologique et histophysiologique. *Arch. Biol.*, LXXII, 98-151.

- HERNANDEZ, T., COULSON, R.A., 1952. — Hibernation in the Alligator. *Proc. Soc. Exp. Biol.*, LXXIX, 145-149.
- HEYL, J.G., LAQUEUR, E., 1934. — Zur quantitativen Bestimmung der thyreotropen Wirkung von Hypophysenvorderlappenpreparaten und der Henheit des thyreotropen Hormons. *Arch. Internat. Pharmacol. Therap.*, II, 338-354.
- HIGGINBOTHAM, A.C., 1939. — Studies on Amphibian activity. I, Preliminary report on the rythmic activity of *Bufo americanus* Hool., and *Bufo fowleri* Minck. *Ecology*, 20, 58-71.
- HOCK, R.J., 1958. — Hibernation. *Trans. 5th Conf. « Cold injury »*, Alaska, 61-133.
- HOFFMANN, K., 1957. — Ueber den Einfluss der temperatur auf die Tagesperiodik bei einen poikilothermen. *Naturwisch.*, 44, 12, 358-359.
- HOFFMAN, R.A., ZARROW, M.X., 1958. — Seasonal changes in the basophilic cells of the pituitary gland of the ground squirrel *Citellus tridecemlineatus*. *Anat. Rec.*, 131, 4, 727-734.
- HOLZAPFEL, R.A., 1937. — The cyclic character of hibernation in Frogs. *Quart. Rev. Biol.*, 12, 65-84.
- HOPPING, A., 1923. — Seasonal changes in the gases and sugar of the blood and the nitrogen distribution in the blood and urine of the Alligator. *Amer. J. Physiol.*, LXVI, 145-163.
- HOUSSAY, B.A., BIASOTTI, A., 1936. — Rôle de l'hypophyse et de la surrénale dans le diabète pancréatique du Crapaud. *C.R. Soc. Biol.*, CXXIII, 497-500.
- HUNT, T.J., 1958. — Epimorphic regeneration during hibernation. *Nature*, 181, 4604, 290.
- HUTTON, K.E., 1958. — The blood chemistry of terrestrial and aquatic Snakes. *J. Cell. Comp. Phys.*, 52, 2, 319-328.
- HUTTON, K.E., GOODNIGHT, C.J., 1957. — Variation in the blood chemistry of Turtles under active and hibernating conditions. *Physiol. Zool.*, 30, 198-207.
- HUTTON, K.E., 1961. — Blood volume, corpuscular constants and shell weight in Turtles. *Amer. J. Physiol.*, 200, n° 5, 1.004-1.006.
- IRVING, L., 1958. — Animal adaptation to cold. *Trans. 5th Conf. « Cold injury »*, Alaska, 11-60.
- JOHNSON, G.E., 1931. — Hibernation in Mammals. *Quart. Rev. Biol.*, 6, 439-461.
- JOLY, J., 1958. — Influence des basses températures sur le cycle alimentaire de quelques Tritons Français. *Soc. Zool. Fr.*, 1, 128-131, LXXXIII.
- JOLY, J., 1959. — Données sur l'écologie de la Salamandre tachetée : *Salamandra s. taeniata* Dur. *Soc. Zool. Fr.*, LXXXIV, 2-3, 208-15.
- JOLY, J., 1959. — Données histologiques sur l'adénohypophyse de *Salamandra s. taeniata* Dur. *C.R. Ac. Sci.*, 249, 2, 312-314.

- KAEMMERER, K., SCHNEIRZIK, W.E.J., 1959. — Studien zu problem des natürlichen Winterschlafes. *Arch. Exper. Veter. Med.*, 13, 1, 65-90.
- KALABUKHOV, N.I., 1959. — Ecologie comparée des Mammifères entrant en hibernation. *Usp. sovrem. Biol.*, 48, 3, 312-328.
- KAMPELMANN, F., 1937. — Uber die Wirkung von arseniger Säure auf Schilddrüse und Hypophysenvorderlappen. *Arch. Exp. Pathol. Pharmacol.*, CLXXXIV, 139-51.
- KAUFMANN, M., 1893. — *Vipères de France*. Paris, 180 pp.
- KAYSER, Ch., 1950. — Le sommeil hibernal. *Biol. Rev.*, 25, 255-282.
- KAYSER, Ch., 1955. — Hibernation et hibernation artificielle. *Rev. Path. Gén. Comp.*, 55, 704-729.
- KAYSER, Ch., 1957. — Le sommeil hibernal problème de thermorégulation. *Rev. Canad. Biol.*, 16, 3, 303-389.
- KAYSER, Ch., 1957. — Le sommeil hibernal et les glandes surrénales. Etude faite sur le Hamster ordinaire, *Cricetus cricetus*. *C.R. Soc. Biol.*, CLI, 5, 982-984.
- KAYSER, Ch., 1961. — *The physiology of natural hibernation*. Pergamon Press.
- KAYSER, Ch., ARON, M., 1938. — Cycle d'activité saisonnière des glandes endocrines chez un hibernant le hamster, *Cricetus frumentarius*. *C.R. Soc. Biol.*, CXXIX, 225-228.
- KAYSER, Ch., ARON, M., 1939. — Modifications structurales de la médullo-surrénale dans l'adaptation thermique des hibernants. *C.R. Soc. Biol.*, CXXX, 397-400.
- KAYSER, Ch., ARON, M., 1950. — Le cycle saisonnier des glandes endocrines chez les hibernants. *Arch. Anat. Hist. Embr.*, 33, 1-3, 21-42.
- KAYSER, Ch., ARON, M., 1952. — Rôle du jeûne et de la thyroïde dans l'hibernation. Etude faite sur le Spermophile, *Citellus citellus*. *C.R. Soc. Biol.*, CXLVI, 17, 18, 1376-79.
- KAYSER, Ch., PETROVIC, A., 1958. — Rôle du cortex surrénalien dans le mécanisme du sommeil hibernal. *C.R. Soc. Biol.*, 152, 3, 519-522.
- KENNEL, P. (von), 1913. — Les corps adipolymphoïdes des Batraciens. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, XVII, 1, 219-254.
- KEPINOV, L., 1937. — Système glycogénolytique hormonal. Sur le mécanisme de l'action glycogénolytique de l'adrénaline et le rôle de l'hormone hypophysaire dans ce mécanisme. *C.R. Soc. Biol.*, CXXVI, 1084-1087.
- KEPINOV, L., 1957. — Rôle de l'hypophyse et de la température dans les variations saisonnières du métabolisme glucidique chez les Batraciens. *Acta Phys. Pharm. Neerl.*, VI, 346-356.
- KHALIL, F., YANNI, M., 1959. — Studies on carbohydrates in Reptiles. I, Glucose in body fluids of *Uromatrix aegyptia*. *Z. Vergleich. Physiol.*, 42, 3, 192-198.
- KLAUBER, L.M., 1936. — A statistical study of Rattlesnakes. I, II, III. *Occ. Papers San Diego Soc. Nat. Hist.*, 1, 2-24.

- KLAUBER, L.M., 1956. — *Rattlesnakes*. 2 vol. 1. 476 pp. Los Angeles.
- KLIMSTRA, W.D., 1958. — Some observations on Snakes activities and populations. *Ecology*, 39, 2, 232-239.
- KNIGHT, M., 1949. — Slow-worm with young in february. *Brit. J. Herp.*, 1, 54.
- KONIG, C., 1960. — Einflüsse von licht und temperatur auf den Winterschlaf des Siebenschlafers *Glis glis* L. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 48, 6, 545-575.
- KORZNEV, P.A., KRUGLOVA, G.V., SVIRIDOVA, A.N., 1957. — Quelques particularités physiologiques et écologiques des Reptiles. *Zool. Zh. U.R.S.S.*, 36, 2, 246-258.
- KRUTZSCH, P.H., HUGUES, A.H., 1959. — Hematological changes with torpor in the bat. *J. Mammalogy*, 40, 4, 547-554.
- KUCERA, L., 1960. — Le rôle du système endocrine dans la régulation du nombre des éosinophiles dans le sang périphérique. *Ceskosl. Fisiol.*, 9, 2, 141-162.
- KUCNEROWICZ, H., 1935. — Sur les « cellules d'été » dans la glande surrénale de la Grenouille, *Rana esculenta*. *C.R. Soc. Biol.*, CXX, 486-491.
- LACHNER, E.A., 1942. — An aggregation of snakes and salamanders during hibernation. *Copeia*, 4, 262.
- LACHIVER, F., KAYSER, Ch., 1959. — Evolution de l'activité thyroïdienne d'un hibernant le Lérot, *Eliomys quercinus*, durant l'hibernation. *J. Physiol.*, 51, 3, 506-507.
- LACHIVER, F., OLIVEREAU, M., KAYSER, Ch., 1957. — L'activité de la thyroïde chez un hibernant le Lérot, *Eliomys quercinus*, en hiver et au printemps. *C.R. Soc. Biol.*, CLI, 4, 653-656.
- LAGUESSE, E., 1900. — Sur la répartition du tissu endocrine dans le pancréas des Ophidiens. *C.R. Soc. Biol.*, LII, 28, 800-801.
- LAGUESSE, E., 1901. — Sur la structure du pancréas chez quelques Ophidiens et particulièrement sur les îlots endocrines. *Arch. Anat. Micr.*, 4, 157-218.
- LARIONOV, P.D., 1961. — Conditions d'hibernation de la Vipère à la frontière septentrionale de l'aire de répartition dans la vallée de la Léna. *Zool. Zh.*, S.S.S.R., 40, n° 2, 289-290.
- LEROY, J., 1937. — *Recherches relatives à l'utilisation éventuelle de la Vipère commune en thérapeutique humaine*. Thèse Pharmacie. Paris.
- LESTER, J., 1949. — Autumn mating in Grass Snake. *Brit. J. Herp.*, 1, 54.
- LODI, A., TUCCI, G., 1960. — Corticosurene e fattori meteorologici. *Endocrin. Sci. Costtit.*, 26, 3, 192-202.
- LOEWENTHAL, N., 1928. — Sur les neutrophiles du sang des Amphibiens. *C.R. Soc. Biol.*, XCIX, 22, 275-277.
- LOEWENTHAL, N., 1930. — Nouvelles observations sur les globules blancs du sang chez les animaux vertébrés. *Arch. Anat. Hist. Embryol.*, XI, 5, 245-332.

- LOEWENTHAL, N., 1931. — Des variétés de globules blancs du sang chez l'Orvet et la Hulotte. *Arch. Anat. Hist. Embryol.*, XIII, 4, 225-245.
- LOTHERINGTON, E.B., 1934. — A courtship incident in *Vipera berus*. *Naturalist*, 129-130.
- LOVERIDGE, A., 1927. — On the seasonal incidence of three common species of Massachusetts Snakes. *Bull. Ant. Inst.*, 1, 54-58.
- LOWE, C.H., 1948. — Territorial behavior in Snakes and the so-called courtship dance. *Herpetologica*, 4, 129-135.
- LOWE, C.H., NORRIS, K.V., 1950. — Aggression behavior in males side-winder *Crotalus cerastes*, with a discussion of aggressive behavior and territoriality in Snakes. *Nat. Hist. Misc. Chicago*, 66, 1-13.
- LUCK, J.M., KEELER, L., 1929. — The blood chemistry of two species of Rattlesnakes, *Crotalus atrox* and *Crotalus oregonus*. *J. Biol. Chem.*, 82, 703-707.
- LUETH, F.X., 1941. — Effect of temperature on Snakes. *Copeia*, 3, 125-32.
- LUNGU, A., 1961. — Biorutmile endocrine. *Stud. Cerc. Endocrinol.*, 12, n° 4, 419-439.
- LYMAN, C.P., CHATFIELD, P.O., 1956. — Physiology of hibernation in Mammals. *Nat. Ac. Sci. Wash. Pub.*, 451, 80-122.
- LYMAN, C.P., WEISS, L.P., O'BRIEN, R.C., BARBEAU, A.A., 1957. — The effect of hibernation on the replacement of blood in the golden Hamster. *J. Exper. Zool.*, 136, 3, 471-485.
- MAC CALLUM, A.B., 1890. — Studies on the blood of the Amphibia. *Tr. Canadian Instit.*, 2, 221.
- MAHER, M.J., LEVEDAHL, B.H., 1959. — The effect of the thyroid gland on the oxidative metabolism in the Lizard, *Anolis carolinensis*. *J. Exper. Zool.*, 140, 1, 169-189.
- MAILLES, Ch., 1888. — Sur l'hibernation des *Rana fusca* et *R. viridis*. *Soc. Zool. Fr.*, XIII, 231-233.
- MALL, R., 1929. — A den of Rattlesnakes in eastern Nevada. *Bull. Ant. Inst. Amer.*, 3, 79.
- MARQUIS, C., 1892. — Das Knochenmark der Amphibien in der Verschiedenen Jahreszeiten. *Dissertation*, Dorpat.
- MARSHALL, A.J., WOLF, F.M., 1957. — Seasonal lipid changes in the sexual element of a snake, *Vipera berus*. *Quart. J. Micr. Sci.*, 98, I, 41, 89-100.
- MARTOJA, M., DUGUY, R., SAINT GIRONS, H., 1961. — Données histologiques sur les variations de la glande surrénale au cours du cycle annuel, chez *Vipera aspis*. *Arch. Anat. Micr.*, L, 233-250.
- MARX, Ch., KAYSER, Ch., 1949. — Le rythme nyctéméral de l'activité chez les Lézards, *Lacerta muralis* et *L. agilis*. *C.R. Soc. Biol.*, CXLIII, 19-20, 1375-1377.

- MARX, Ch., KAYSER, Ch., 1946. — Le rythme nyctéméral de la température et de l'activité chez la Grenouille *Rana esculenta* et *Rana temporaria*. *C.R. Soc. Biol.*, CXL, 609-611.
- MAUREL, E., 1900. — Influence de la température ambiante sur les dépenses de l'organisme chez les animaux à température variable, pendant le sommeil hivernal. *C.R. Soc. Biol.*, LII, 822-24.
- MAUREL, E., REY-PAILHADE (de), 1900. — Influence des surfaces sur les dépenses de l'organisme d'animaux à température variable pendant l'hibernation. *C.R. Soc. Biol.*, LII, 38, 1061-64.
- MAYER, W.V., BERNICK, S., 1959. — Comparative studies on the thyroid, adrenal, hypophysis, and the islets of Langerhans in warm and active ground squirrel, *Spermophilus undulatus*. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 78, 1, 89-96.
- MAZZOCCO, P., 1938. — Variations saisonnières de la composition du foie de Crapaud *Bufo arenarum*. *C.R. Soc. Biol.*, CXXIX, 857-59.
- MAZZOCCO, P., 1938. — Oscillations rythmiques du métabolisme hydrocarboné chez le Crapaud. *C.R. Soc. Biol.*, CXXIX, 1256-58.
- MEADE, G.P., 1935. — Hibernation of *Farancia abacura* in captivity. *Copeia*, 2, 99.
- MERTENS, R., 1946. — Die warn- und droh-reaktionen der Reptilien. *Abhandl. Senckerb. Natur. Ges.*, 741.
- MERTENS, R., MULLER, L., 1940. — Die Amphibien und Reptilien Europas. *Abhandl. Senckent. Natur. Ges.*, 451, 1-56.
- MIALHE, P., 1958. — *Glucagon, insuline, et régulation endocrine de la glycémie chez le Canard*. Thèse de Sciences. Paris.
- MICHELS, N.A., 1923. — The mast cell in the lower Vertebrates. *La Cellule*, 23, 339.
- MILLER, M.R., 1948. — The seasonal histological changes occurring in the ovary, corpus luteum, and testis in the Viviparous Lizard, *Xanthusia vigilis*. *Univ. Calif. Pub. Zool.*, XLVII, 8, 197-224.
- MILLER, M.R., 1955. — Cyclic changes in the thyroid gland and interrenal of the viviparous Lizard, *Xanthusia vigilis*. *Anat. Rec.*, 123, 19-32.
- MILLER, M.R., 1958. — The endocrine basis for reproduction adaptation in Reptiles. *Comp. Endocrin.*, 499-516. A. Grobmann. N.-Y.
- MILLER, M.R., 1960. — Pancreatic islets histology and carbohydrate metabolism in Amphibians and Reptiles. *Diabetes*, 9, 4, 318-323.
- MILLER, M.R., WURMSTER, D.H., 1956. — Studies on the blood glucose and pancreatic islets of Lizards. *Endocrinology*, 1, 58, 114-120.
- MILLER, M.R., WURSTER, D.H., 1958. — Further studies on the blood glucose and pancreatic islets of Lizards. *Endocrin.*, 63, 2, 191-200.
- MORI, S., 1945. — General considerations on the relation of an animal behaviour cycle to the cycle of its external factors. *Physiol. Ecol. Otsu. Hydr. Kyoto*, 39, 1.
- MOSAUER, W., 1936. — Toleration of solar heat in desert Reptiles. *Ecology*, XVII, 56-66.

- MOSAUER, W., 1936. — Temperature relation and activity rythms of desert Reptiles. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 17, 2.
- MOSCH, L., 1956. — Changes in the islets of Langerhans associated with age and hibernation. *Quart. J. Exp. Phys.*, 41, 4, 433-444.
- MUSACCHIA, X.L., SLEVERS, M.L., 1956. — Effects of induced cold torpor on the blood of *Chrysemys picta*. *Amer. J. Physiol.*, 187, 99-102.
- NEILL, W.T., 1948. — Hibernation of Amphibians and Reptiles in Richmond County, Georgia. *Herpetologica*, IV, 107.
- NETTING, M.G., 1936. — Hibernation and migration of the spotted Turtle, *Clemys guttata* Schn. *Copeia*, 2, 112.
- NEUMANN, 1896. — Hematologische Studien Uber die Blutbildung bei Fröschen. *Virchow's Arch.*, CXLIII.
- NOBLE, G.K., 1931. — *The biology of the Amphibians*. Mc Graw Hill. New-York.
- NOBLE, G., BRADLEY, C., 1933. — The relation of the thyroid and the hypophysis to the molting process in the Lizard, *Hemidactylus brooki*. *Biol. Bull.*, 64, 289-298.
- NOBLE, G.K., CLAUSEN, H.J., 1936. — The aggregation behavior of *Storeira dekayi* and others snakes, with special reference to the senses organs invoved. *Eco. Monogr.*, VI, 269-316.
- OLIVER, J.A., 1947. — The seasonal incidence of Snakes. *Amer. Mus. Nov.*, 1363, 1-14.
- ORLANDO, P., 1941. — Quantitative determination of rythmicity in organisms. *Ohio J. Sci.*, XLI, 39-45.
- ORMSBY, A.I., 1950. — Note on snake hibernation in New south Wales. *Proc. R. Zool. Soc. New South Wales*, 25-27.
- OTTAVIANI, G., AZZALI, G., 1954. — L'apparato diencefalo-ipofisario negli animali ibernati. *Rés. Comm. 5^{me} Symp. Neurov. Vienne*, 29-34.
- OWENS, V., 1949. — An overwintering colony of *Coluber constrictor* and *Elaphe o. obsoleta*. *Herpetologica*, 5, 90.
- PANIGEL, M., 1956. — *Contribution à l'étude de l'ovoviparité chez les Reptiles : gestation et parturition chez le Lézard Zootoca vivipara*. Thèse Sci. Paris. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11, 569-668.
- PAPPENHEIM, A., 1901. — Beobachtungen uber das Verhalten der Knochenmarkes beim Winterschlaff in besonderen Hinblick auf die voränge der Blutbildung. *Zeitsch. Klin. Med.*, XLVIII.
- PAPPENHEIM, A., 1907. — Einige Bemerkungen über Metohden und Ergebnisse der sogenannten Vitalfärbung an den erythrocyten. *Folia Haematologica*, 4, 46.
- PASTEELS, J.L., 1959. — Etude quantitative de l'activité autonome de l'hypophyse de l'Amphibien *Pleurodeles waltlii*. *C.R. Ac. Sci.*, 248, 8, 1232-1234.
- PAULIAN, R., 1952. — Recherches sur le cycle biologique annuel en région tropicale. *Natur. Malgache*, IV, 1, 1-18.

- PENHOS, J.C., 1953. — Rôle des corps adipeux de *Bufo arenarum*. *C.R. Soc. Biol.*, CXLVII, 11-12, 1095-96.
- PERASSI, N.I., 1959. — Glucemia en *Bufo paracnemis* y liberation de glucosa por su higado. *Rev. Soc. Arg. Biol.*, 35, 5-6, 142-147.
- PETROVIC, A., KAYSER, Ch., 1956. — Etude de l'activité gonadotrope de la préhypophyse du Hamster *Cricetus cricetus* en hiver et en été. *C.R. Soc. Biol.*, CL, 11, 1990-1998.
- PETTER-ROUSSEAU, A., 1953. — Recherches sur la croissance et le cycle d'activité testiculaire de *Natrix natrix helvetica*. *La Terre et la Vie*, C, 4, 175-223.
- PHISALIX, M., 1922. — *Animaux venimeux et venins*. Masson, Paris. 2 vol.
- PHISALIX, M., 1939. — Le venin blanc des Vipères du département du Gers est dépourvu de pouvoir vaccinant. *C.R. Ac. Sc.*, 208, 1252.
- PHISALIX, M., 1940. — *Vipères de France*. Stock, Paris. 227 pp.
- PHISALIX, C., BERTRAND, G., 1895. — Variation de virulence du venin de Vipère. *Arch. Physiol.*, 2, 260-265.
- PISCHINGER, O., 1895. — Beiträge zur Kenntniss des Pancreas. *Medic. inaug. Dissert.* München.
- POPE, C.H., 1937. — *Snakes alive and how they live*. Viking, New York.
- POPOVIC, V., VIDOVIC, V., VIDOVIC, L., 1956. — Influence des hormones corticales sur l'hibernant adrénalectomisé au cours du sommeil hibernant. *Rés. Comm. XX^{me} Cong. Phys. Bruxelles*, 736-737.
- PORIS, E., CHARRIPER, H.D., 1938. — Studies on the endocrines of Reptiles. I. The morphology of the pituitary gland of the Lizard *Anolis carolinensis*. *Anat. Rec.*, LXXII, 473-480.
- PRADO, J.L., 1944-1945. — Hemoglobina dos ofidios. Valores normales e presença de una forma inativa no sangue da *Bothrops jararaca*. *Mem. Inst. Butantan*, 18, 56-66.
- PRADO, J.L., 1946. — Aglicemia normal nos ofidios. *Mem. Inst. Butantan*, 19, 59-68.
- PESSNER, H., 1940-1941. — Von Trächtigkeitdauer europaischen Vipерiden. *Zool. Garten.*, XII, 53-55.
- RAHN, H., 1940. — Sperm viability in the uterus of Garter Snake, *Thamnophis. Copeia*, 2, 109-115.
- RAPELA, C.E., GORDON, M.F., 1956. — Action de la hipofisis sobre los catecholes suprarenales del sapo. *Rev. Arg. Biol. Soc.*, 32, 3-4-5, 66-74.
- RAPELA, C.E., GORDON, M., 1956. — Variation saisonnière du contenu des surrénales de Crapaud en adrénaline et noradrénaline. *C.R. Soc. Biol.*, CL, 6, 1290-1291.
- RASMUSSEN, A.T., 1916. — Theories on hibernation. *Ann. Nat.*, 50, 609-625.
- RASMUSSEN, A.T., 1916. — The corpuscles, heamoglobin content and specific gravity of the blood during hibernation in the woodchuk (*Marmota monax*). *Amer. J. Physiol.*, 41, 464-482.

- RATZERSDORFER, C.A., GORDON, S., CHARIPER, H.A., 1949. — The effect of thiourea on the thyroïd gland and molting behavior of the Lizard, *Anolis carolinensis*. *J. Exp. Zool.*, 112, 13-27.
- RIEDEL, M.L., 1957. — Serum magnesium levels in mammalian hibernation. *Trans. Kansas Ac. Sci.*, 60, 2, 99-141.
- RODBART, S., 1947. — Evidence for a temperature sensitive center in a poikilothermer, the Turtle. *Federation Proc.*, 6, 191.
- ROGERS, C.G., LEWIS, E.M., 1916. — The relation of the body temperature of certain cold-blooded animals to that of their environment. *Biol. Bull. Woods Hole*, 31, 1-15.
- ROLLINAT, R., 1891-1931. — *Observations manuscrites inédites*. Lab. Herpétologie. Museum Nat. Hist. natur. Paris.
- ROLLINAT, R., 1895. — Sur l'hibernation de *Lacerta muralis* et *L. viridis*. *Soc. Zool. Fr.*, XX, 58-59.
- ROLLINAT, R., 1898. — Accouplement des Ophidiens d'Europe à la fin de l'été ou au commencement de l'automne. *Bull. Soc. Accl.*, XXIII.
- ROLLINAT, R., 1899. — Sur l'accouplement automnal de la Cistude d'Europe. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, XXIV, 103-106.
- ROLLINAT, R., 1903. — Mœurs et reproduction de la Vipère aspic. *Bull. Soc. Nat. Acclim.*, 1-41.
- ROLLINAT, R., 1928. — Animaux chassés de leurs demeures par une crue de la rivière Creuse en amont du barrage d'Eguzon (Indre). *Rev. Hist. Nat. appl.*, IX, 278.
- ROLLINAT, R., 1934. — *La vie des Reptiles de France centrale*. Paris, 343 pp.
- ROSTAND, J., 1958. — Les effets biologiques du froid. *Rev. Gen. Froid*, 35, 11, 1187-1199.
- RUTHLING, P., 1915. — Hibernation of Reptiles in southern California. *Copeia*, 10-11.
- SABRAZES, J., MURATET, L., 1924. — Les globules blancs du sang de *Lacerta muralis* à l'état normal et pathologique. *C.R. Soc. Biol.*, XCI, 20, 44-46.
- SAINT GIRONS, H., 1946. — Croissance, cycle annuel et mues chez *Vipera aspis*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXI, 4-5, 198-203.
- SAINT GIRONS, H., 1947. — Ecologie des Vipères. I, *Vipera aspis*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXII, 4-5, 158-169.
- SAINT GIRONS, H., 1949. — Les mœurs nuptiales de la Vipère aspic. *La terre et la vie*, 3, 110-113.
- SAINT GIRONS, H., 1951. — *Ecologie et ethologie des Vipères de France*. Thèse Univ. Paris. *Ann. Biol.*, XXVII, 11-12, 756-770; *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11, XIV, 263-343, 1952.
- SAINT GIRONS, H., 1953. — Note sur les périodes de latence des Reptiles au Maroc. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXVIII, 5-6, 377-81.

- SAINT GIRONS, H., 1955. — Le cycle d'activité et ses facteurs chez *Vipera latastei* Bosca. *Vie et Milieu*, V, 4, 513-528.
- SAINT GIRONS, H., 1957. — Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* dans l'ouest de la France. *Bull. Biol. Fr. Bel.*, XCI, 3, 285-350.
- SAINT GIRONS, H., 1958. — Croissance et fécondité de *Vipera aspis*. *Vie et Milieu*, VIII, 3, 265-286.
- SAINT GIRONS, H., 1959. — Remarques histologiques sur l'hypophyse de *Vipera aspis*. *C.R. Soc. Biol.*, 1, CLIII, 5-7.
- SAINT GIRONS, H., 1959. — Données histologiques sur l'hypophyse de *Chamaeleo lateralis* Gray. *Ann. Histochim.*, 4, 2, 115-122.
- SAINT GIRONS, H., 1960. — Particularités anatomiques et histologiques de l'hypophyse chez les Squamata. *C.R. Ac. Sci.*, 251, 2584-86.
- SAINT GIRONS, M.C., 1952. — L'importance des talus couverts dans la zoogéographie du Bocage. *Ann. Géogr.*, 61, 366-369.
- SAINT GIRONS, M.C., 1960. — Les variations saisonnières du rythme nyctéméral d'activité chez un Lérot femelle (*Eliomys quercinus*) en captivité. *Mammalia*, 24, 2, 177-189.
- SAINT GIRONS, M.C., 1960. — Dimorphisme sexuel du leucogramme chez *Vipera berus* adulte. *C.R. Soc. Biol.*, CLIV, 2, 342-344.
- SAINT GIRONS, M.C., 1961. — Etude de l'érythropoïèse chez la Vipère berus (*Vipera berus*) en fonction de l'activité thyroïdienne et des phénomènes cycliques de la mue. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXXVI, 1, 59-67.
- SAINT GIRONS H., DUGUY, R., 1962. — Données histologiques sur les variations de l'hypophyse au cours du cycle annuel chez *Vipera aspis*. *Zeitschrift für Zellforschung*, 56, 819-856.
- SAINT GIRONS, H., DUGUY, R., 1962. — Données histologiques sur le cycle annuel de la glande thyroïde chez les Vipères. *Gén. Comp. Endocrinol.*, vol. 2, n° 4, 337-346.
- SAINT GIRONS, H., SAINT GIRONS, M.C., 1956. — Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles (Lézards et Serpents). *Vie et Milieu*, VII, 2, 133-226.
- SAINT GIRONS, H., SAINT GIRONS, M.C., 1959. — Espace vital, domaine et territoire chez les Vertébrés terrestres (Reptiles et Mammifères). *Mammalia*, XXIII, 4, 448-476.
- SALGUES, R., 1937. — Leucocytose nutriciale chez les Reptiles en mauvaise condition de captivité. *C.R. Ac. Sci.*, 205, 1, 90-92.
- SALGUES, R., 1937. — Faune des Ophidiens de Provence. *Ann. Soc. Hist. Nat. Toulon*, 21, 130-150.
- SAVINIO, M., 1955. — Ricerche istofisiologica sul pancreas di ofidi normali a di ofidi trattati con allosona. *Arch. Sci. Biol. Ital.*, XXXIX, 6, 674-688.
- SCHAEFFER, W.H., 1933. — Hypophysectomy and thyroidectomy of Snakes. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 30: 1363-1365.

- SCHARRER, E., 1951. — Die Lichtempfindlichkeit blinder Elritzen. I) Untersuchungen über Zwischenhirn der Fische. *Z. vergl. Physiol.*, 7: 1-38.
- SCHMALZ, P., 1911. — Sommerschlaf bei Reptilien und Amphibien. *B. Aquar. u. Terr.*, 2: 500-501.
- SCHREIBER, E., 1912. — *Herpetologia Europea*. Fischer, Iéna.
- SCHRODER, R.C., 1950. — Hibernation of blue racers and bull Snakes in western Illinois. *Nat. Hist. Misc.*, 75.
- SCHWARTZ, E., 1936. — *Die Europäischen und Mediterranen otern und ihre Gifte*. Berungwerksmitt, Margheirglahn. 262 pp.
- SCHWARTZ, A., BRICKA, M., 1924. — L'action de l'insuline sur la glycémie, l'état général et le glycogène hépatique des Grenouilles. *C.R. Soc. Biol.*, 91 (37) : 1428-1430.
- SEIBERT, H.C., HAGEN, C.W., 1947. — Studies on population of Snakes in Illinois. *Copeia*, 6-22.
- SERGEEV, A., 1939. — La température du corps des Reptiles dans les conditions naturelles. *C.R. Ac. Sci. U.R.S.S.*, xxii, 49-52.
- SERVICE, R., 1902. — The adder in Solway. *Ann. Scot. Nat. Hist.*, 153-162.
- SHAPIRO, H.A., ZWARENSTEIN, H., 1934. — Metabolic changes associated with endocrine activity and the reproductive cycle in *Xenopus laevis*. *J. Exp. Biol.*, 11: 267.
- SHAW, A., 1953. — A hibernating *Chionactis occipitalis annulatus*. *Herpetologica*, ix, 2: 72.
- SHAW, C.E., 1951. — Male combat in American colubrid Snakes with remarks on combat in other colubrid and elapids Snakes. *Herpetologica*, 7: 149-168.
- SLONIMSKI, P., 1934. — Sur les éléments figurés du sang chez *Vipera russelli* et *Python regius*. *C.R. Ass. Anat.*, 25-28, 1.
- SLONIMSKI, P., 1935. — Les éléments figurés du sang chez le Crocodile *Crocodylus rhombifer*. *C.R. Soc. Biol.*, cxix, 1206-1208.
- SMITH, M., 1951. — *The British Reptiles and Amphibians*. Collins, 318 p., London.
- SMITH, A.U., 1958. — The resistance of animales to colling and freezing. *Biol. Rev. Cambridge*, 33, 2: 197-253.
- SMIT-VIS, J.H., 1962. — Some aspects of the hibernation in the european hedgehog, *Erinaceus europaeus*. *Arch. Neerlandaises Zool.*, xiv, 513-597.
- SOLOMON, D.H., DOWLING, J.T., 1960. — The thyroïd. *Ann. Rev. Phys.*, 22: 615-650.
- SOUBEIRAN, L., 1855. — *De la Vipère, de son venin, de sa morsure*. 165 p., Paris.
- SOUTHOFF, G. (de), 1914. — Sur l'hibernation en captivité de quelques lacertiliens. *Bull. Soc. Nat. Acclim.*, 61-62.

- STEPHENS, G.C., 1959. — Biological rythms. *I.R.E. Trans. med. Electr.*, 6, 2: 88-92.
- STICKEL, W.H., COPE, J.B., 1947. — The home range and wandering of Snakes. *Copeia*, 127-136.
- STRELNİKOV, I.D., 1944. — Importance de la radiation solaire dans l'écologie des Reptiles de haute montagne. *Zool. Zh. U.R.S.S.*, XXIII, 5: 57-58.
- STUTINSKY, F., 1936. — Effet de l'éclairement continu sur la structure de la glande pituitaire de la Grenouille. *C.R. Soc. Biol.*, CXXIII, 421-423.
- STUTINSKY, F., FLORENTIN, P., 1936. — Modifications cytologiques de la glande pituitaire des Grenouilles maintenues à l'obscurité. *C.R. Soc. Biol.*, CXXII, 674-676.
- SUOMALAINEN, P., 1939. — *Hibernation in the hedgehog*. Suomalainen Tiedakatemia. 68 p., Helsinki.
- SUOMALAINEN, P., GRANSTROM, T., 1955. — Hematological changes in the hibernating golden Hamster. *Exp. Cell. Res. Suppl.*, 3: 335-38.
- THOMAS, E., 1955. — Der Kommentkampf der Kreuzotter, *Vipera berus*. *Naturwis.*, 42: 539.
- THOMAS, T.B., 1942. — The pancreas of Snakes. *Anat. Rec.*, 82, 1: 327-39.
- TINKLE, D.W., LINER, E.A., 1955. — Behavior of *Natrix* in aggregations. *Fild and Laboratory*, 23: 84-87.
- TIPTON, S.R., 1933. — Factors affecting the respiration of vertebrate red blood cells. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 3: 313-340.
- TIXIER-VIDAL, A., 1959. — Données actuelles sur l'influence de la lumière sur l'activité thyroïdienne chez les Vertébrés. *Ann. endocrin.*, 20 (5): 708-723.
- TRIBONDEAU, M., 1904. — Sur les enclaves contenues dans les cellules des tubes contournés du rein chez la Tortue, étudiées comparativement en été et en hiver. *C.R. Soc. Biol.*, LVI, 6: 266-68.
- TUCHMANN-DUPLESSIS, H., 1945. — Corrélations hypophyso-endocrines chez le Triton. *Act. Sci. Industr.*, 987: 196.
- TUCHMANN-DUPLESSIS, H., 1943. — Variations saisonnières de la structure cytologique de l'hypophyse du Triton palmé. *C.R. Soc. Biol.*, CXXXVII, 30-31.
- TUCHMANN-DUPLESSIS, H., 1943. — Interprétations physiologiques de diverses images cytologiques de l'hypophyse. *C.R. Soc. Biol.*, CXXXVII, 575-576.
- TUCHMANN-DUPLESSIS, H., PICARD, D., 1945. — Sur certaines variations de la rate et de la formule sanguine du Triton alpestre. *C.R. Soc. Biol.*, mai.
- TUROLLA, E., 1955. — Acides nucléiques et morphologie du noyau dans les cellules des Grenouilles hibernantes. *Bull. Ass. Anat.*, 87.

- UUPSAAV, SUOMALAINEN, P., 1954. — The adrenalin and noradrenalin content of the adrenal glands of the hedgehog. *Ann. Ac. Sci. Fennica*, IV, Biol., A, 27, 11.
- VAINIO, I., 1932. — Zur Verbreitung und Biologie der Kreuzotter, *Vipera berus*, in Finland. *Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn.*, XII, 1-29.
- VARELA, M.E., SELLAES, M.E., 1938. — Morphologie sanguine et variations saisonnières du sang du Crapaud *Bufo arenarum* Hens. *C.R. Soc. Biol.*, CXXVII, 704-706.
- VARICAK, T., 1958. — Medulla ossium Urodela. *Biol. Glasn.*, 11: 1-4, 9-10.
- VELLARD, J., 1937. — Variations géographiques du venin de *Bothrops atrox*. *C.R. Ac. Sci.*, 204: 1369-71.
- VELLARD, J., 1937. — Variations géographiques du venin du Serpent à sonettes Sud-Américain *Crotalus terrificus*. *C.R. Ac. Sci.*, 204: 1679-1681.
- VELLARD, J., 1938. — Propriétés du venin des principales espèces de Serpents du Vénézuéla. *Ann. Inst. Pasteur*, 60: 511-518.
- VERNBERG, F.J., 1953. — Hibernation studies of two species of Salamanders, *Phletodon c. cinereus* and *Eurycea b. bislineata*. *Ecology*, 34: 55-62.
- VESEY-FITZGERALD, B., 1946. — Some notes on Vipers. *Proc. Hampshire Field*, CL, 16: 197-206.
- VETAS B., WOODBURY, A., 1951. — A snake den in Toele county, Utah. Temperature of entrance and emergence. *Herpetologica*, 7: 15-19.
- VIAUD-GRAND-MARAIS, A., 1867. — *Etudes médicales sur les Serpents de Loire-Inférieure et de Vendée*. Nantes, 260 p.
- VICTOROFF, C., 1908. — Zur Kenntniss der Veränderungen der Fetgewebe beim Frösche während des Winterschlafes. *Arch. gesam. Phys.*, Bonn.
- VIERODT, 1877. — *Grundriss der Physiologie des Menschen*. Tübingen, 7.
- VILTER, V., 1944. — Signification biologique des variations saisonnières de la photosensibilité chez le Triton, *Triturus palmatus*. *C.R. Soc. Biol.*, CXXXVIII, 523-524.
- VILTER, V., LUGAND, A., REYMOND, E., 1959. — Comportement printannier de la Salamandre noire d'altitude, *Salamandra atra Laur.* dans ses relations avec la sensibilité photique saisonnière de l'espèce. *C.R. Soc. Biol.*, 6: CLIII, 975-978.
- VIVIEN, J., STENGER, Cl., 1955. — Influence de l'hypophysectomie sur l'activité testiculaire saisonnière de *Natrix n. natrix*. *C.R. Soc. Biol.*, CXLIV, 9-10, 1042-45.
- VOLSOE, H., 1944. — Structure and seasonal variations of the male reproductive organs of *Vipera berus*. *Spolia. Mus. Zool. Hauniensis*, v, 1-157. Copenhagen.

- WATARI, N., 1959. — Etudes morphologiques sur les variations saisonnières des mitochondries, de la teneur en glycogène et en lipides des cellules hépatiques des Reptiles et en particulier des cellules de réserve de graisse (fat storing cells). *Arch. Histol. Jap.*, 16, 3: 369-423.
- WEILL, J.S., KAYSER, Ch., 1957. — Les réserves glycogéniques et lipidiques du foie chez la Marmote, *Arctomys marmota*, *Marmota monax*, en état d'activité en été et au cours du sommeil hibernant. *C.R. Soc. Biol.*, CLI, 2: 374-377.
- WEINLAND, RIEHL, M., 1907. — Ueber das Verhalten der Glycogen beim Heterotherm Tier. *Zeitsch. f. Biol.*, xxxii, 75-92.
- WEISS, L.P., WISLOCKI, G.B., 1956. — Seasonal variations in the hemopoiesis in the dermal bones of the nine-banded armillo. *Anat. Rec.*, 2: 143-164.
- WERNER, F., 1891. — Der Sommerschlaf bei Reptilien und Amphibien. *Verh. K. K. Zool. Bot. Gess. Wien*, 41: 295-299.
- WERNER, F., 1929. — Winterschlaf von Reptilien im geheizten Terrarium. *Bl. Aquar. u. Terr.*, 40: 208-209.
- WERZBERG, A., 1911. — Studien zur vergleichenden Haemozytologie einiger poikilothermer Vertebraten. *Folia Haemat.*, 11, 2: 17.
- WILHOFT, D.C., 1958. — The effect of temperature on thyroid histology and survival in the Lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Copeia*, 4: 265-276.
- WING, L., 1946. — Species associations in winter groups. *Auk*, 63: 508-511.
- WINTROBE, M.M., 1933. — Variations in the size and hemoglobin content of erythrocytes in the blood of various vertebrates. *Folia Haematologica*, 51: 32.
- WOITKEWITSCH, A.A., 1944. — Influence of light upon thyrotropic activity of anterior lobe of pituitary body. *C.R. Ac. Sci. U.R.S.S.*, 8, 45: 357-360.
- WOITKEWITSCH, A.A., 1944. — Function of thyroid as dependant on pituitary body activated by light. *C.R. Ac. Sci. U.R.S.S.*, 9, 45: 396-400.
- WOOD, J.T., 1944. — Fall aggregation of the Queen Snake. *Copeia*, 4, 253.
- WOODBURY, A.M., 1954. — Study of reptiles dens. *Herpetologica*, x, 1: 49-53.
- WOODBURY, A.M., HAUSEN, M. et R.H., 1951. — A Snake den in Tintic mountains (Utah). *Herpetologica*, 6, 66: 70.
- WOODBURY, A.M., PARKER, D.D., 1956. — A Snake den in Cedar Mountains and notes on Snakes and parasitic mites. *Herpetologica*, 12, 4: 261-268.
- WOODWARD, S.J., 1933. — A few notes on the persistence of active spermatozoa in the African night-adder, *Causus rhombeatus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 189-190.

- WRIGHT, P.A., 1959. — Blood sugar studies in the Bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Endocrinology*, 64, 4: 551-558.
- WURSTER, D.H., 1958. — Comparative studies on the blood glucose and pancreatic islets of the Salamander, *Taricha torosa*, and the Lizard, *Eumeces obsoletus*. *Dissert. Abstr.*, 19, 4: 631.
- ZIMNY, M.L., 1959. — Histological studies of the ground squirrel adrenal following hibernation and cold exposure. *Anat. Rec.*, 135, 4: 279-284.
- ZWARENSTEIN, H., 1933. — Metabolic changes associated with endocrine activity and the reproductive cycle in *Xenopus laevis*. *J. Exp. Biol.*, 10: 201.
- ZWARENSTEIN, H., SHAPIRO, H.A., 1933. — Metabolic changes associated with endocrine activity and the reproductive cycle in *Xenopus laevis*. *J. Exp. Biol.*, 10: 372.
- ZYLBERSZAC, S., 1937. — Sur la nature des leucocytes réticulaires et spongieux du sang des Reptiles. *C.R. Soc. Biol.*, cxxvi, 97-98.

SUR LA PRÉSENCE EN FRANCE D'UNE NOUVELLE
VARIÉTÉ D'*ALLOTHROMBIUM MERIDIONALE*
BERLESE 1887

ALLOTHROMBIUM MERIDIONALE BERL.

var. *OCCIDENTALIS* n. var.

par Marc ANDRÉ et Pierre ROBAUX

Cette nouvelle variété est représentée par deux individus (♀ ovigères). L'un, A, a une longueur de 1 700 μ sur une largeur de 1 050 μ , l'autre, B, long de 1 650 μ est large de 840 μ .

Les poils recouvrant la face dorsale de l'hystérosoma, longs de 30 μ sont plumiformes, à longues barbules (fig. 1, a).

La crête métopique est garnie d'une pilosité relativement abondante (fig. 1, b). Du sclérite antérieur partent les deux lobes latéraux qui descendent jusqu'au-dessous de la ligne d'insertion des pédoncules oculaires, de part et d'autre du sclérite médian et parallèle à celui-ci. La bandelette antérieure de ce dernier va en s'élargissant de l'écusson vers l'avant. L'écusson, bien délimité, est placé sur un bouclier relativement bien distinct. Aux deux angles supérieurs de l'écusson, nous trouvons une paire de fossettes arrondies, au fond desquelles s'insère un long poil sensoriel : le poil pseudo-stigmatique, dont la moitié distale est recouverte de barbules très fines et très courtes. Le sclérite postérieur, en arrière de l'écusson, est piriforme.

Aux pattes I, le tarse, muni d'ongles et de pulvillus, est trapu, subcylindrique. Il est 2,6 - 2,7 fois plus long que large (A = 230 μ \times 87 μ , B = 248 μ \times 91 μ). Il est plus long que le tibia (A = 190 μ , B = 194 μ) (fig. 1, c).

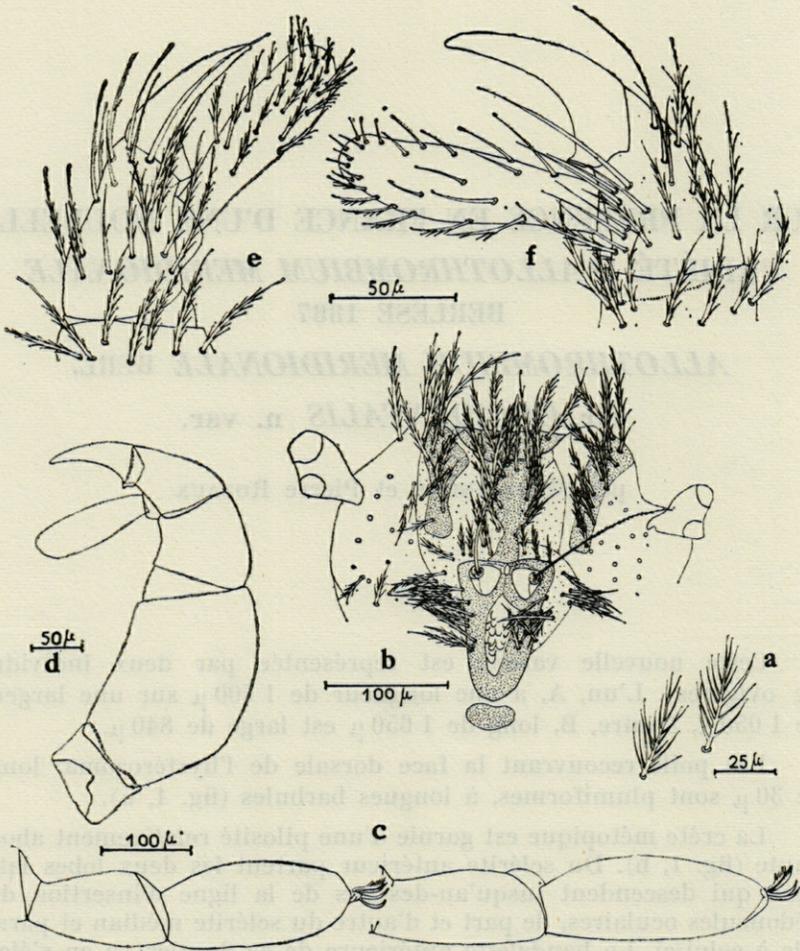


Fig. 1. — *Allothrombium meridionale* var. *occidentalis* n. var. : a, soies recouvrant la face dorsale de l'hystérosoma; b, vue dorsale du propodosoma, crête métopique; c, tibias et tarses des premières paires de pattes; d, vue générale du palpe maxillaire; e, tibia et tarse du palpe maxillaire (face externe); f, tibia et tarse du palpe maxillaire (face interne).

Les palpes maxillaires sont robustes et recouverts d'une abondante pilosité. L'extrémité distale du cinquième article (tarse) dépasse nettement l'ongle apical du quatrième article (tibia) (fig. 1, e). A la face interne du tarse palpaire les poils sont courts lisses ou pennés. Sur la face externe, les poils sont pour la plupart barbulés. Sur le tibia palpaire, on ne rencontre aucune formation spéciale, les poils sont lisses ou barbulés (fig. 1, e-f).

Cette variété présente de nombreuses affinités avec *Allothrombium meridionale* Berlese qui, d'après l'auteur, est très commun en Italie du Sud (Naples - Sicile - Sardaigne); elle s'en différencie cependant par la longueur des soies recouvrant l'abdomen, qui chez *A. meridionale* ont entre 35 μ et 40 μ , par la longueur et la largeur des tarsi des pattes I qui chez l'espèce *A. meridionale* sont beaucoup plus grands (450 μ \times 150 μ), ainsi que par la longueur des tibiae des pattes I (480 μ).

Les deux représentants de cette nouvelle variété ont été recueillis en avril 1961 à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) par M. Y. COINEAU, dans la garrigue littorale près de la plage du Troc.

Ecole Pratique des Hautes Etudes
Laboratoire d'Acarologie, Paris
Institut de Zoologie Ecologie Générale, Nancy

ORIBATES (ACARIENS)
DES PYRÉNÉES-ORIENTALES (2^e SÉRIE)
ZETORCHESTIDAE (1^{re} partie) :
SAXICOLESTES POLLINIVORUS n. sp.

par Joseph TRAVÉ

La famille des *Zetorchestidae* comprend des Oribates fort intéressants par les caractères morphologiques qui leurs sont propres ainsi que par leur éthologie et leur écologie. Les genres de cette famille présentent en effet des spécialisations et des adaptations inconnues chez tous les autres Oribates. Elle groupe cinq genres connus : *Zetorchestes* Berlese, *Microzetorchestes* Balogh (= *Diorchestes* Grandjean), *Belorchestes* Grandjean, *Litholestes* Grandjean et *Saxicolestes* Grandjean. Ils n'ont fait l'objet que d'un tout petit nombre de travaux dont les plus importants sont ceux de GRANDJEAN. Les espèces des genres *Zetorchestes*, *Microzetorchestes* et *Belorchestes* ont la quatrième paire de pattes adaptée au saut. *Litholestes* et *Saxicolestes* vivent exclusivement dans les milieux saxicoles et souvent, dans des conditions microclimatiques exceptionnelles (TRAVÉ, 1963, p. 217 à 221).

Dans les Pyrénées-Orientales, j'ai récolté des espèces appartenant aux cinq genres que je viens de citer ainsi qu'un nouveau genre qui sera décrit dans une note prochaine. L'objet de ce travail est la description de l'adulte d'une espèce nouvelle de *Saxicolestes* dont les stases immatures seront étudiés ultérieurement pour des raisons que je donne par ailleurs. Je ferai aussi, dans un autre travail, des considérations sur les autres espèces de *Zetorchestidae* recueillies dans les Pyrénées-Orientales.

SAXICOLESTES POLLINIVORUS n. sp.

Le genre *Saxicolestes* n'est connu que par deux espèces, son type, *S. auratus* Grandjean de Banyuls-sur-Mer et de Collioure (Pyrénées-Orientales) (GRANDJEAN, 1951, p. 25) et *S. corsicanus* Grandjean, de Corse (GRANDJEAN, 1956, p. 205).

Je me contenterai de comparer cette nouvelle espèce à ces deux-ci, qui sont parfaitement décrites. La description porte sur des exemplaires récoltés près de Collioure (Pyrénées-Orientales) en bordure de la route nationale 114, sur des schistes nus, le 6 juin 1959. Le matériel typique ayant servi à la description est conservé dans ma collection; des syntypes sont déposés dans la collection du Laboratoire Arago (n° LA.BV c3, 0001).

Cette espèce a été récoltée dans des régions diverses des Pyrénées-Orientales :

Massif des Albères. — Vallée de la Baillaury, près de Banyuls-sur-Mer, sur les schistes nus bordant la route, ainsi que sur les murettes en ciment; récoltes diverses en mai et juin de 1958 à 1962. — Route nationale 114 entre Banyuls et Port-Vendres, près de l'usine de Paulilles, toujours sur des schistes nus (juin 1959).

Vallespir. — Rocher granitique bordant la route menant à Saint-Laurent-de-Cerdans, vers 500 m d'altitude, ainsi que sur des rochers nus constitués par des grès rouges du Garumnien (Montien-Danien) entre St-Laurent et Coustouges vers 800 m d'altitude (14/VI/1959).

Massif des Corbières. — Près de la route allant de Rivesaltes à Vingrau, sur des calcaires Urgo-aptiens, vers 100 m d'altitude. — A la sortie de Villeneuve-les-Corbières (Aude), sur des calcaires à Encrines du Dévonien, vers 130 m d'altitude (21/VI/1959).

Massif du Canigou. — Près du village de Py, en bordure NW du Canigou vers 1 000 m d'altitude et sur des gneiss œillés nus, le 8/V/1960.

Toutes ces récoltes effectuées soit en brossant la paroi nue des roches, soit directement au pinceau, étaient généralement très riches en individus mâles et femelles.

Des tritonymphes n'ont été récoltées avec des adultes qu'au début du mois de mai. Des larves, des protonymphes et des deutonymphes ont été récoltées dans les mêmes biotopes, dans la vallée de la Baillaury en mars et avril, mais dans les Mousses et les Lichens saxicoles.

Les adultes ressemblent beaucoup à *S. auratus*.

La taille varie de 410 à 470 μ et correspond à la taille des deux autres espèces connues. Les reflets métalliques propres à *S. auratus*

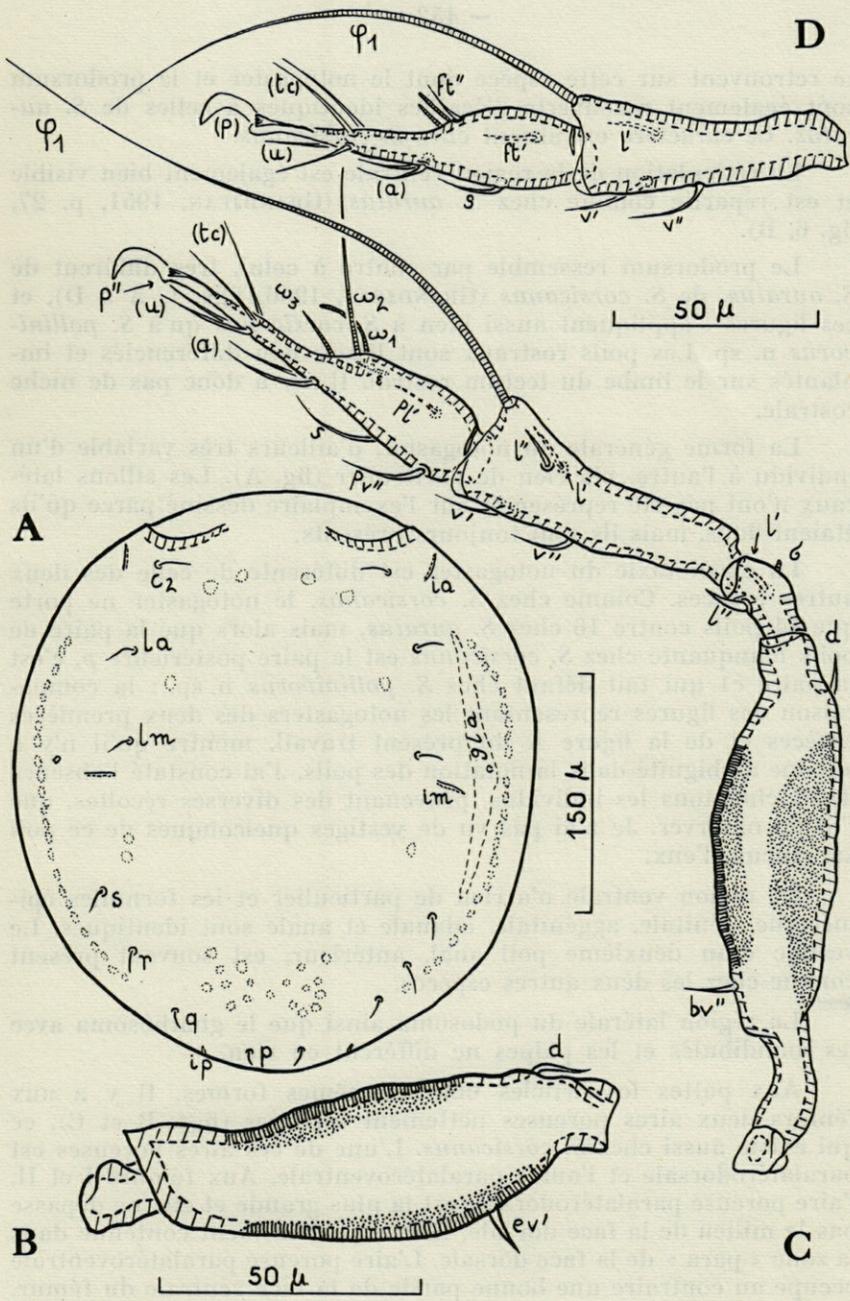


Fig. 1. — *Saxicolestes pollinivorus* n. sp. : A, notogaster, séparé du reste du corps, vu dorsalement sans son cérotégument; B, fémur de la patte IV gauche en vue latérale; C, patte I gauche en vue latérale; D, tibia et tarse de la patte II gauche en vue latérale. Les figures C et D sont à la même échelle.

se retrouvent sur cette espèce dont le notogaster et le prodorsum sont également recouverts d'écaillés identiques à celles de *S. auratus*. Ce caractère est absent chez *S. corsicanus*.

La réticulation de la région ventrale est également bien visible et est répartie comme chez *S. auratus* (GRANDJEAN, 1951, p. 27, fig. 6, B).

Le prodorsum ressemble par contre à celui, très différent de *S. auratus*, de *S. corsicanus* (GRANDJEAN, 1956, figs. 1, A à D), et ces figures s'appliquent aussi bien à *S. corsicanus* qu'à *S. pollinivorus* n. sp. Les poils rostraux sont lisses, non différenciés et implantés sur le limbe du tectum rostral. Il n'y a donc pas de niche rostrale.

La forme générale du notogaster, d'ailleurs très variable d'un individu à l'autre, n'a rien de particulier (fig. A). Les sillons latéraux n'ont pas été représentés sur l'exemplaire dessiné parce qu'ils étaient flous, mais ils sont toujours présents.

La chaetotaxie du notogaster est différente de celle des deux autres espèces. Comme chez *S. corsicanus*, le notogaster ne porte que 14 poils contre 16 chez *S. auratus*, mais alors que la paire de poils manquante chez *S. corsicanus* est la paire postérieure *p*, c'est la paire *c1* qui fait défaut chez *S. pollinivorus* n. sp. : la comparaison des figures représentant les notogasters des deux premières espèces et de la figure A du présent travail, montre qu'il n'y a aucune ambiguïté dans la notation des poils. J'ai constaté l'absence de *c1* chez tous les individus, provenant des diverses récoltes, que j'ai pu observer. Je n'ai pas vu de vestiges quelconques de ce poil sur aucun d'eux.

La région ventrale n'a rien de particulier et les formules épimérique, génitale, aggénitale, adanale et anale sont identiques. Le vestige d'un deuxième poil anal, antérieur, est souvent présent comme chez les deux autres espèces.

La région latérale du podosoma ainsi que le gnathosoma avec les mandibules et les palpes ne diffèrent en rien.

Aux pattes les articles ont les mêmes formes. Il y a aux fémurs deux aires poreuses nettement séparées (figs. B et C), ce qui existe aussi chez *S. corsicanus*. L'une de ces aires poreuses est paralatérodorsale et l'autre paralatéroventrale. Aux fémurs I et II, l'aire poreuse paralatérodorsale est la plus grande et elle ne dépasse pas le milieu de la face dorsale. Elle est entièrement contenue dans la zone « para » de la face dorsale. L'aire poreuse paralatéroventrale occupe au contraire une bonne partie de la face ventrale du fémur. Aux pattes III et IV, ces aires poreuses sont presque entièrement dorsales et ventrales. L'aire poreuse paralatéroventrale dépasse en

avant l'implantation du poil *ev'*. Ces aires poreuses occupent une grande longueur du fémur. Chez *S. auratus* il n'y a qu'une seule aire poreuse, paralatérodorsale. Les aires poreuses des trochanters présentent le même développement que chez *S. auratus*.

Les formules des poils sont les suivantes : I (0-2-2-4-12-1); II (0-2-2-3-11-1); III (1-2-1-2-11-1); IV (0-2-1-2-12-1).

Ces formules sont très différentes de celles des deux autres espèces. Par rapport à *S. auratus*, un certain nombre de poils font défaut. Au tarse I ce sont les poils *ft'*, *pl''* et *pv'*. Au tarse II c'est la paire (*pv*) qui fait défaut. La comparaison des figures 8 C et 8 E de *S. auratus* (GRANDJEAN, 1951) et des figures C et D de *S. pollinivorus* n. sp. montre que ce sont bien ces poils qui ont disparu. Chez *S. corsicanus*, les poils *pv'* ont disparu à tous les tarses et *ft'* au tarse I. Chez *S. pollinivorus* n. sp., le tarse III a perdu *ft'* et *pv''*. Par contre, le tarse IV a tous les poils de *S. auratus*. Contrairement à tous les Oribates connus, le tarse IV a plus de poils que les tarses II et III et autant de poils que le tarse I. Cette dénudation affecte également les tibias II, III et IV. Au tibia II, *l''* a disparu, aux tibias III et IV c'est *l'*. Enfin les fémurs I et II n'ont que deux poils, par disparition du poil *l'*. Les formules solénidionales sont les mêmes, mais φ_2 est aléatoire. Il est même plus souvent absent que présent et je ne l'ai pas représenté sur l'exemplaire dessiné. GRANDJEAN signale également ce phénomène chez *S. corsicanus*. Comme chez cette espèce aussi, le poil *p''* du tarse I est palmé comme *p'* et tous les poils proraux des pattes.

La dénudation des pattes me semble importante car je l'ai retrouvée sur des exemplaires provenant de toutes les stations que j'ai signalées. Je n'ai observé qu'un tout petit nombre d'écarts, malgré un nombre assez important d'observations. Aux tarses, je n'ai trouvé qu'une seule différence, l'absence d'un poil *a'* sur la patte IV droite d'un exemplaire. Aux tibias j'ai constaté l'absence de *l''* aux deux pattes I d'un exemplaire, la présence d'un poil *l''* au tibia II chez un autre exemplaire ainsi que d'un *l'* au tibia IV gauche d'un autre. Aux fémurs je n'ai constaté aucun écart.

S. pollinivorus n. sp. a donc un caractère important commun avec *S. auratus*, la présence d'écailles à reflets métalliques, quelques caractères communs avec *S. corsicanus* comme l'absence de fossette rostrale et de poils rostraux différenciés et la présence de deux aires poreuses fémorales. Il a d'autres caractères qui lui sont propres, tels que l'absence des poils *c1* au notogaster et la diminution du nombre des poils pédieux. Les poils manquant aux tarses sont des poils forts, fondamentaux, généralement présents chez la grande majorité des Oribates. Ce caractère n'est pas propre à *Saxicolestes* et le nouveau genre qui sera prochainement décrit est également très pauvre en poils; son tarse III n'en a que neuf.

Les nymphes récoltées avec les adultes sont aussi pauvres que les adultes en poils pédieux et peuvent donc leur être rapportées. Comme je ne possède pas de larves et de protonymphes appartenant avec certitude à *S. pollinivorus* n. sp., ces stases précédant l'apparition des adultes, je préfère attendre d'avoir davantage d'exemplaires pour les décrire, d'autant plus que GRANDJEAN dit de *S. auratus* que la tritonymphe recueillie avec les adultes n'a pas de fossette rostrale ni de poils rostraux différenciés, ce qui est le cas de mes exemplaires immatures. Ce qui complique singulièrement le problème, c'est que j'ai récolté, dans une mousse sèche sur un rocher, une tritonymphe de *Saxicolestes* avec des poils rostraux identiques à ceux de *S. auratus* et implantés dans une fossette rostrale du même type ! Or, je n'ai pas réussi à récolter un seul adulte de cette espèce décrite pourtant de la région que je prospecte depuis six ans. Pourtant, lorsque GRANDJEAN a récolté cette espèce, elle devait être commune, puisque, en peu de jours, il en a récolté dans des lieux divers, à Collioure et à Banyuls-sur-Mer. Il est probable qu'elle était à ce moment-là aussi commune que l'est maintenant *S. pollinivorus* n. sp. Que s'est-il passé pendant la trentaine d'années qui sépare les deux périodes de récoltes ? Il est pour l'instant impossible de le dire, mais il est bon de faire deux remarques qui me semblent importantes :

1° La composition faunistique d'un biotope peut varier dans un temps relativement court sans qu'aucune modification climatique intervienne.

2° Il faut être méfiant lorsque l'on utilise, pour redécrire des espèces anciennes, la méthode pourtant excellente des récoltes dans les stations typiques (topotypes). Supposons que *S. auratus* ait été insuffisamment décrit, par BERLESE par exemple dans ses « Centuria », sans aucune figure. J'aurais affirmé, fort de mes nombreux exemplaires, que l'auteur avait sûrement mal observé la forme des poils rostraux et leur implantation. Ne commet-on pas des erreurs semblables en voulant exhumer à tout prix des espèces décrites il y a quelquefois plus d'un siècle ? Ceci montre une fois encore l'intérêt des études morphologiques précises et en particulier de la chaetotaxie du corps et des pattes.

RÉPARTITION, ÉCOLOGIE, ÉTHOLOGIE

Ce chapitre est traité en détail dans un autre travail (TRAVÉ, 1963). J'ai récolté cette espèce dans des endroits assez éloignés les uns des autres, comme on peut le constater dans la liste des récoltes. Je l'ai trouvée jusqu'à 1 000 m d'altitude, mais toujours dans les mêmes conditions, c'est-à-dire sur des parois rocheuses nues. Elle se rencontre aussi bien sur des calcaires que sur des schistes, des

granits ou des grés. Elle se nourrit exclusivement de grains de pollens picorés sur cette surface et le développement ainsi que la vie active ne durent que quelques mois, de février-mars à juin-juillet. C'est une espèce nettement héliophile, pouvant supporter des températures très élevées.

TRAVAUX CITES

- GRANDJEAN, F., 1951. — Etude sur les *Zetorchestidae* (Acariens, Oribates). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. (nouvelle série), série A, Zool.*, **4** (1) : 1-50, 8 figures.
- GRANDJEAN, F., 1956. — Observations sur les Oribates (34^e série). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris (2^e série)*, **28** (2) : 205-212, 2 figures.
- TRAVÉ, J., 1963. — Ecologie et Biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. *Supplément n° 14 à Vie et Milieu* : 1-269, 58 figures.

DOCUMENTS FAUNISTIQUES
ÉCOLOGIQUES ET MÉTÉOROLOGIQUES

OBSERVATIONS DE CICATRICES DE MORSURES
CHEZ LES DELPHINIDES ⁽¹⁾

Nous avons eu l'occasion de capturer, par harponnage, des *Delphinus delphis* et des *Tursiops truncatus* ⁽²⁾, au cours d'une expédition en Méditerranée occidentale, à bord de la Calypso affrétée, à notre intention, par le C.N.R.S. ⁽³⁾.

La zone d'observation s'étendait au triangle Alméria, Gibraltar, île d'Alboran; les animaux dont il est fait mention ont été pris sur des fonds de 800 à 1 200 m, par mer 0, en août 1962.

Sur deux *Delphinus* (1 ♂ de 95 kg et de 2,10 m, 1 ♀ de 63 kg et de 1,80 m) et sur un *Tursiops* femelle (145 kg, 2,60 m), il a été observé qu'en plusieurs endroits du corps, soit au niveau du bec, soit au niveau des organes génitaux et de la fente anale, soit de la queue, ces animaux portaient des cicatrices importantes, paraissant relativement fraîches.

(1) Laboratoire de Physiologie acoustique, I.N.R.A., Jouy-en-Josas. Le groupe de travail comprenait MM. R-G. BUSNEL, A. DZIEDZIC, M. RIEU, H. SAINTIN et F. VINCENT.

(2) Il s'agit probablement d'une sous-espèce méditerranéenne, dont la détermination reste à faire, et qui semble assez éloignée morphologiquement des exemplaires américains classiques.

(3) Croisière entreprise avec l'ensemble des moyens divers mis à notre disposition par plusieurs organismes, auxquels nous adressons ici l'expression de notre reconnaissance : C.N.R.S., Marine Nationale (D.C.A.N.), O.N.R. (contrat n° N 62558-2226), Bureau des Sciences Pures de l'O.T.A.N.

Ces traces se présentaient comme une érosion profonde, ayant enlevé toute une partie de la couche épidermique pigmentée et faisant apparaître, en sillon, le lard sous-cutané. Elles étaient toujours formées de lignes, séparées de distances assez régulières, et semblaient bien correspondre à des traces de morsures.

Il n'est pas possible de savoir s'il s'agit de morsures spécifiques, mais la mesure des écarts entre deux traces d'une même morsure montre qu'elle correspond très probablement aux écarts dentaires de l'espèce, c'est-à-dire environ 0,5 cm chez *Delphinus delphis* et de l'ordre de 1 cm chez *Tursiops*. Des exemples de ces morsures sont illustrés dans les figures jointes.

Il est permis de penser que chez ces Delphinidés grégaires qui vivent en hardes groupant des individus plus ou moins nombreux (jusqu'à 25 dans celles de *D. delphis* et 3 à 5 pour *T. truncatus*, rencontrées lors de cette expédition et dans cette région), les comportements sociaux ne diffèrent pas beaucoup de ceux de Mammifères vivants en petites bandes, et que ces morsures sont le témoignage soit de comportements sexuels, soit de dominances hiérarchiques.

Ces marques sont de forme différente des traces ou cicatrices rondes classiques de certains Mammifères marins et qui proviennent des ventouses de Calmars.

UN PROCÉDÉ SIMPLE DE FIXATION DES HOLOTHURIES

La préparation et la fixation des Holothuries posent certains problèmes d'ordre pratique. La fixation directe au formol de ces organismes est impossible, l'animal réagissant violemment par une contraction générale et aussi par le rejet de ses viscères. Le résultat est que l'on obtient un objet de collection ratatiné et durci, n'ayant plus que de vagues similitudes morphologiques avec l'animal vivant et, en outre, privé d'une partie de ses organes internes.

Le système couramment utilisé consiste donc en une anesthésie préalable très lente, par additions limitées mais répétées à l'eau de

mer dans laquelle baigne l'Holothurie, de corps tels que l'alcool, le chloral, ou un sel de magnésium. L'opération demande une bonne dose de patience (1).

Toutefois, même dans les conditions apparemment les plus prudentes, il est courant que certaines Holothuries, brusquement, « crachent leurs tripes », comme disent familièrement les biologistes. Il est, de plus, fréquent, par ce procédé, de n'obtenir qu'un exemplaire correctement fixé sur trois, voire sur quatre animaux traités. De là, la déception et la désaffection couramment constatées chez les jeunes biologistes pour ce groupe d'organismes.

Au cours d'un récent séjour au bord de la Méditerranée, et vu l'abondance locale extraordinaire des Holothuries (*Holothuria polii* della Chiaje), j'ai pensé à essayer l'effet de l'asphyxie anoxique pour tuer ces animaux.

Mon idée de base était de renforcer la teneur en CO₂ tout en abaissant (et si possible en annulant) la teneur résiduelle en oxygène dissous dans l'eau.

Pour ce faire, j'ai essayé deux procédés :

1) Addition ménagée d'eau gazeuse carbonique (Soda) à l'eau contenant l'animal.

2) Diminution progressive de l'oxygène par séjour de plusieurs animaux dans un volume d'eau restreint et accentuation de la pénurie en oxygène par un réchauffement progressif diminuant la solubilité de ce gaz dans l'eau et augmentant d'autre part le rythme respiratoire.

La première méthode n'est pas très commode et elle m'a causé le seul cas de rejet de viscères observé (sur un lot de six holothuries traitées). Les sujets étaient, en outre, peu étalés.

La deuxième méthode ne m'a, par contre, donné aucun déchet et a fourni des Holothuries en relative extension, tentacules buccaux visibles ou même occasionnellement étalés.

La technique est simple et applicable pratiquement partout.

Voici comment j'ai opéré :

Les Holothuries avaient été récoltées en plongée et introduites *in situ* dans un sac en plastique étanche (polythène) avec le minimum possible de manipulation des animaux. Ramené à la rive, le sac était partiellement vidé de son eau de façon à avoir approximativement un à deux volumes d'eau de mer pour un « volume » d'animal.

(1) Je passe sous silence, ici, le seul procédé réellement parfait, mais peu commode en excursion, qui consiste à attendre que l'Holothurie soit en extension et à pincer alors brusquement et fermement l'anus, empêchant ainsi l'animal de rejeter l'eau qui le gonfle, puis, dans cet état, à le fixer à l'alcool.

Revenu à l'hôtel, j'ai alors placé le sac soigneusement fermé du haut en y laissant le moins d'air possible, dans un lavabo rempli d'eau froide. Ensuite, j'ai ouvert légèrement le robinet d'eau chaude de façon à élever très progressivement la température du bain de 20° C à plus ou moins 50° C en une heure environ, après quoi cette dernière température était maintenue jusqu'à disparition de tout signe de vie.

Dans ces conditions, les Holothuries meurent asphyxiées (ou cuites ?) en quelques heures au maximum. Les animaux sont en extension suffisante et sur une vingtaine de sujets traités en quatre lots, je n'ai pas constaté un seul cas de rejet de viscères.

Après mort des animaux, l'addition à l'eau du sac d'un dixième de son volume de formol à 40 g %, complétait la préparation.

Malgré l'absence d'autre soin et malgré des conditions de transport défavorables (dix jours en voiture) les animaux ainsi préparés sont arrivés à Bruxelles en état satisfaisant et, en moyenne, meilleur que selon les techniques habituelles.

G. CHERBONNIER, du Laboratoire de Malacologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, à qui trois exemplaires, choisis parmi les meilleurs il est vrai, ont été envoyés pour examen, donne ainsi son opinion de spécialiste : « ... le procédé... paraît excellent : les « téguments sont souples, les spicules intacts, les animaux peu « contractés, donc faciles à examiner et à disséquer ».

J'ai cru utile de signaler ce premier essai sommaire, afin que d'autres, mieux placés, contrôlent et affinent la technique proposée. Sans doute, pourrait-on tenter de traiter, de la même manière, d'autres organismes et obtenir des fixations en extension, non seulement pour le corps, mais peut-être aussi pour des appendices mous tels que les pieds ambulacraires, par exemple.

J. KUFFERATH
Bruxelles.

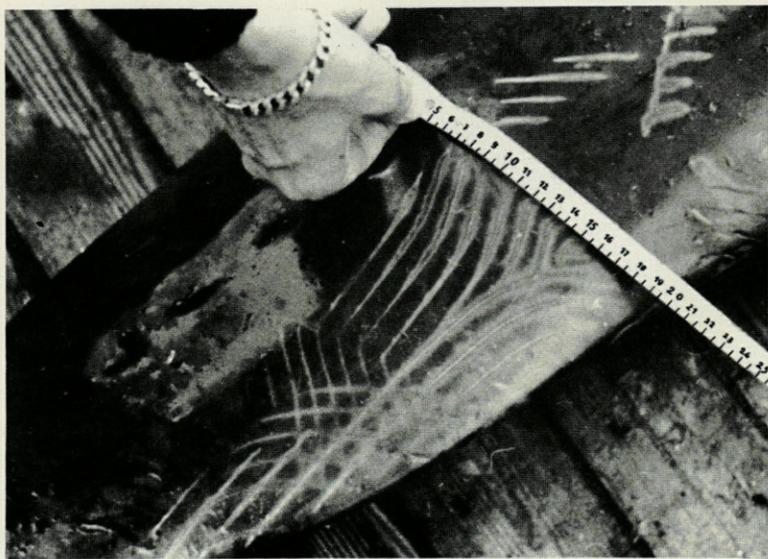
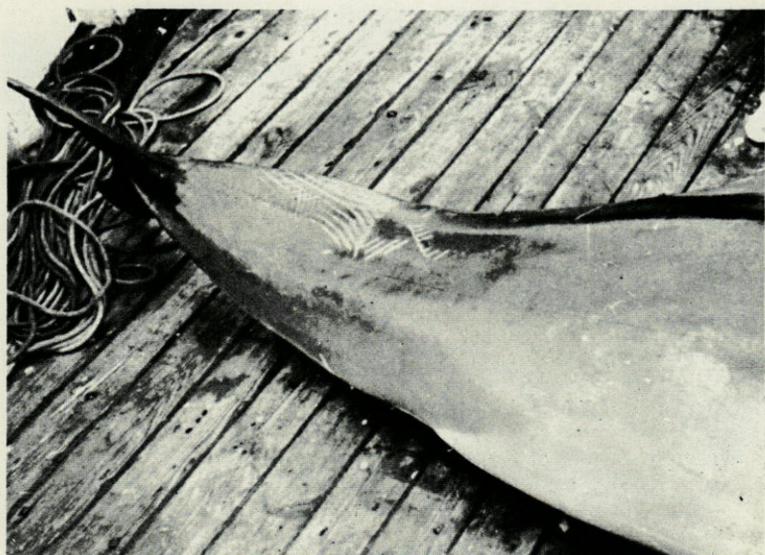


Fig. 1. — *Tursiops truncatus* ♀ : en haut, traces sur le segment postérieur; en bas, détail des morsures.

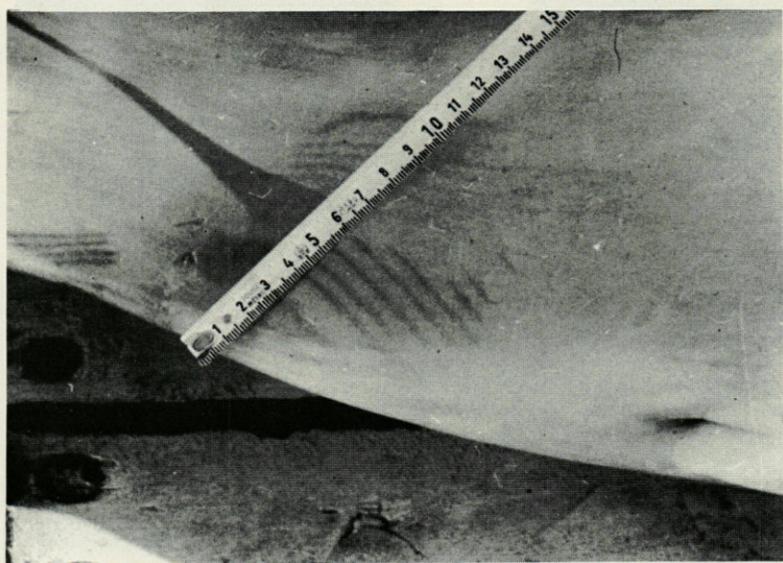
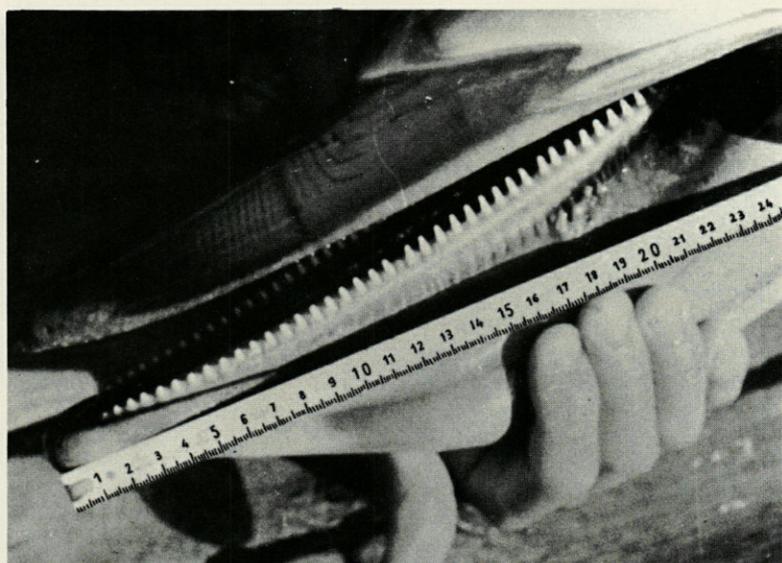
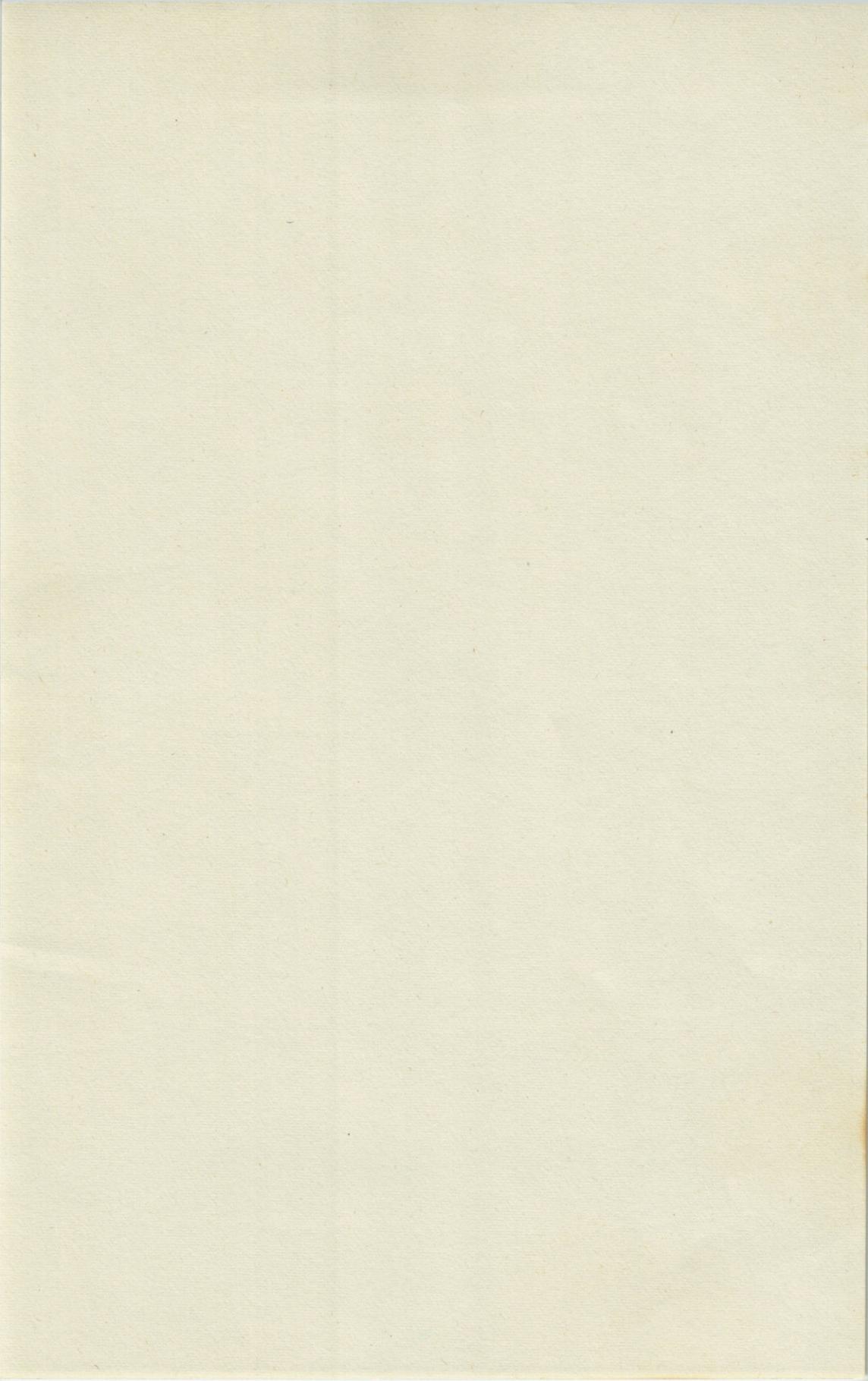


Fig. 2. — *Delphinus delphis* ♂ : en haut, traces sur le bec; en bas, traces sur le ventre, au niveau génito-anal.

IMPRIMERIE LOUIS-JEAN - GAP

Dépôt légal : 262 - 1963



PUBLICATIONS DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITE DE PARIS

SUPPLÉMENTS A VIE ET MILIEU

Des fascicules spéciaux sont consacrés à diverses questions considérées sous l'angle écologique, questions pour lesquelles ils représenteront un essai de synthèse. Ces **Suppléments**, publiés sans périodicité fixe, sont acquis isolément et en dehors de **Vie et Milieu**.

- N° 1. — Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux, 1-360, 65 figures, 1951.
- N° 2. — Océanographie méditerranéenne. Journées d'études du Laboratoire Arago, 1-298, 1952.
- N° 3. — Résultats des campagnes du « Professeur Lacaze-Duthiers ». I. Algérie 1952, 1-209, 1 carte hors-texte, 1954, épuisé.
- N° 4. — J. THÉODORIDÈS. — Contribution à l'étude des parasites et phorétiques de Coléoptères terrestres, 1-310, 57 figures, 1955.
- N° 5. — P. AX. — Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale, 1-215, 53 figures, 1956.
- N° 6. — Résultats des campagnes du « Professeur Lacaze-Duthiers ». II. Algérie 1952 et Baléares 1953, 1954, 1-238, 1 carte hors-texte, 1957.
- N° 7. — H. COIFFAIT. — Les Coléoptères du sol, 1-204, 103 figures, 1958.
- N° 8. — E. ANGELIER et coll. — Hydrobiologie de la Corse, 1-277, 1959.
- N° 9. — Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Biologie des eaux souterraines et continentales, 1-740, 254 figures, 1 carte hors-texte, 1960.
- N° 10. — J.-P. CHANGEUX. — Contribution à l'étude des animaux associés aux Holothurides, 1-124, 30 figures, 1961.
- N° 11. — J. PARIS. — Greffes et sérologie chez les Éponges siliceuses, 1-74, 22 figures, 1961.
- N° 12. — P. L. ILLG and P. L. DUDLEY. — Notodelphyid Copepods from Banyuls-sur-Mer, 1-126, 41 figures, 1961.
- N° 13. — Katharina MANGOLD-WIRZ. — Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane, 1-285, 6 figures, 6 planches et 2 cartes hors-texte, 1963.
- N° 14. — J. TRAVÉ. — Écologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricole, 1-267, 58 figures, 1963.
- N° 15. — J. RENAUD-DEBYSER. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas, 1-157, 72 figures, 6 planches hors-texte, 1963.

Sous presse :

Écologie et biologie des Appendiculaires méditerranéens. Villefranche-sur-Mer, par R. FENAU.

Les **Suppléments à Vie et Milieu** sont en vente à la librairie Hermann, 115, boulevard Saint-Germain, Paris (6°).

IMPRIMERIE
LOUIS-JEAN
— GAP —

Gérant : L. LAUBIER

Date de parution : Novembre 1963 — N° d'impression : 262 - 1963