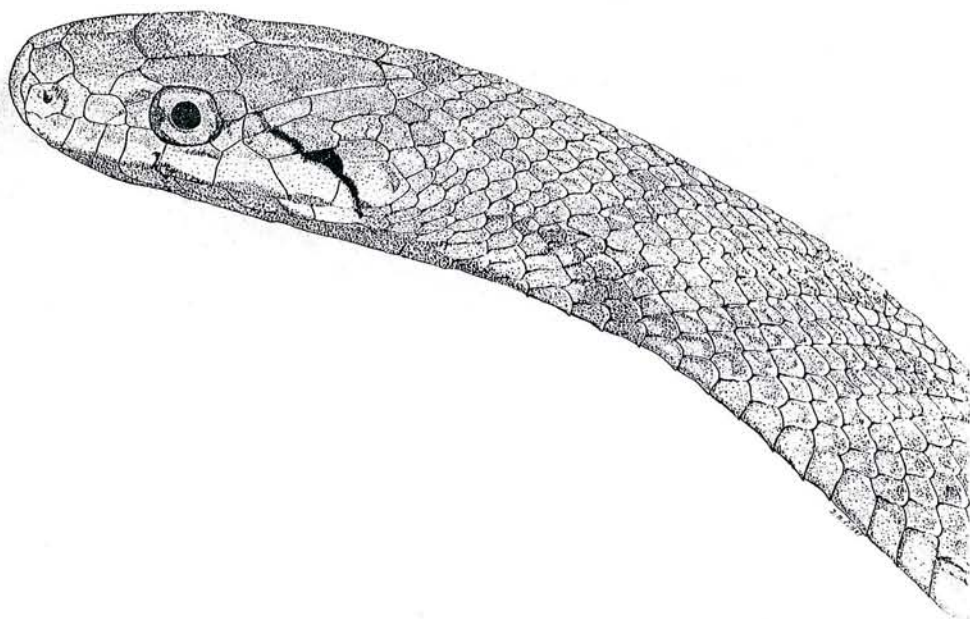


Bulletin de la Société Herpétologique de France

3^{ème} et 4^{ème} trimestres 1994

N° 71-72



ISSN 0754-9962

Bull. Soc. Herp. Fr. (1994) 71-72

Bulletin de la Société Herpétologique de France

Directeur de Publication / Editor :
Roland VERNET

Comité de Rédaction / **Managing Co-Editors** :
Michel LEMIRE, Jean LESCURE, Claude PIEAU
Jean-Claude RAGE, Alexandre TEYNIÉ, Jeff TIMMEL (Index)

Secrétariat de Rédaction / **Secretaries** :
Valérie RAAD et Yannick VASSE (Bulletin)
Sophie BERLAND (Index),

Comité de lecture / **Advisory Editorial Board** :
Robert BARBAULT (Paris, France) ; Aaron M. BAUER (Villanova, Pennsylvania) ;
Liliane BODSON (Liège, Belgique) ; Donald BRADSHAW (Perth, Australie) ;
Maria Helena CAETANO (Lisbonne, Portugal) ; Max GOYFFON (Grenoble, France) ;
Robert GUYÉTANT (Chambéry, France) ; Ulrich JOGER (Darmstadt, Allemagne)
Michael R. K. LAMBERT (Chatham, Angleterre) ;
Benedetto LANZA (Florence, Italie) ; Raymond LECLAIR (Trois-Rivières, Canada) ;
Guy NAULLEAU (Chizé, France) ; Said NOUIRA (Tunis, Tunisie) ;
V. PEREZ-MÉLLADO (Salamanque, Espagne) ; Armand DE RICQLÈS (Paris, France) ;
Zbynek ROCEK (Prague, Tchécoslovaquie) ; Hubert SAINT-GIRONS (Paris, France).

Instructions aux auteurs / **Instructions to authors** :

Des instructions détaillées ont été publiées dans le numéro 33. Les auteurs peuvent s'y reporter. S'ils ne les possèdent pas, ils peuvent en obtenir une copie auprès du responsable du comité de rédaction. Les points principaux peuvent être résumés ainsi : les manuscrits, dactylographiés en double interligne, au recto seulement sont envoyés en double exemplaire. La disposition du texte doit respecter les instructions. L'adresse de l'auteur se place en dernière page. Les figures sont réalisées sur papier calque ou bristol. Les photographies (noir et blanc) ne sont publiées qu'exceptionnellement. Les légendes des figures sont dactylographiées sur feuilles séparées. Les références bibliographiques sont regroupées en fin d'article.

Exemple de présentation de référence bibliographique :

BONS, J., CHEYLAN, M. et GUILLAUME, C. P. (1984) - Les Reptiles méditerranéens. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, **29** : 7 -17.

Tirés à part

Les tirés à part (payants) ne sont fournis qu'à la demande des auteurs (lors du renvoi de leurs épreuves corrigées) et seront facturés par le service d'imprimerie. Tous renseignements auprès du Trésorier.

La rédaction n'est pas responsable des textes et illustrations publiées qui engagent la seule responsabilité des auteurs. Les indications de tous ordres, données dans les pages rédactionnelles, sont sans but publicitaire et sans engagement.

La reproduction de quelque manière que ce soit, même partielle, des textes, dessins et photographies publiés dans le Bulletin de la Société Herpétologique de France est interdite sans l'accord écrit du directeur de la publication. La S.H.F. se réserve la reproduction et la traduction ainsi que tous les droits y afférant, pour le monde entier. Sauf accord préalable, les documents ne sont pas retournés.

ENVOI DES MANUSCRITS à :

M. Roland VERNET

Laboratoire d'écologie, École Normale Supérieure

46 rue d'Ulm - 75230 PARIS CEDEX 05

Tél : (1) 44 32 37 04

Fax : (1) 44 32 38 85

Email : vernet@wotan.ens.fr.

Dessin de Couverture :

J. M. PILLET

Couleuvre d'Esculape (subadulte)

N° commission paritaire 59374

Imprimeur : S.A.I. Biarritz

18, rue de Folin, 64200 BIARRITZ

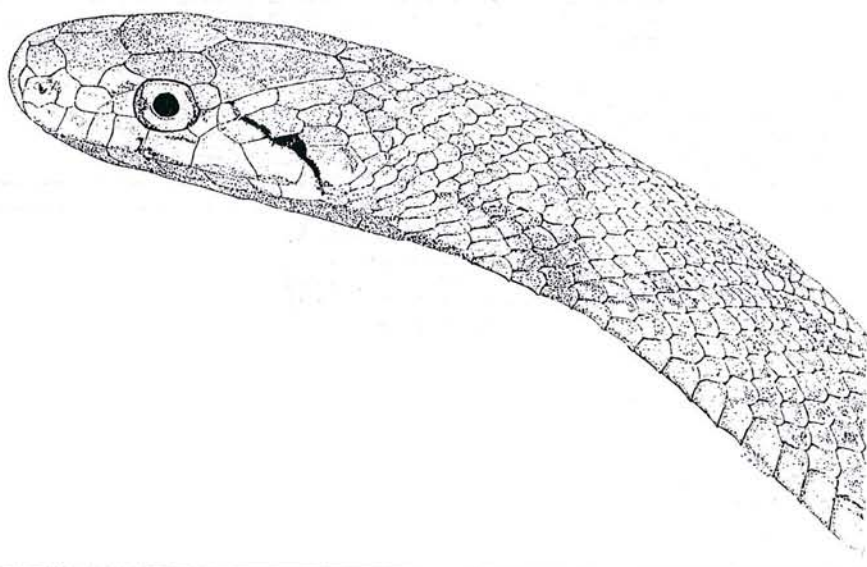
Dépôt légal : 4^{ème} trimestre 1995

1^{er} Congrès herpétologique franco-suisse

Martigny, Valais, Suisse

21 au 25 juin 1994

SHF - KARCH



THÈME 1994

**Herpétofaune de l'arc alpin
et
des régions montagneuses**

BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE DE FRANCE

3^{ème} et 4^{ème} trimestres 1994

n° 71-72

SOMMAIRE

1^{er} Congrès herpétologique franco-suisse. Martigny (21-25 juin 1994)

- **Distribution et systématique des salamandres noires**
Kurt GROSSENBACHER..... 5
- **Caractéristiques de la reproduction chez la grenouille rousse *Rana temporaria* L. (Amphibia, Anura) en altitude (Massif de la Vanoise, Alpes du Nord, France)**
Robert GUYETANT, Claude MIAUD, Yvan BATTESTI et Alain NELVA..... 13
- **Analyse quantitative du comportement de ponte du triton palmé (*Triturus helveticus*) et du triton alpestre (*Triturus alpestris*) (Amphibia, Urodela)**
Claude MIAUD..... 23
- **Variations altitudinales des capacités de surfusion du sang et du plasma chez la grenouille rousse, *Rana temporaria* (Amphibia, Anura)**
Jean-Pierre HEROLD, Jérôme DAO, Claude GRENOT et Bernard FAHYS..... 33
- **Adaptation du métabolisme énergétique aux contraintes de l'altitude chez le triton alpestre, *Triturus alpestris* L. (Amphibia, Urodela)**
Jean-Pierre HEROLD, Hugues PINSTON et Robert GUYETANT..... 39
- **Food habits of the slow worm, *Anguis fragilis* L., in two contrasting alpine environments**
Luca LUISELLI, Massimo CAPULA et Claudio ANIBALDI..... 45
- **Comparaison des cycles annuels d'activité de *Vipera aspis* et *Vipera berus* (Ophidia, Viperidae) dans une station des préalpes bernoises (ouest de la Suisse)**
Jean-Claude MONNEY..... 49
- **Individual reproductive success in Snakes : what may we learn from Alpine adders, *Vipera berus* ?**
Massimo CAPULA and Luca LUISELLI..... 63
- **Recolonisation d'un isolat par un chélonien *Testudo hermanni hermanni* (Chelonia, Testudinae) sur l'île du Levant**
Bernard DEVAUX..... 73

BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE DE FRANCE

3^{ème} et 4^{ème} trimestres 1994

n° 71-72

CONTENTS

1st French-Switzerland Herpetological Congress. Martigny
(21-25 june 1994)

- **Distribution and systematics of black Salamanders**
Kurt GROSSENBACHER..... 5
- **Reproductive characteristics of the grass frog *Rana temporaria* L. (Amphibia, Anura) and altitude in France (Vanoise Massif, northern Alps)**
Robert GUYETANT, Claude MIAUD, Yvan BATTESTI and Alain NELVA..... 13
- **Quantitative analysis of oviposition behaviour in Alpine (*Triturus alpestris*) and palmate newts (*Triturus helveticus*) (Amphibia, Urodela)**
Claude MIAUD..... 23
- **Altitudinal variation of blood and plasma freezing point in the grass frog (*Rana temporaria* L.) (Amphibia, Anura)**
Jean-Pierre HEROLD, Jérôme DAO, Claude GRENOT and Bernard FAHYS..... 33
- **Metabolic adaptations to altitudinal limitations in the Alpine newt (*Triturus alpestris* L.) (Amphibia, Urodela)**
Jean-Pierre HEROLD, Hugues PINSTON and Robert GUYETANT..... 39
- **Food habits of the slow worm, *Anguis fragilis* L., in two contrasting alpine environments**
Luca LUISELLI, Massimo CAPULA et Claudio ANIBALDI..... 45
- **Annual activity cycles compared in *Vipera aspis* and *Vipera berus* (Ophidia, Viperidae) in the Bernese Alps of western Switzerland**
Jean-Claude MONNEY..... 49
- **Individual reproductive success in Snakes : what may we learn from Alpine adders, *Vipera berus* ?**
Massimo CAPULA and Luca LUISELLI..... 63
- **Reintroduction of Hermann's tortoise *Testudo hermanni hermanni* (Chelonia, Testudinidae) to the Île du Levant (France)**
Bernard DEVAUX..... 73

DISTRIBUTION ET SYSTÉMATIQUE DES SALAMANDRES NOIRES

par

Kurt GROSSENBACHER

Résumé - L'auteur présente les taxons *Salamandra atra*, *S. atra aurorae*, *S. atra prenzensis* et *S. lanzai*. Il décrit les caractéristiques morphologiques qui permettent de les différencier et évalue le statut taxonomique de ces formes. Une carte détaillée de leur distribution respective met en évidence plusieurs aspects intéressants: *S. atra atra*, typique des Alpes centrales et orientales, n'a vraisemblablement jamais franchi le Rhône. *S. lanzai* et *S. atra aurorae* semblent avoir survécu aux glaciations dans des «Massifs de refuge», petites surfaces dépourvues de glace en bordure Sud des Alpes; ces formes auraient perdu leur potentiel de dispersion.

Mots-clés : Salamandre noire. Répartition. Zoogéographie. Morphologie.

Summary - The morphological characters enabling taxonomic differentiation of *Salamandra atra*, *S. atra aurorae*, *S. atra prenzensis* and *S. lanzai* are described. Detailed distribution maps indicate that *S. atra atra*, typically occurring in the central and eastern Alps, has never crossed the Rhone, and that *S. atra aurorae* and *S. lanzai*, surviving the Ice Age in refugia made up of small areas free of ice at the southern border of the Alps, have lost their potential for dispersal.

Key-words : Alpine salamander. Distribution. Zoogeography. Morphology.

I. INTRODUCTION

Pendant longtemps et pour beaucoup de personnes, la situation était claire: la salamandre noire (*Salamandra atra*), espèce très facile à reconnaître, colonise tout l'arc alpin et les montagnes dinariques. La description par Miksic, en 1969, d'une nouvelle sous-espèce, *S. a. prenzensis*, qui vit dans les montagnes à l'Ouest de Sarajevo, passa inaperçue. En 1978, dans une forêt montagnarde entre Trento et Asiago, Pierluigi Trevisan et sa femme Aurora découvrirent des salamandres ornées de taches jaune-pâle diffuses qu'ils décriront comme nouvelle sous-espèce *S. a. aurorae*. En juillet 1987, Franco Andreone mit en évidence d'importantes différences morphologiques entre *S. atra* et des salamandres noires trouvées dans une région bien connue depuis plus de 100 ans, le massif de Monviso, à l'Est de Turin. Andreone et ses collègues Nascetti, Bullini et Capula décriront cette salamandre en 1988 comme nouvelle espèce, *S. lanzai*.

II. PARTICULARITÉS ET DIFFÉRENCES MORPHOLOGIQUES

Seules *S. a. atra*, *S. a. aurorae* et *S. lanzai* seront traitées dans cet article. Il n'est pas possible de se rendre dans l'aire de distribution de la sous-espèce *prenzensis* à cause de la guerre qui règne dans cette région et il semblerait que les caractères distinctifs mentionnés par Miksic ne soient pas valables si l'on considère un échantillon suffisamment grand de la forme nominale, *S. a. atra*.

Manuscrit accepté le 18 mai 1995

La coloration particulière et très variable de *S.a.aurorae* permet une identification rapide de cette sous-espèce et il est étonnant que cette forme soit passée si longtemps inaperçue. Hormis cette différence de coloration (à noter que des individus complètement noirs existent peut-être dans la nature), *S.a.aurorae* est morphologiquement très proche de la forme nominale, tout au moins beaucoup plus proche que ne l'est *S.lanzai*.

Les caractères distinctifs donnés par les auteurs de l'espèce *lanzai* sont les suivants: une longueur en moyenne supérieure de 3 cm à celle de *S.a.atra* (bien visible en nature), une tête plus aplatie (pas utilisable sur le terrain), des palmures plus développées (difficile à reconnaître), l'extrémité de la queue est arrondie et non pas pointue comme chez *S.a.a.* (valable seulement pour les adultes). Nous avons mis en évidence un autre caractère distinctif, facile à observer également pour les animaux de musée conservés en alcool: il s'agit de la disposition, sur le dos et les flancs de l'animal, des orifices excréteurs des glandes à venin (fig.1).

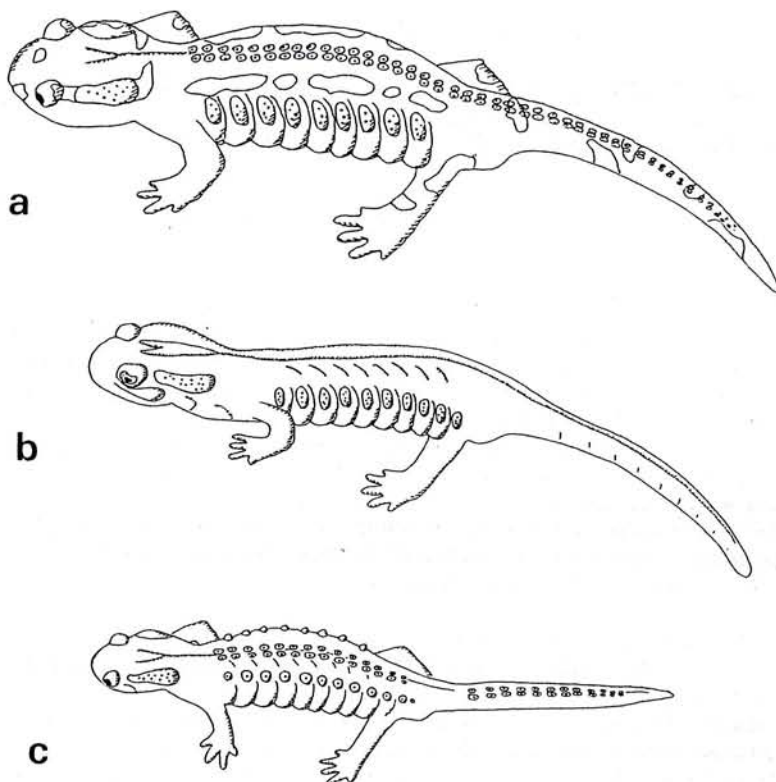


Figure 1 : disposition des orifices excréteurs des glandes à venin chez a) *Salamandra salamandra terrestris*, b) *Salamandra lanzai*, c) *Salamandra atra atra* (identique pour *Salamandra atra aurorae*)

S.a. atra et *S.a. aurorae* possèdent deux rangées d'orifices glandulaires le long de la colonne vertébrale et des protubérances coniques sur les flancs, chacune avec un seul orifice excréteur. *S.lanzai* est dépourvue d'orifices excréteurs dorsaux et les protubérances latérales sont ovales, avec plusieurs orifices excréteurs. La salamandre tachetée, *S.salamandra*, possède une combinaison des deux types: double ligne dorsale et protubérances latérales élargies et pourvues de plusieurs orifices.

III. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET HABITAT

A - *Salamandra atra atra*

La synthèse des inventaires et atlas nationaux, complétée de données isolées, nous ont permis d'esquisser la carte de distribution de ces taxons (fig. 2). Si des régions sont bien connues, d'autres restent encore à prospecter; les données concernant la région de Meran-Bolzano sont par exemple très lacunaires. Au contraire, et bien que la densité des points n'y soit pas très élevée, la carte de l'Autriche est relativement précise (Cabela et Tiedemann, 1985); on remarque cependant une lacune au nord du Tyrol.

La répartition est bien connue en Allgäu et en Bavière et deux points sont remarquables: le Taubenberg, en Bavière, entre Bad Tölz et Rosenheim au sud de Munich, est le site le plus au nord, et une île située dans le lac de Walchen abrite une population de *Salamandra atra*.

Avec près de 900 points, la répartition en Suisse est bien connue; il reste cependant à confirmer les données concernant le nord du Tessin, sur sol siliceux. Il est étonnant de constater qu'aucune observation de *S.a. atra* n'a été réalisée au sud et à l'ouest du Rhône.

Le point le plus bas, en Autriche et en Suisse, est situé à une altitude de 430 m; l'altitude maximale a été enregistrée en Autriche, à 2800 m, alors qu'en Suisse, la station la plus élevée est située à 2430 m d'altitude. D'une manière générale, l'espèce est beaucoup plus fréquente sur les sols calcaires que sur les sols siliceux pour lesquels on a très peu de données.

Pour le Jura et la France, on a très peu d'informations et les preuves font défaut. Il s'agit d'anciennes données, pour la plupart antérieures à 1900, toutes assez douteuses. L'ancienne donnée de Conliège, près de Lons-le-Saunier (Ogérien, 1863), est très douteuse; on se trouve en dehors du Jura, à une altitude de 500 m. De même pour les Alpes savoyardes, où aucune donnée vraiment sûre n'a pu être enregistrée.

Pour l'Italie, Bruno (1973) donne une liste détaillée des stations à *S. atra*. Cependant, un contrôle détaillé des publications originales citées par Bruno montre qu'il y a plusieurs erreurs: les données concernant le Val di Non (Betta, 1852) et la région de Serle, au nord de Brescia (Bennati, 1972), par exemple, se rapportent à *Salamandra salamandra*, et non pas à *S. atra*. D'autre part, il n'a pas été possible de confirmer la présence de *S. atra* dans la vallée d'Aoste ou dans la région située au nord de Domodossola. Seules les stations dont l'origine n'est pas uniquement de Bruno figurent sur notre carte. On constate que *S. atra* est absente du Val d'Aoste et de la région d'Ossola-Formazza, et que les données sont très rares pour les Alpes du Piémont; si ce n'est celles se rapportant à *S.lanzai*. Vers l'est, *S. atra* devient plus abondante, par exemple dans les Alpes Orobie, au sud de la Valtelline, dans les Dolomites et dans le

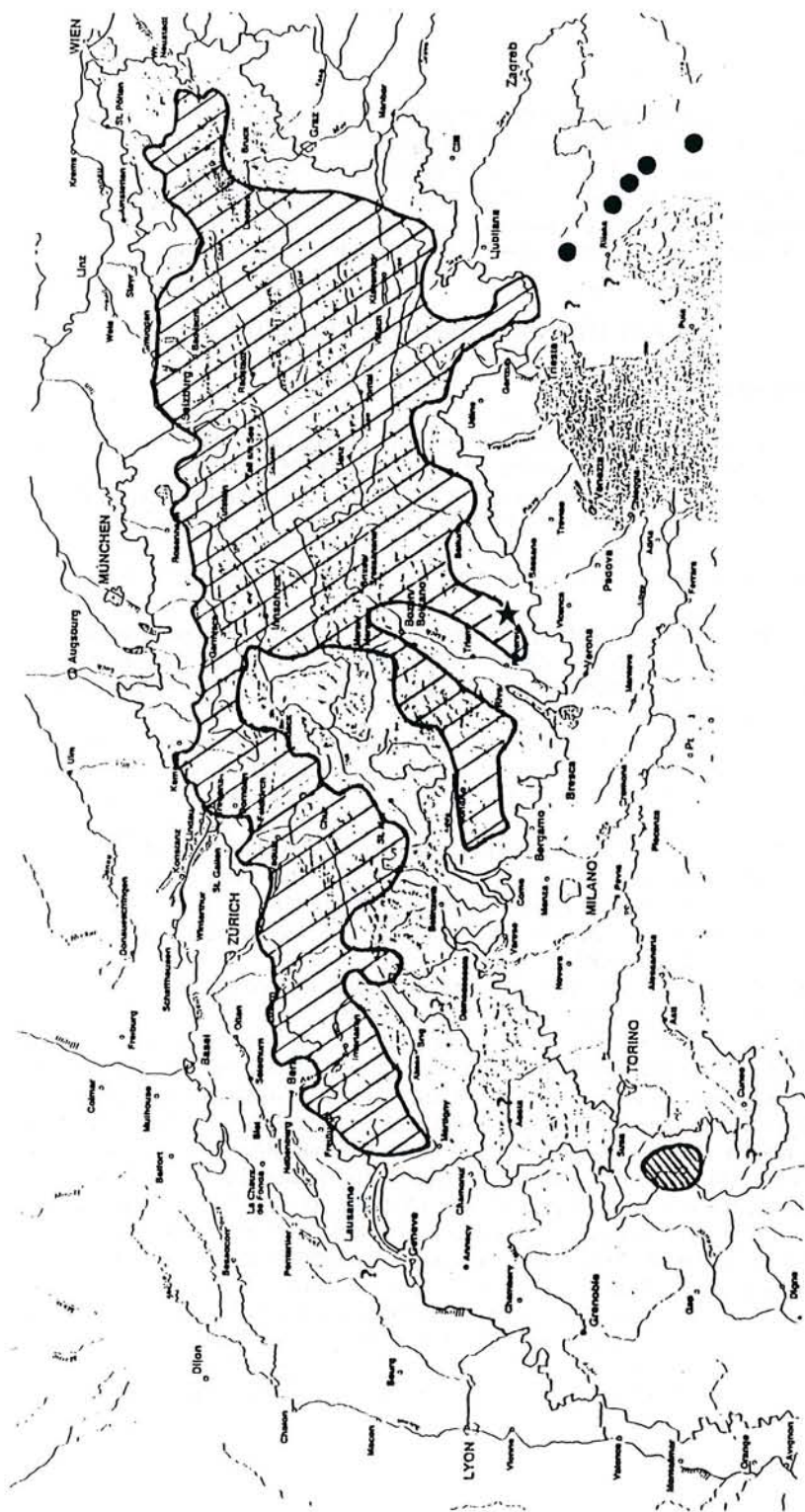


Figure 2 : carte de répartition des Salamandres noires (sans la région dinarique)

- ▨ Aire de répartition continue de *Salamandrina atra atra*
- Aire de répartition partielle et isolée de *Salamandrina atra atra*
- ★ Aire de répartition de *Salamandrina atra auroae*
- ▩ Aire de répartition de *Salamandrina lanzai*

Frioul. La limite sud, en Italie, va du Col de Spluga à la frontière slovène, en passant par les Alpes Orobles, le Massif d'Adamello, le Monte Pasubio au sud de Trento, les Dolomites, le Bosco del Cansiglio à l'est de Belluno, le Monte Musi et le Monte Canin.

Des montagnes Dinariques de l'ex-Yougoslavie à l'Albanie, la Salamandre noire semble abondante au nord de la Slovénie, bien que les données soient peu abondantes: Triglav, Krn près de Tolmin, la forêt de Tarnova au nord-est de Nova Goriza. Au sud de Goriza, l'espèce n'est que localement présente au sommet des montagnes, généralement à des altitudes supérieures à 1000 mètres, dans des forêts de hêtres. Il est probable que l'espèce soit présente à Sneznik (Monte Nevoso) (Dolce, 1977), à Velika et à Mala Kapela. Les trois données de Bruno (1973) pour l'Istrie (Slavnik/M. Taiano, Rasusika et Ucka/M. Maggiore) restent à confirmer. Au Sud, il y a une grande lacune, peut-être due à un manque de prospection. Au sud de Sarajevo, du Monténégro au nord de l'Albanie, une série d'observations a été faite sur des massifs isolés: Cvrstica, Prenj, Treskavica, Maglic, Durmitor, Prokletije et Dragobyja en Albanie (ces points ne figurent pas sur notre carte). Tous ces animaux devraient appartenir à la sous-espèce *S. atra prenzensis*.

B. *Salamandra atra aurorae*

Basée sur les publications existantes, l'aire de répartition de cette sous-espèce comprend une surface d'environ 2 km² au Bosco del Dosso et au Val Rensola, à 2 km de la Terra typica. Il s'agit d'une partie de l'Altopiano di Asiago, entre Trento et Vicenza. Les animaux ont été trouvés en forêt, à une altitude comprise entre 1300 et 1550 mètres. Il est difficile à dire s'il y a une zone de contact entre la forme nominale, *S. a. atra*, et cette sous-espèce. Trevisan et Klewen disent avoir trouvé ou entendu parlé de *S. a. atra* en haut du Val Rensola, données non confirmées jusqu'ici. S'agissait-il d'une confusion avec la forme noire de *S. a. aurorae*? Une salamandre noire trouvée en 1964 au Monte Pasubio, à 1800 m d'altitude, est conservée au Musée d'histoire naturelle de Verona. Nous ne savons pas de quelle forme il s'agit, *S. a. atra* étant très rare dans cette région située au sud de l'aire connue de *S. a. aurorae*. Ces dernières années, nous avons constaté à Bosco del Dosso que beaucoup de personnes, probablement des terrariophiles, avaient recherché activement cette sous-espèce en retournant toutes les pierres qui n'étaient pas trop lourdes. Cependant, je ne pense pas que de tels prélèvements puissent mettre en péril ce taxon: il y a un grand nombre de pierres qu'il est impossible de soulever et il est difficile de trouver ces animaux. Cinq visites du site et 30 heures de recherche active ne m'ont permis de trouver que 2 animaux, ce qui semble être normal si l'on considère les observations d'autres collègues. La grande difficulté à trouver ces animaux est peut-être liée à ses mœurs beaucoup plus cavernicoles que l'on pourrait le croire. Nous nous trouvons dans une région karstique avec de nombreuses possibilités pour *S. a. aurorae* de mener une vie cachée en fréquentant les nombreuses fissures profondes et inaccessibles, et en évitant les pierres de surface. Le déclin de la population de ces salamandres semble plutôt être imputable aux très nombreuses prises d'eau qui alimentent les réservoirs d'eau potable de la région, ce qui a pour conséquence un assèchement progressif et très important du sol dans toutes les vallées proches de Bosco del Dosso. Il est ainsi très rare de trouver un ruisseau coulant en surface. L'aire de répartition de *S. a. aurorae* est probablement plus étendue que celle connue jusqu'ici. Nous disposons notamment de 2 observations sûres, une réalisée à 1800 m d'altitude, à l'est de cette zone, ainsi qu'une indication pour une des vallées suivantes.

En tenant compte de ces nouvelles données, la distance séparant les points extrêmes de l'aire de distribution de cette sous-espèce est de l'ordre de 9-12 km. De nouvelles recherches, plus intensives, sur la distribution, sur l'abondance, sur la biologie etc. de *S.a.aurorae* nous paraissent indispensables pour mieux cerner les causes réelles de la raréfaction de ce taxon.

C - *Salamandra lanzai*

Le 24 septembre 1877, Lessona collecta des salamandres noires dans la localité de Monviso, dans les Alpes Cottiques. Ces animaux sont conservés au Musée de Verona. En fait, il y a des exemplaires dans plusieurs collections et toutes ces salamandres étaient considérées comme étant *S. atra. atra*. Actuellement, on connaît trois vallées au nord du Monviso et quelques stations sur son versant français qui sont habitées par *S. lanzai*. Toutes les observations ont été faites au-dessus de la limite supérieure des forêts, entre 1500 et 2200 m d'altitude. C'est un animal relativement facile à trouver et qui est particulièrement abondant le long des ruisseaux.

Une donnée publiée en 1971 reste à confirmer: il s'agit d'une observation à Villanova, dans le Val Pellice, à 1200 m d'altitude, donc vraisemblablement en zone forestière. L'aire de répartition de la salamandre de Lanza est relativement petite, mais cependant bien plus grande que celle de la sous-espèce *aurorae*. *S. lanzai* semble plus abondante et moins menacée que *S.a.aurorae*.

IV. DISCUSSION

Si l'on analyse en détail la répartition de la salamandre noire «typique», on constate que cet animal n'est pas présent dans les Alpes occidentales et dans les grandes vallées des Alpes centrales: Valais, Val d'Aoste, Engadine, Valtelline, Vinschgau/Val Venosta, Vallée d'Etsch. Le climat dans ces régions est probablement trop sec. La notion de «Massif de refuge», introduite par les deux botanistes suisses Chodat et Pampanini en 1902, donne une explication à la répartition des deux taxons *lanzai* et *aurorae*. En 1906, Karl Holdhaus a eu recours à cette notion en étudiant les coléoptères. «Massif de refuge» signifie que beaucoup d'espèces montagnardes ont pu se maintenir dans les Alpes pendant les périodes glaciaires, dans des zones non recouvertes par les glaciers, en bordure sud de l'Arc alpin. La plupart de ces espèces semblent avoir perdu leur potentiel de propagation et sont cantonnés encore aujourd'hui à des régions peu étendues, des «îlots montagnards». Si les herpétologues ne peuvent étayer la théorie de «Massif de refuge» que par deux espèces, le Massif de Monviso (*lanzai*) et les Alpes lessiniennes (*aurorae*) abritent un grand nombre de coléoptères endémiques. On sait d'autre part que des vallées étroites et peu élevées comme le Valais, qui étaient comblées par d'énormes masses de glace, représentaient des barrières infranchissables pour beaucoup d'espèces, ce qui a appauvri ces régions en espèces typiquement alpines. Il est bien clair cependant que le climat chaud et sec qui y règne aujourd'hui est en grande partie responsable de la situation actuelle.

Les analyses biochimiques de Joger (1986) et Nascetti *et al.* (1988) montrent que la différence est minime entre les taxons *prenjensis* et *atra*, qu'elle est un peu plus importante entre *aurorae* et *atra*, et qu'elle est très grande entre *lanzai* et *atra*, proba-

blement d'ordre spécifique. Ces auteurs pensent que ces deux espèces se sont séparées il y a plus de 3 millions d'années.

Voici comment l'on peut s'imaginer la colonisation des Alpes par les salamandres noires : très tôt, avant les périodes glaciaires qui ont débuté il y a 2,3 millions d'années, la salamandre noire «originale» se serait séparée en une forme de l'est, représentée par *S.atra*, et une forme de l'Ouest, représentée par *S.lanzai*. Cette dernière se serait retirée, tout au moins durant les périodes de glaciation récentes, sur un seul petit massif de refuge, et aurait perdu son potentiel de propagation. Au contraire, *S.atra* aurait gardé un grand potentiel de propagation et se serait retirée à plusieurs reprises vers les Balkans. Suite à la dernière glaciation, *S.atra* se serait arrêtée au nord et à l'est des grandes vallées alpines centrales, ne passant par exemple plus la vallée du Rhône. Au cours d'un interglaciaire moyen (150.000-600.000 ans), la forme *aurorae* se serait séparée et aurait été repoussée dans un petit massif de refuge dans les Alpes lessiniennes, où elle serait restée cantonnée. Ce ne serait qu'au cours des 10'000 dernières années, durant le réchauffement postglaciaire, que l'aire de distribution de *S.atra* dans les Alpes dinariques se serait séparée en plusieurs zones correspondant à des sommets de montagnes isolés. Le taxon *prenjensis* serait un premier indice d'une différenciation tardive à partir de la forme nominale. Il ne s'agit là, bien entendu, que d'une série d'hypothèses difficiles à prouver.

Bien des questions restent encore ouvertes concernant les salamandres noires. Cette espèce existe-t-elle réellement dans le Jura? Si oui, comment expliquer l'histoire de sa colonisation? D'autre part, la répartition et la position systématique du taxon *aurorae* devront faire l'objet d'investigations plus détaillées.

J'en profite pour rappeler à tous les herpétologues que les observations de salamandres noires provenant des Alpes du Sud et des Alpes dinariques sont très précieuses et que je leur serais très reconnaissant s'ils pouvaient me les communiquer, si possible avec une photographie de l'animal.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDREONE, F. et SINDACO R. (1989) - Materiali per un'erpetologia del Piemonte e della Valle d'Aosta (Amphibia, Reptilia). *Riv. Piem. St. nat.* **10** : 205-225

BENNATI, R. (1972) - Gli Anfibi dell'altipiano di Ciriadeghe (Serle). *Natura Bresciana* **9** : 143-150

BETTA, E.N. de (1852) - Catalogo dei Rettili della Valle di Non (nel Tirolo italiano). *Verh. zool.-bot. Ver. Wien* **2** : 153-160

BRUNO, S. (1973) - Anfibi d'Italia : Caudata (Studi sulla fauna erpetologica italiana XVIII). *Natura*, Milano **64** : 209-450

CABELA, A. et TIEDEMANN F. (1985) - Atlas der Amphibien und Reptilien Österreichs (Stand 1984). Neue Denkschriften des Naturhistorischen Museums in Wien **4**: 80 p.

CHODAT, R. et PAMPANINI R. (1902) - Sur la distribution des plantes des Alpes austro-orientales et plus particulièrement d'un choix de plantes des Alpes cadoriques et vénitiennes. *Le Globe*, Genève, **41**: 63-132

DOLCE, S. (1977) - L'herpetofauna del Friuli, della Venezia Giulia, dell'Istria e della Dalmazia nella collezione del Museo civico di Storia naturale di Trieste. Catalogo ragionato. Parte I: Amphibia. *Atti Mus. civ. Stor. Nat. Trieste* **30**(2) : 209-240

GROSSENBACHER, K. (1988) - Atlas de distribution des amphibiens de Suisse. *Doc. faun. helv.* **7** : 208 p.

GROSSENBACHER K. (1994) - Zur Systematik und Verbreitung der Alpensalamander (*Salamandra atra atra*, *Salamandra atra aurorae*, *Salamandra lanzai*). *Abh. Ber. Naturkde. Magdeburg*, **17** : 75-81.

HOLDHAUS, K. (1906) - Die Verbreitung der Coleopteren in den mitteleuropäischen Hochgebirgen. *Verh. zool. bot. Ges. Wien* **56** : 629-639

JÖGER, U. (1986) - Serumproteinelektrophoretische Daten zur Frage der Validität der Unterarten des Alpensalamanders *Salamandra atra* Laurenti, 1768. *Salamandra*, **22** : 218-220.

KLEWEN, R. (1986) - Untersuchungen zur Verbreitung, Öko-Ethologie und innerartlichen Gliederung von *Salamandra atra* Laurenti 1768. Diss. Mathemat.-Naturwissensch. Fakultät Univ. Köln, 185 p.

MAUCCI, W. (1971) - Catalogo della Collezione erpetologica del Museo civico di Storia Naturale di Verona. *Mem. Mus. civ. stor. nat. Verona* **19** : 303-353

MIKSIC, S. (1969) - A new subspecies of the alpine salamander (*Salamandra atra prenzensis* nov.). *Glasnik ze. Muz. Bosn.*, **8** : 93-96.

NASCETTI, G., ANDREONE F., CAPULA M., BULLINI L. (1988) - A new *Salamandra* species from southwestern Alps. *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*, **6**(2) : 617-638.

OGÉRIEN, le Frère (1863) - Histoire naturelle du Jura et des départements voisins: T.III: Zoologie vivante. Paris

PERLINI, R. (1923) - Fauna alpina. Arti Grafiche, Bergamo

TREVISAN, P. (1982) - A new subspecies of alpine salamander. *Boll. Zool.*, **49** : 235-239.

TREVISAN, P., PEDERZOLI TREVISAN A. et CALLEGARINI C. (1981) - A new form of alpine salamander. *Boll. Zool.*, **48** : 77-82.

Avis aux lecteurs : cet article est déjà paru en langue allemande dans la revue «Abhandlungen und Berichte für Naturkunde» du «Museum für Naturkunde Magdeburg» Vol.17(1994) p. 75-81. Afin de le diffuser à un public plus large, sa traduction en français est présentée ici.

Dr. K. GROSSENBACHER
Abt. Wirbeltiere
Naturhistorisches Museum
Bernastrasse 15
CH-3005 Bern

CARACTÉRISTIQUES DE LA REPRODUCTION CHEZ LA GRENOUILLE ROUSSE *Rana temporaria* L. (AMPHIBIA, ANURA) EN ALTITUDE (MASSIF DE LA VANOISE, ALPES DU NORD, FRANCE)

par

Robert GUYÉTANT, Claude MIAUD, Yvan BATTESTI et Alain NELVA

Résumé - Ce travail présente les premiers résultats sur les caractéristiques des milieux de reproduction de la Grenouille rousse (*Rana temporaria* L.) dans un vallon alpin (Massif de la Vanoise) dont l'altitude varie de 1200 à 2600 m. Les milieux de ponte sont très variés, allant de petits lacs profonds sans végétation à des flaques en zone tourbeuse riches en macrophytes. Le pH de l'eau s'échelonne de 5,6 à 8,5 et la minéralisation (exprimée par la conductivité) varie de 0 μ S à 1420 μ S. La ponte se déroule du début du mois d'avril à la fin du mois de juin, corrélativement avec l'altitude des sites de ponte. L'étalement de la ponte dans chaque site, très variable (de 7 jours à 1 mois), et le nombre moyen d'oeufs par ponte (1327 ± 212), ne sont pas corrélés significativement avec l'altitude du site de ponte. Le volume de la ponte, qui varie de 427 ml à 3542 ml est par contre significativement corrélé avec le degré de minéralisation de l'eau du milieu de reproduction. Ces différentes caractéristiques sont comparées avec celles de populations de plaine.

Mots-clés : Reproduction. Ponte. Amphibiens. *Rana temporaria* L. Montagne.

Summary - Reproductive site characteristics of alpine grass frogs (*Rana temporaria* L.) at altitudes of 1200 to 2600 m (Vanoise Massif) are provisionally described. Spawn sites vary from small deep lakes without vegetation to small peaty pools rich in macrophytes. The pH ranges from 5.6 to 8.5 and mineralization (expressed by conductivity) from 0 to 1420 μ S. Taking place from the beginning of April to the end of June, spawning lateness is significantly correlated with altitude. Spawning duration in each site (7 days to 1 month) and number of eggs per laying (1327 ± 212) are not correlated with altitude. Spawn volume, varying from 427 to 3542 ml, is significantly, positively correlated with mineralization. Comparisons are made with lowland populations.

Key-words : Reproduction. Egg-laying. Amphibians. *Rana temporaria* L. Mountain.

I. INTRODUCTION

La Grenouille rousse est une espèce très répandue en Europe à l'exception du Sud (Péninsule Ibérique, Italie) et son aire de distribution atteint le Cap Nord en Scandinavie. Des études réalisées en plaine ou en moyenne altitude (Savage, 1961, Guyétant, 1975, Joly, 1991, Augert, 1992) dénotent une nette tendance à coloniser les étangs forestiers, les mares plus ou moins étendues, voire les flaques d'eau et fossés situés en forêts. Les zones calmes en bordure de ruisseaux, ou encore les bords de fleuves ou de rivières constituent aussi des lieux de ponte recherchés. Tous ces milieux s'avèrent difficiles à étudier, (grande labilité d'une année sur l'autre, forte prédation humaine, altérations plus ou moins importantes de l'écosystème par traitements phytosanitaires, etc.).

Les milieux d'altitude en revanche constituent un terrain de choix pour étudier cette espèce : c'est en effet le seul Anoure d'Europe capable de s'adapter aux conditions extrêmes de haute altitude (2300 à 2600 m), les populations peuvent y être plus réduites (en effectif) et pour certains sites l'influence humaine directe peut être considérée comme négligeable.

Nous avons initié en 1993 une étude de la biologie des populations des Amphibiens d'un vallon alpin (vallée du Doron de Pralognan, massif de la Vanoise) dont l'altitude varie de 1200 à 2600 m. Les deux seules espèces d'Amphibiens qui s'y reproduisent sont le Triton alpestre (*Triturus alpestris*) et la Grenouille rousse (*Rana temporaria*).

Le but de ce travail est de présenter les premiers résultats sur les caractéristiques des sites de reproduction et des paramètres démographiques tels que le nombre et la taille des pontes en relation avec l'altitude chez la Grenouille rousse.

II. MATÉRIELS ET MÉTHODES

Caractéristiques des sites de ponte : une prospection systématique des milieux aquatiques du vallon du Doron de Pralognan (fig. 1) a été réalisée d'avril à septembre 1993. Les milieux aquatiques (zones humides, tourbières, mares, petits lacs) ont été mesurés (surface et profondeur moyenne). Des mesures de température, pH et conductivité ont été réalisées *in situ* grâce à des appareils portables.

Caractéristiques des pontes : la visite régulière, dès la fonte de la neige (début avril), des sites aquatiques, nous a permis un comptage précis des pontes qui étaient recensées au fur et à mesure de leur dépôt. Afin de mieux les repérer à chaque sortie, nous avons placé au milieu de chacune d'elle une fine brindille ou une tige de graminée. Ce dispositif permet de visualiser les pontes écloses et évite les doubles comptages en cas de dépôt de nouvelles pontes.

Le volume total des pontes a été mesuré soit à l'aide d'une éprouvette graduée de 1 litre, soit grâce à un récipient de 3 litres gradué par 100 ml. Pour éliminer l'eau en excédent et afin de garder la totalité de la ponte en l'état, on a récupéré la masse gélatineuse dans une cuve grillagée (mailles de 1 mm). Une deuxième mesure d'un fragment de ponte de 10 à 50 ml avec comptage des oeufs permettait de déterminer le volume moyen total (oeuf et gangue) de chacun d'entre eux et par déduction le nombre d'oeufs par ponte.

Traitements statistiques : les valeurs moyennes sont exprimées avec les déviations standards. Les relations entre les variables sont exprimées par des régressions simples ou par le coefficient de corrélation de Spearman, en fonction du type de distribution des données.

III. RÉSULTATS

A - Milieux de reproduction

La description des milieux aquatiques du vallon du Doron de Pralognan rapportée ici ne concerne que les sites dans lesquels des œufs ont été pondus (fig. 1 et tableau I.). Les Grenouilles rousses se reproduisent dans des milieux aquatiques très différents en terme de morphologie, d'exposition et d'altitude. On peut définir globalement deux grands types de milieux de ponte :

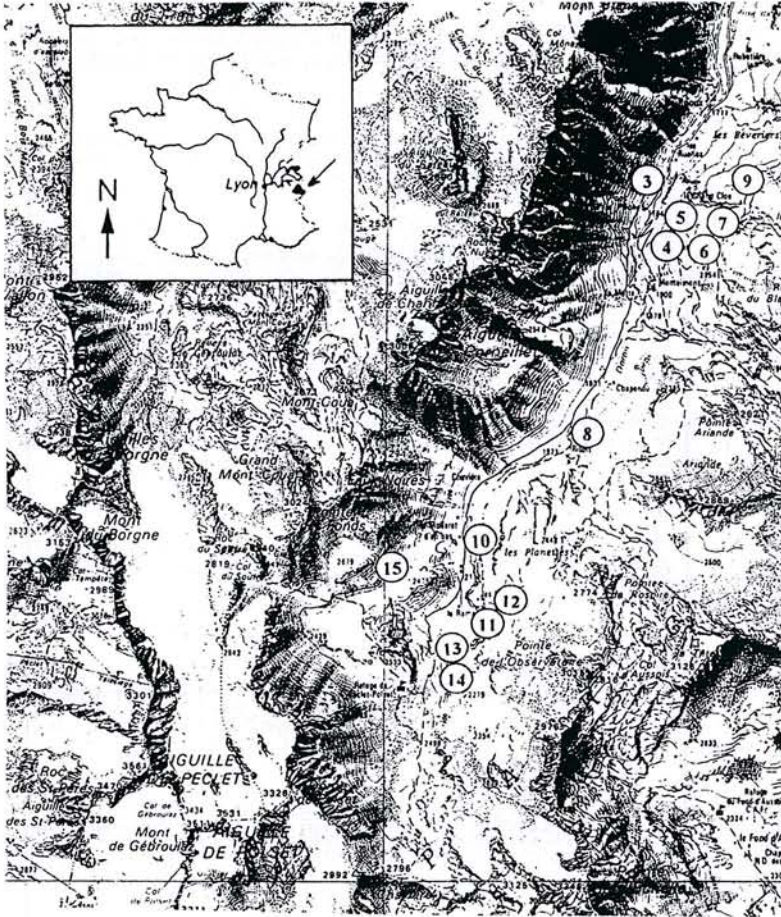


Figure 1 : site d'étude. 3 à 15 : sites de reproduction de la Grenouille rousse *Rana temporaria* L. dans un vallon alpin (massif de la Vanoise, France) d'altitude 1200 à 2600 m. Les sites 1 et 2 sont situés dans la même vallée plus en aval (extrait de la carte IGN 3534 1: 50 000).

Tableau I : caractéristiques des sites de reproduction et des pontes de la Grenouille rousse dans un vallon alpin (Massif de la Vanoise, France) le long d'un gradient d'altitude.

N°	ALTITUDE (m)	EXPOSITION	SURFACE (m ²)	PROFONDEUR (m)	CONDUCTIVITÉ (µS)	pH	DÉBUT	PONTE DURÉE (j)	NOMBRE
1	1200	O/E	10	0,30	360	8,0	19/04	21	22
2.1	1350	O/E	30	0,30	1420	8,5	05/04	30	95
2.2	1700	N/S	10	0,05	-	-	19/04	14	220
3	1750	N/S	2	0,10	20	8,4	19/04	21	25
8	1950	N/S	260	1,20	460	8,1	26/04	30	450
4.1	2030	O	1	0,15	10	6,4	3/05	7	1
4.2	2030	O	12	0,15	10	5,7	3/05	14	32
4.3	2030	O	2	20	17	6,5	3/05	7	3
4.4	2030	O	6	15	20	6,7	3/05	14	21
5.1	2030	O	12	8	220	7,6	3/05	30	88
5.2	2030	O	1	7	40	6,8	3/05	14	7
5.3	2030	O	3	12	35	6,3	3/05	14	23
5.4	2030	O	5	8	160	6,8	3/05	14	34
5.5	2030	O	2	5	160	6,8	3/05	7	1
5.6	2030	O	6	10	160	6,8	3/05	14	9
6	2060	O	1,5	0,10	10	5,6	10/05	7	7
7	2080	O	22	0,40	45	7,4	10/05	14	9
9	2080	O	800	1,30	0	8,1	18/05	14	140
10	2100	N/O	0,2	0,05	200	7,5	17/05	7	5
11	2210	O	40	0,60	10	7,6	31/05	14	15
12	2230	O	125	0,30	40	7,8	31/05	14	120
13	2350	N/E	120	0,02	0	7,9	28/06	14	5
14	2400	N/E	8	0,10	0	6,7	28/06	7	5
15	2520	S	250	1,00	0	8,1	15/06	14	30

Le type A : les lieux de ponte sont situés au milieu des prairies (fig. 1, sites n°1, 2, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 14, 15). Le fond des pièces d'eau est de nature variée, recouvert de limon ou laissant apparaître les graviers ou la roche mère. La végétation aquatique et palustre est inexistante. L'eau est claire, plutôt basique. La superficie varie de quelques m² pour les sites les plus petits à plusieurs centaines de m² pour les plus grands. La profondeur varie de quelques décimètres à plusieurs mètres. Pour les milieux les plus profonds, l'amplitude thermique entre les bords et le fond peut atteindre plus de 10°C au cours de l'été.

Le type B : les lieux de ponte sont situés sur des zones tourbeuses, gorgées d'eau à la périphérie des mares (sol recouvert de sphagnes) (fig. 1, sites n°3, 4, 5, 10). On trouve souvent ces tourbières morcelées en plusieurs unités aquatiques de quelques m². Le fond des pièces d'eau est formé de dépôts organiques de couleur foncée. L'eau est caractérisée par sa coloration rousse/brune et son acidité marquée (pH 5,4). La végétation comporte des plantes palustres (*Scirpus coespitosus*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex stricta* et *Carex panicea*). La très faible profondeur (quelques cm) de ces milieux et leur coloration foncée permet un réchauffement très rapide de l'eau. Ce sont des pièces d'eau originales pour le développement des têtards. On peut y suivre visuellement les diverses phases de la croissance larvaire. Pour les sites les moins profonds, le risque de mortalité des têtards par assèchement de la surface en eau est important (la croissance, la production et la survie des têtards dans ces milieux feront l'objet d'une publication ultérieure).

Les sites les plus classiques sont ceux dans lesquels un secteur au moins est peu profond et accueille les reproducteurs (fig. 2) dès la fonte de la neige.

D'un point de vue physico-chimique, les sites de ponte présentent des valeurs de pH qui varient de 5,6 à 8,5 (moyenne = $7,2 \pm 0,8$) et une conductivité extrêmement variable allant d'une déminéralisation complète à une forte charge (moyenne = $147 \mu S \pm 303$, min. = $0 \mu S$ et max. = $1420 \mu S$).

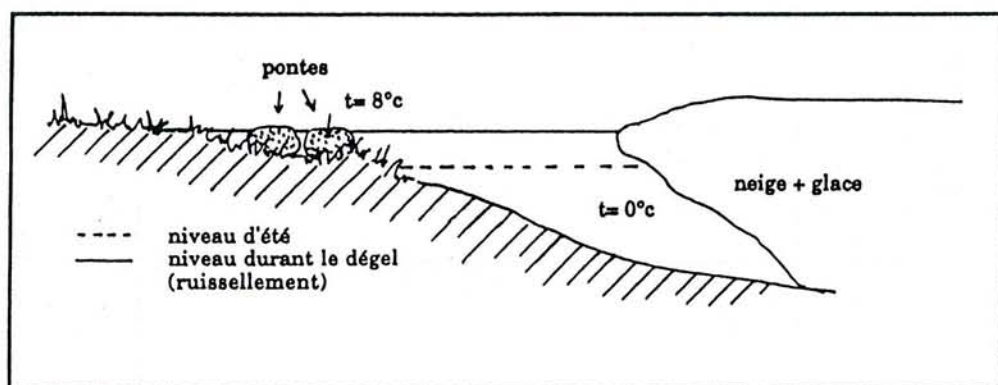


Figure 2 : schéma des emplacements des pontes les plus précoces, typique des sites 4 et 5.

B - Phénologie de la reproduction

Déclenchement de la ponte : la ponte des Grenouilles rousses s'échelonne du début du mois d'avril à la fin du mois de juin dans le vallon du Doron de Pralognan (fig. 3). Les pontes sont déposées dans les sites aquatiques au fur et à mesure de la fonte des neiges qui les recouvrent. La température moyenne de l'eau atteint 5°C durant la journée (à 13h le plus souvent). Dans ce vallon alpin, la date de dépôt des oeufs (exprimée en jours à partir du 1^{er} janvier) est significativement corrélée avec l'altitude (date de ponte (en jours) = $0.0608 \times \text{altitude (en mètre)} + 7,903$, $r = 0,826$, $F = 47,2$, $p < 0,0001$). Les milieux tourbeux, qui se libèrent rapidement de l'emprise de la neige, constituent un terrain particulièrement favorable pour la ponte et le développement rapide des têtards.

Étalement de la ponte : alors qu'en plaine et en moyenne montagne la fraye des Grenouilles rousses ne dure que quelques jours, la ponte peut s'étaler sur plusieurs semaines dans cette vallée alpine. Si on observe une tendance à un étalement temporel plus fort dans les sites les moins élevés (de 1200 à 2000 m) par rapport aux sites les plus en altitude (± 2400 m), il n'y a cependant pas de corrélation significative entre étalement des pontes dans le temps et altitude ($r = -0,499$, $F = 7,29$, $P = 0,013$).

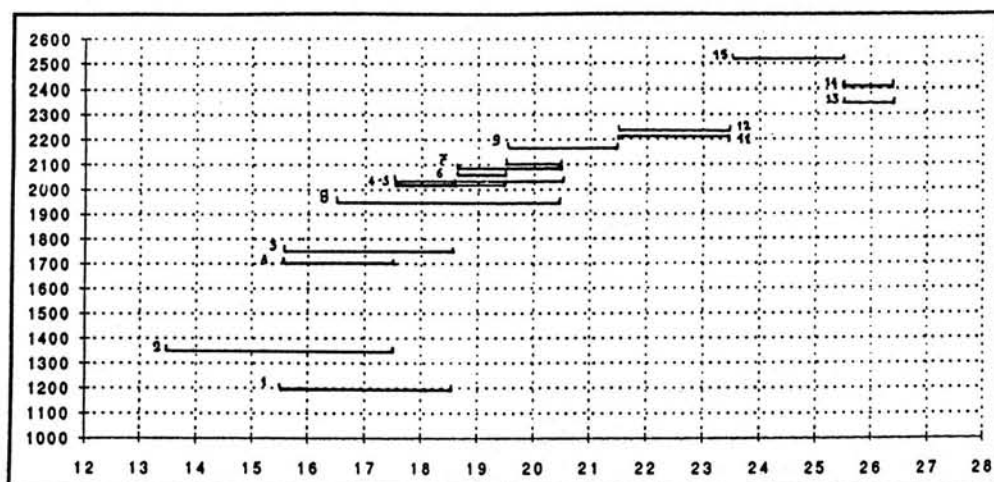


Figure 3 : étalement temporel de la ponte des Grenouilles rousses dans les différents sites de reproduction. 1 à 15 : sites de ponte. En abscisse : nombre de semaines entre première et dernière ponte dans un site. En ordonnée : altitude en mètres.

C - Étude des pontes

Nombre de pontes : le nombre de pontes par site de reproduction varie de 1 (sites 4.1 et 5.5) à 450 (site 8) avec une moyenne de $57 \pm 99.74,9\%$ ($N = 18$) des sites comportent moins de 50 pontes (dont 10 sites moins de 10 pontes), deux sites de 50 à 100 pontes et 4 sites plus de 100 pontes. Il n'apparaît pas de corrélation significative entre la surface (ou le volume) du site de reproduction et le nombre de pontes déposées ($r = 0,409$, $F = 4,431$, $p = 0,047$).

Nombre d'oeufs par ponte : le nombre moyen d'oeufs estimé par ponte est de 1327 ± 212 (min. = 790 et max. = 1723). Le nombre moyen d'oeufs par ponte n'est pas significativement corrélé avec l'altitude du site de ponte ($r = -0,316$, $F = 2,43$, $p = 0,133$).

Volume des pontes : les oeufs fraîchement pondus possèdent trois gangues gélatineuses qui protègent l'embryon (Lee, 1967). La composition chimique de ces gangues comporte principalement des glucides, des protéines et des ions sulfates (Jego, 1976). Ces gangues gonflent dans les heures qui suivent la fécondation et cette augmentation de volume peut atteindre plusieurs litres. Dans le cas des pontes de grenouilles rousses du vallon du Doron de Pralognan, le volume des pontes (oeufs et gangues) varie de 427 ml à 3542 ml (moyenne = 1270 ± 728). Des expériences antérieures réalisées au laboratoire nous ont montré que le gonflement de la gangue peut être accentué artificiellement en plaçant les oeufs fraîchement pondus dans de l'eau déminéralisée. Le volume des pontes des Grenouilles rousses est significativement corrélé avec la minéralisation des milieux aquatiques du vallon du Doron de Pralognan (Coefficient de corrélation de Spearman $Rho = -0,744$, $t = -5,11$, $p < 0,0001$). Il apparaît que l'équilibre ionique entre les différentes couches protectrices et le milieu extérieur s'accompagne d'une pénétration plus ou moins forte de l'eau selon son degré de minéralisation.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

A l'échelle du vallon alpin étudié, les sites de reproduction de la Grenouille rousse sont très variés tant du point de vue morphologique que des paramètres physico-chimiques des eaux. Comme décrit précédemment chez des populations de plaine (Mann *et al.*, 1991, Augert, 1992), les qualités physiques et écologiques des plans d'eau (du moins pour les paramètres étudiés jusqu'à présent tels que superficie, altitude, recouvrement par la végétation) n'apparaissent pas comme de bons indicateurs de la présence de la Grenouille rousse. En plaine, la forêt est le plus souvent considérée comme l'habitat le plus favorable en été et en hiver pour cette espèce (Loman, 1978 ; Arrayago et Bea, 1985 ; Laan et Verboom, 1990). Dans le vallon du Doron de Pralognan, de nombreux sites de reproduction sont situés au delà de la limite altitudinale supérieure de la forêt, ce qui implique soit de grandes distances de migration soit l'occupation des milieux de prairies et landes alpines (et/ou le milieu aquatique pour l'hibernation).

La particularité de la reproduction des Grenouilles rousses en altitude se situe surtout sur les dates de ponte, qui sont d'autant plus tardives que les sites de reproduction sont situés en altitude (ce qui argumente pour l'existence de sous-populations locales se reproduisant dans chacun des milieux aquatiques) et sur l'étalement beaucoup plus important qu'en plaine du dépôt des oeufs dans chaque site. Ce phénomène pourrait s'expliquer, dans les sous-populations où les reproducteurs hivernent à terre, par l'arrivée dans le site de reproduction des individus au fur et à mesure du déneigement de leur milieu de vie hivernal (les animaux hivernant «au plus près» arrivant les premiers).

Une autre caractéristique de la reproduction des Grenouilles rousses dans ce vallon alpin est la petite taille des frayères. S'il a été montré que la taille du plan d'eau peut jouer un rôle dans sa sélection pour la reproduction (Lorman, 1988), les données disponibles actuellement ne permettent pas de mettre en évidence cette relation dans le vallon du Doron de Pralognan (l'observation de plusieurs saisons de reproduction successives est en cours).

La fécondité, exprimée par le nombre d'oeufs par ponte, très variable d'un site à un autre sans relation avec l'altitude, présente une valeur moyenne (1327 ± 212) par rapport aux données de la littérature (de 732 ± 420 à 1211 ± 462 pour deux proches populations de plaine de l'Est de la France (Augert, 1992), 1307 ± 46 en Finlande (Koskela et Pasanen, 1975), 1008 ± 20 en Irlande (Gibbons et McCarthy, 1986), 2522 ± 164 à 200 m d'altitude en Pologne (Kozłowska, 1971), et 1782 en plaine, 1876 à 400 m et 1589 à 800 m en Suède (Elmberg, 1991). Sur ces données, il n'apparaît pas de corrélation significative entre la fécondité et l'altitude des sites de ponte ($r = -0,11$, $F = 0,071$, $p = 0,79$).

Ces premiers éléments descriptifs sur la biologie de la Grenouille rousse à la limite de sa répartition altitudinale s'inscrivent dans le cadre plus vaste d'une étude de biologie évolutive des amphibiens de montagne.

Remerciements : cette étude sur les Amphibiens du vallon du Doron de Pralognan a été permise grâce à l'autorisation ministérielle relative à des espèces soumises au titre Ier du Livre II du code rural relatif à la protection de la nature n°94/123 et au Parc National de la Vanoise (Savoie).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARRAYAGO M. J. et BEA, A. (1985) - Caractérisation du biotope des Grenouilles rousses dans le pays basque. *Bull. Soc. Herp. Fr.* **33** : 33-36
- AUGERT, D. (1992) - Variations de la structure démographique de populations voisines de Grenouilles rousses - Diplôme de Doctorat, Univ. Cl. Bernard, Lyon I. 142 p.
- ELMBERG J. (1991) - Ovarian cyclicity and fecundity in boreal common frogs *Rana temporaria* L., along a climatic gradient. *Funct. Ecology* **5** : 340-350
- GIBBONS M.M. et MCCARTHY T.K. (1986) - The reproductive output of frogs *Rana temporaria* L. with particular references to body size and age. *J. Zool. (Lond.)* **209** : 579-593.

- GUYÉTANT, R. (1975) - Etude des Interactions intraspécifiques chez les têtards de quelques Amphibiens Anoures. Conséquences physiologiques. Thèse Doct. Sci. Nat., Besançon, 190p., 16 pl h.t.
- JEGO, P. (1976) - Analyse des protides des gangues ovulaires de *Pleurodeles waltlii* M. (Amphibien Urodèle) - *An. Biol.anim. et biochim. biophy.* 557-67.
- JOLY, P. (1991) - Variation in size and fecundity between neighbouring populations in the common frog, *Rana temporaria* L. *Alytes*, **9** : 61-68
- KOSKELA P. et PASANEN S. (1975) - The reproductive biology of the female common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland. *Aquilo Ser. Zool.* **16** : 1-12
- KOZŁOWSKA J. (1971) - Differences in the reproductive biology of mountain and lowland common frog, *Rana temporaria* L.. *Acta Biol. Cracov.* **14** : 17-32
- LAAN R. et VERBOOM B. (1990) - Effects of pool size and isolation on Amphibians communities. *Biol. Conserv.* **54** : 251-262
- LEE P, A. (1967) - Studies of frog oviductal Jelly secretion. Chemical analysis of secretory product. *J. Exp. Zool.* **166**, 99-106
- LOMAN J. (1978) - Macro and microhabitat distribution in *Rana arvalis* and *Rana temporaria* (Amphibia, Anura, Ranidae) during summer. *J. Herpetol.* **12** : 29-33
- LOMAN J. (1988) - Breeding by *Rana temporaria* : the importance of pond size and isolation. *Mem. Soc. Fauna Flora Fenn.* **64** : 113-115
- MANN W., DORN P. et BRANDL R. (1991) - Local distribution of Amphibians : the importance of habitat fragmentation. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* **1** : 36-41
- SAVAGE R.M. (1961) - The ecology and life history of the common frog *Rana temporaria*. Pitman & Sons Ltd - London. 221p.

R. GUYÉTANT, C. MIAUD, Y. BATTESTI et A. NELVA
 Université de Savoie
 Centre Interdisciplinaire Scientifique de la Montagne
 Laboratoire d' Ecologie des Vertébrés
 73 376 LE BOURGET DU LAC (France)

ANALYSE QUANTITATIVE DU COMPORTEMENT DE PONTE DU TRITON PALME (*Triturus helveticus*) ET DU TRITON ALPESTRE (*Triturus alpestris*) (Amphibia, Urodela)

par

Claude MIAUD

Résumé - Le dépôt des oeufs du Triton alpestre (*T. alpestris*) et palmé (*T. helveticus*) a été observée au laboratoire. Les durées des séquences comportementales telles que le contact avec le support, l'enveloppement du support autour du cloaque à l'aide des membres postérieurs, la phase d'immobilité, les durées entre première respiration et début de l'oviposition ou entre la fin de l'oviposition et la deuxième respiration ont été mesurées. Le déroulement de l'oviposition est globalement similaire chez les deux espèces, avec une phase caractéristique d'enveloppement du cloaque à l'aide du support, elle-même suivie d'une phase d'immobilité. La durée moyenne entre deux respirations séparées par la ponte d'un oeuf est significativement plus courte chez le Triton palmé ($215,5 \pm 98,8$) par rapport au Triton alpestre ($588,6 \pm 257,4$), tout comme l'ensemble des séquences comportementales décrites. La phase d'immobilité est la plus longue et représente environ 85 % de la durée totale du dépôt d'un oeuf. La durée de manipulation du support (pliage du support autour du cloaque) représente 11% et 13% de cette durée chez le Triton palmé et le Triton alpestre. Le comportement d'oviposition de ces deux espèces est très similaire à celui observées par Diaz-Paniagua (1989) chez le triton marbré (*T. marmoratus pygmaeus*). La durée des séquences s'avère par contre différente, avec un investissement temporel deux fois supérieur chez le T. marbré (soit 4,7 min) par rapport au le T. palmé (soit 2,3 min) pour déposer un oeuf.

A l'aide de résultats antérieurs sur les caractéristiques de la ponte, nous discutons du rôle du comportement d'oviposition sur la survie des oeufs en réponse à une mortalité embryonnaire obligatoire observée chez plusieurs espèces au sein de la lignée des *Triturus*.

Mots-clé : Oviposition, comportement, Amphibiens, Salamandridae, *Triturus alpestris*, *T. helveticus*

Summary - Oviposition in the alpine (*T. alpestris*) and palmate newt (*T. helveticus*) was observed in the laboratory. Duration of behavioural sequences such as snout contact, support wrapping around the cloaca, motionless phase, first breathing to start of egg deposition, and end of oviposition to second breathing was recorded. Overall unfolding of oviposition was similar in the two species, especially wrapping behaviour and motionless phase. Mean duration between the two breathing events separated by egg deposition was significantly shorter in the palmate ($215,5 \pm 98,8$) than alpine newt ($588,6 \pm 257,4$), as were all the behavioural sequences observed. The motionless phase was longest, and represented 85 % of the overall duration of oviposition. The wrapping sequence represented 11% and 13% in the palmate and alpine newt respectively. Oviposition behaviour in both species was very similar to that observed in the marbled newt (*T. marmoratus pygmaeus* : by Diaz-Paniagua, 1989). Durations of behavioural sequences were however different, with overall duration twice as high in the marbled (4.7 min) as in the palmate newt (2.3 min).

On the basis of previous results, we discuss the role that oviposition behaviour has on egg survival in response to obligatory embryonic mortality observed in several species of *Triturus*.

Key-words : Oviposition. Behaviour. Amphibians. Salamandridae. *Triturus alpestris*. *T. Helveticus*.

I. INTRODUCTION

Chez les Urodèles, la diversité des modes de reproduction est particulièrement importante (revues dans Salthe, 1969 ; Arnold, 1977 ; Delsol, 1986 ; Laurent, 1986 ; Raffaelli, 1988 ; Miaud, 1990). Parmi eux, les tritons du genre *Triturus* présentent, du point de vue de l'oviposition, des caractéristiques primitives (Salthe, 1969 ; Duellman et

Trueb, 1985) et en particulier seules les femelles sont impliquées lors de la ponte. Elles déposent les oeufs un à un, le plus souvent en les enveloppant dans un pli fait avec le support (une feuille de plante aquatique par exemple) grâce à des mouvements des membres postérieurs.

Le comportement sexuel des tritons (description des parades nuptiales, choix des partenaires, compétition mâles-mâles et femelles-femelles) a fait l'objet de très nombreux travaux. En revanche, malgré plusieurs descriptions (Thorn, 1968 ; revue dans Duellman et Trueb, 1985), le comportement de ponte n'a été, à notre connaissance, étudié quantitativement que chez une espèce, *Triturus marmoratus pygmaeus* (Diaz-Paniagua, 1989).

Le but de ce travail est de présenter les premières observations quantitatives au laboratoire sur le comportement d'oviposition de deux espèces, le triton palmé (*Triturus helveticus*) et le triton alpestre (*T. alpestris*).

II. MATÉRIELS ET MÉTHODES

A - Capture et maintien en captivité des animaux

En mars 1994, 15 femelles et 5 mâles des deux espèces (*T. helveticus* et *T. alpestris*) ont été capturés dans une mare proche de Marboz (Département de l'Ain, Sud-Est de la France), rapportés au laboratoire et maintenus dans des bacs remplis d'eau à une température variant de 9 à 12°C (chambre froide). Deux jours avant le début des observations, cinq femelles et un mâle de la même espèce étaient maintenus dans un aquarium dans la salle d'observation (température variant de 15 à 22°C). Les tritons étaient nourris tous les 2-3 jours de vers de terre et de larves de chironomes.

B - Enregistrement des séquences de ponte

Un aquarium de 40 x 15 x 30 cm était utilisé pour les prises de vue. La lumière était fournie par un tube néon de 18 W placé sur le dessus de l'aquarium. Les supports de ponte étaient constitués de 15 bandelettes de tissu (coton) de 4 mm de large pour 20 cm de long. Attachées les unes à côté des autres et suspendues au couvercle de l'aquarium, elles pendaient ainsi dans l'eau et permettaient le dépôt des oeufs (ce type de support de ponte est très bien utilisé par les tritons : Miaud, 1990 ; 93 ; 94).

Les cinq femelles et le mâle acclimatés à la température du laboratoire étaient placés dans cet aquarium la veille au soir du début des enregistrements, qui ont été réalisés à l'aide d'une caméra noir et blanc Panasonic (modèle WV-1500/C, objectif 6,5 mm), d'un timer et d'un magnétoscope vidéo VHS Panasonic (modèle NV-J48F). La température de l'eau était maintenue constante à 20°C grâce à une thermistance. La durée des enregistrements était de 4 heures (le plus souvent de 8 h à 12 h), plusieurs jours de suite, selon le rythme de ponte des tritons. Quand celui-ci baissait, cinq nouvelles femelles remplaçaient les animaux déjà filmés (même protocole d'acclimatation entre la chambre froide et l'aquarium de saisie d'images).

C - Analyse des images et définition des séquences comportementales

Les bandes vidéo ont été regardées à vitesse accélérée jusqu'à l'observation d'un début d'oviposition. Le comportement était alors observé à vitesse lente et jusqu'à image par image (12 images par seconde). Les séquences d'oviposition suivantes ont été définies :

R1 = la respiration précédant l'oviposition

CPMA = le contact du museau et/ou des membres antérieurs avec un support de ponte

CPP = le contact des pattes postérieures avec le support

MPP = la manipulation du support («wrapping behaviour» de Diaz-Paniagua, 1989)

IM = la phase d'immobilité

R2 = la respiration faisant suite à l'oviposition

Chacune de ces séquences (sauf R1 et R2) a été exprimée en durée (au 1/10 de seconde) ainsi que les intervalles de R1 à CPMA et de IM à R2.

D - Analyse des données

Chaque ponte d'un oeuf a été considérée comme un événement indépendant, hypothèse posée par Diaz-Paniagua (1989) et nos propres observations (Miaud, 1993 ; 94 ; cette étude). Aussi, la durée de chaque séquence a été exprimée par sa moyenne et sa variance, et les différentes séquences (chez la même espèce et entre les deux espèces) ont été comparées par le test t.

III. RÉSULTATS

A - Description du comportement de ponte

Les séquences d'oviposition analysées (n = 51 pour *T. helveticus* et n = 46 pour *T. alpestris*) correspondent toutes à des séquences ayant conduit au dépôt d'un oeuf (les séquences d'oviposition interrompue sans dépôt d'oeuf ne sont pas prises en compte dans cette analyse). Le déroulement de l'oviposition est similaire chez les deux espèces. Dans la grande majorité des cas, la femelle s'approche d'un support en marchant sur le fond. Une phase d'examen (parfois avec cambrure de l'animal), par contact du museau et/ou des membres antérieurs, est observée. La femelle s'agrippe alors au support, et à l'aide des membres antérieurs et postérieurs, monte le long d'un brin du support. Par des mouvements énergiques de ses pattes postérieures, elle plie alors ce brin autour de son cloaque. Cette phase, très active, est soudainement stoppée et une phase d'immobilité fait suite. Dans la plupart des cas, seules les pattes postérieures, serrées sur le pli et le cloaque, sont en contact avec le support. La position du corps varie de la verticale à l'horizontale (une femelle *T. helveticus* est observée en position tête en bas). La phase d'immobilité est interrompue plus ou moins brusquement, la femelle écartant ses pattes postérieures du pli (qui reste en place autour de l'oeuf grâce à la nature adhésive de celui-ci) et nage vers le fond ou vers la surface où elle peut respirer.

L'oviposition est observée entre deux respirations. Nous n'avons pas observé de femelles, même pondant près de la surface, respirant au cours de l'une ou l'autre des séquences d'oviposition.

B - Durée des différentes séquences d'oviposition

Les valeurs moyennes et extrêmes (minimum et maximum) des durées des différentes séquences de la ponte des tritons palmés et alpestres, au laboratoire et à température constante de 20°C, sont données dans le tableau I (on y trouvera également les valeurs observées chez le triton marbré, *T. marmoratus pygmaeus*, par Diaz-Paniagua (1989) dans des conditions similaires de laboratoire mais avec une température variant de 9 à 19°C).

La durée moyenne entre deux respirations séparées par la ponte d'un oeuf est significativement plus faible chez le triton palmé ($215,5 \pm 98,8$) que chez le triton alpestre ($588,6 \pm 257,4$), tout comme la durée moyenne de dépôt d'un oeuf (respectivement $137,5 \pm 98,8$ et $228,5 \pm 50,5$) ainsi que l'ensemble des séquences comportementales décrites (tableau I).

La phase d'immobilité est très distinctement, pour les deux espèces, la séquence la plus longue et représente environ 85 % de la durée totale de dépôt d'un oeuf. La durée de manipulation du support («wrapping behaviour») représente 11 % et 13 % de cette durée chez le triton palmé et le triton alpestre.

Chez le triton alpestre, la durée entre la première respiration et le début de l'oviposition (CMPA) est significativement plus longue ($225,2 \pm 164,1$) que la durée entre la fin de la phase d'immobilité (IM) et la deuxième respiration ($90,3 \pm 82,4$, $t = -6,79$, $p = 0,0029$). Ces durées ne diffèrent pas chez le triton palmé (respectivement $47,7 \pm 28,0$ et $44,0 \pm 49,9$, $t = 13,33$, $p = 0,356$).

C - Comparaison avec le triton marbré *T. marmoratus pygmaeus*

La description du comportement d'oviposition chez *T. alpestris* et *T. helveticus* est très similaire à celle réalisée chez *T. marmoratus pygmaeus* (Diaz-Paniagua, 1989). La durée des séquences comportementales s'avère différente, avec un investissement temporel nettement plus important pour le triton marbré (tableau I). Chez cette espèce, la durée entre deux respirations séparant la ponte d'un oeuf est comprise entre 372,5 et 1559 secondes, et la durée d'oviposition est en moyenne de 283,9 s. Comme pour les tritons palmés et alpestres, la phase d'immobilité est la séquence la plus longue (239,3 s) et représente la même proportion (84 % du temps passé à déposer un oeuf). La durée de manipulation du support (41,7 s) représente 14,6% de cette durée (pour respectivement 11 et 13 % chez le triton palmé et le triton alpestre). La durée entre la première respiration et le début de l'oviposition est significativement plus longue (de 162,5 à 477 s) que la durée entre la fin de l'immobilité et la deuxième respiration (de 0,5 à 920 s), phénomène observé chez le triton alpestre mais pas le triton palmé.

IV. DISCUSSION-CONCLUSIONS

A - Les caractéristiques de l'oviposition

La ponte des tritons du genre *Triturus* se caractérise par une longue période d'oviposition (jusqu'à trois mois : Bell et Lawton, 1975 ; Diaz-Paniagua, 1986a ; Verrell *et al.*, 1986 ; Miaud, 1990) et une dispersion spatiale de la ponte dans les sites de reproduction, du fait du dépôt un à un des oeufs.

	n	de R1 à CMPA	CMPA	CPP	MPP	IM	de IM à R2	TOT	R1R2
<i>T. helveticus</i>	51	47.7 ± 28,0 (3.9 - 128.1) <i>p</i> = 0.0029	11.0 ± 7.9 (2.0 - 23.8) <i>p</i> = 0.0034	3.8 ± 4.3 (0.0 - 13.0) <i>p</i> = 0.0062	15.1 ± 3.3 (7.0 - 19.3) <i>p</i> = 0.0001	122.5 ± 64.5 (6.4 - 197.2) <i>p</i> = 0.0021	44.0 ± 49.9 (2.4 - 130.1) <i>p</i> = 0.0482	137.5 ± 65.2 (22.4 - 210.0) <i>p</i> = 0.0004	215.5 (47.0 - 348.3) <i>p</i> = 0.0000
<i>T. alpestris</i>	45	225.4 ± 164,1 (13.0 - 575.6)	33.5 ± 20.8 (10.5 - 90.9)	10.8 ± 10.5 (0.0 - 39.4)	31.0 ± 6.9 (20.0 - 43.5)	196.6 ± 48.3 (157.5 - 344.2)	90.3 ± 182.4 (0.0 - 744.5)	228.6 ± 50.5 (186.8 - 383.4)	588.6 (312.9 - 1196.8)
<i>T. marmoratus pygmaeus</i>	27	90 à 116	de 75 à 529 (1)	41.7	239.3	0.5 à 920.0 (1)	283.9	372.5 à 1559 (1)	

(1) valeurs moyennes minimales et maximales

Tableau 1 : Durées moyennes (et déviations standards) des différentes séquences comportementales au cours de l'oviposition chez *Triturus helveticus* et *T. alpestris* (cette étude) et chez *T. marmoratus pygmaeus* (d'après les données de Diaz-Paniagua, 1989).
R1 : la respiration précédant l'oviposition, CMPA : le contact du museau et/ou des membres antérieurs avec un support de ponte, CPP : le contact des pattes postérieures avec le support, MPP : la manipulation du support, IM : la phase d'immobilité, R2 : la respiration faisant suite à l'oviposition, TOT : durée totale de l'oviposition (de CMPA à IM) et R1R2 : durée entre deux respirations séparées par la ponte d'un œuf. Entre parenthèses : valeurs minimum et maximum. *P* : probabilité associée au test *t*. Les durées sont exprimées en seconde (au 1/10 près). *n* : nombre d'observations.

Si les tritons sont capables d'utiliser des supports de natures très différentes (plastique, coton, plantes aquatiques et terrestres : Wimpenny, 1951 ; Bell et Lawton, 1975 ; Diaz-Paniagua, 1986b ; Arntzen et Hedlung, 1990 ; Miaud, 1993 ; 94), il pourrait exister une sélectivité des supports dans la nature (Miaud, 1990). Au laboratoire, la forme et l'épaisseur du support joue un rôle lors du choix du support (Miaud, 1995).

L'observation d'une séquence de contact museau-support au cours de cette étude nous amène à poser l'hypothèse d'une composante olfactive lors de la sélection d'un support de ponte (l'observation et les conséquences du comportement de flairage qui est identifiable par les mouvements du plancher buccal (Joly et Caillère, 1983) feront l'objet de travaux ultérieurs).

Parmi les autres séquences comportementales, la manipulation du support («wrapping behaviour») est assez remarquable : elle est plus courte chez le triton palmé que chez le triton alpestre et surtout le triton marbré. Différentes expériences (Miaud, 1993 ; 94) ont montré que les oeufs enveloppés dans un pli du support ont une survie très nettement supérieure à celle des oeufs simplement collés, dans le milieu naturel et au laboratoire en présence de prédateurs (insectes aquatiques et tritons), d'où l'importance de ce comportement.

La phase d'immobilité est très nettement la séquence la plus longue de l'oviposition. Ce n'est cependant pas une phase inactive puisque la femelle serre le pli du support autour de son cloaque à l'aide de ses pattes postérieures. L'interruption par l'expérimentateur de l'oviposition de quelques femelles pendant l'immobilité suggère que le dépôt de l'oeuf a lieu à ce moment. Ces observations préliminaires sont en contradiction avec celles de Diaz-Paniagua (1989) qui considère que le dépôt de l'oeuf a lieu au cours de la séquence de manipulation du support.

Pour le triton alpestre et le triton marbré, la durée entre la fin de l'oviposition et la deuxième respiration est plus courte que celle entre la première respiration et le début de l'oviposition. La nécessité de respirer au cours de l'activité aquatique est liée à la température de l'eau (Halliday et Sweatman, 1976) et interfère avec l'activité sexuelle des tritons : la durée entre deux respirations d'individus en parades nuptiales est plus longue qu'en dehors de cette activité (Halliday et Worsnop, 1977). Ce même phénomène est observé entre des femelles qui pondent et qui ne pondent pas (Diaz-Paniagua, 1989). Bien que le dépôt des oeufs ait lieu très fréquemment à proximité de la surface (Miaud, 1990 ; sous presse), que ce soit chez le triton marbré (Diaz-Paniagua, op. cit.) ou les tritons palmés et alpestres (cette étude), aucune respiration (ou tentative) n'est observée pendant l'oviposition.

B - Évolution du comportement de ponte

De nombreuses adaptations antiprédatrices telles que la non-palatabilité, l'agrégation ou l'habilité à la fuite ont été développées par les oeufs et les larves d'amphibiens (Brodie et Formanowicz, 1987). Chez les tritons, la dispersion spatiale et temporelle de la ponte dans son ensemble pourrait être considérée comme une réponse à la variabilité et l'imprévisibilité de l'environnement aquatique (assèchement par exemple) et la pression des prédateurs. A l'échelle de chaque oeuf, le comportement d'enveloppement joue un rôle antiprédateur important (Miaud, 1993).

D'un point de vue systématique et évolutif, les tritons du genre *Triturus* sont classés en trois groupes, à partir de critères biochimiques, ostéologiques, comportementaux et génétiques (Rafinski et Arntzen, 1987 ; Giacoma et Balletto, 1988 ; Sessions *et al.*, 1989 par exemple) : les Paléotritons (parmi lesquels *T. helveticus*), les Mésotritons (dont *T. alpestris*) et les Néotritons (dont *T. marmoratus*). Tous les Néotritons présentent un hétéromorphisme chromosomique particulier qui se traduit par un système léthal-balancé où seulement 50 % des embryons sont viables. Si cette situation hétéromorphique est connue depuis plus de trente ans (Callan et Lyod, 1960 dans Macgregor et Horner, 1985), ses conséquences sur la survie des oeufs ne sont connues que depuis 1980 (Macgregor et Horner, 1980). L'existence de ce facteur de mortalité d'origine génétique serait antérieure à la séparation entre *T. cristatus* et *T. marmoratus*, soit environ 20 millions d'années (Sims *et al.*, 1984). D'après Sessions *et al.* (1989), la persistance évolutive de ce syndrome peut s'expliquer, bien qu'il soit difficile de comprendre comment un tel système ait pu être fixé dans une population ancestrale, par le fait que la «fitness» de chaque individu à l'intérieur d'une population est affectée de la même manière par ce facteur de mortalité obligatoire.

Au niveau interspécifique, la survie des oeufs de tritons dans le milieu naturel apparaît comme très faible (de l'ordre de 3 % ; Bell et Lawton, 1975 ; Miaud, 1990). Horner et Macgregor (1985) proposent que la mortalité obligatoire de 50 % des oeufs des Néotritons pourrait être compensée par une augmentation de la fécondité (les tritons les plus grands sont rencontrés chez les Néotritons et chez les amphibiens, il existe une corrélation positive entre la taille d'un individu et sa fécondité). Cependant, les mesures actuellement disponibles de la fécondité chez les *Triturus* (revue dans Miaud, 1992), ne semblent pas attribuer une fécondité supérieure aux Néotritons par rapport aux Mésotritons et Paléotritons.

L'oviposition, et en particulier le temps passé à manipuler le support et à coller un oeuf dans un pli, représente un investissement temporel important. Cet investissement est deux fois supérieur chez le triton marbré (Néotriton, soit 4,7 min.) à celui du triton palmé (Paléotriton, soit 2,3 min.). Le comportement de ponte des Néotritons aurait pu évoluer dans le sens d'un meilleur soin dans l'enveloppement de l'oeuf (et donc une meilleure protection contre la prédation) et d'un choix pour des sites de ponte plus stables (en réponse à la variabilité de l'environnement).

L'étude des autres espèces de tritons (*T. cristatus*, *T. vulgaris*,...) va être entreprise. Nos travaux porteront en particulier sur une meilleure définition du moment de dépôt de l'oeuf et sur le rôle de l'olfaction lors de la sélection des supports de ponte.

Remerciements - Je tiens à remercier Philippe Gaudin (Université C. Bernard Lyon I) pour le prêt du matériel de saisie d'image et ses précieux conseils ; je remercie aussi un référé pour ces remarques constructives sur cet article.

V - RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARNOLD, S. J. (1977) - The evolution of courtship behavior in New World Salamanders with some comments on Old World Salamandrids. Taylor D. H. & Guttman S. I. (eds) : The Reproductive Biology of Amphibians, Plenum Press, N-Y : 141-183.
- ARNTZEN, P. and HEDLUNG, L. (1990) - Fecundity of the newts *Triturus cristatus*, *T. marmoratus* and their natural hybrids in relation to species coexistence. *Holartic Ecol.* **13** : 325-332.
- BELL, G. and LAWTON, (1975) - The ecology of eggs and larvae of the smooth newt (*Triturus vulgaris* L.). *J. Anim. Ecol.* **44** : 393-425.
- BRODIE, E. D. Jr. and FORMANOWICZ, D. R. Jr (1987) - Antipredator mechanisms of larval anurans : protection of palatable individuals. *Herpetologica* **43** : 369-373.
- DELSOL, M. (1986) - Les types fondamentaux de la reproduction . Ethologie. Traité de Zoologie, XIV, fasc. 1B, P.P. Grassé et M. Delsol (eds), Masson, Paris, 828 p : 321-388.
- DIAZ-PANIAGUA, C. (1986a) - Reproductive period of amphibians in the Biological Reserve of Donana (SW Spain). In : Z. Rocek (ed.), Studies in herpetology : 428-432. Societas Europaea Herpetologica, Prague.
- DIAZ-PANIAGUA, C. (1986b) - Seleccin de plantas para la oviposicion en *Triturus marmoratus*. *Revista Espanola Herpetologia* **1** : 315-327.
- DIAZ-PANIAGUA, C. (1989) - Oviposition behavior of *Triturus marmoratus pygmaeus*. *J. Herpetol.* **23** (2) : 159-163.
- DUELLMAN, W. E. and TRUEB, L. (1985) - Biology of amphibians. McGraw-Hill, New York. 670 p.
- GIACOMA, C. and BALLETO, E. (1988) - Phylogeny of the Salamandrids genus *Triturus*. *Boll. Zool.* **55** : 337-360.
- HALLIDAY, T. R. and SWEATMAN, H. P. A. (1976) - To breathe or not to breathe. The newt's problem. *Anim. Behav.* **24** : 551-561.
- HALLIDAY, T. R. and WORSNOP, A. (1977) - Correlation between activity and breathing rate in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *J. Herpetol.* **11** : 244-246.
- HORNER, H. A. and MACGREGOR, H. C. (1985) - Normal development in newts (*Triturus*) and its arrest as a consequence of an unusual chromosome situation. *J. Herpetol.* **19** : 261-270.
- JOLY, P. and CAILLERE, L. (1983) - Smelling behaviour of Urodele Amphibians in an aquatic environment : study in *Pleurodeles waltl*. *Acta Zool.* **64** (4) : 169-175.
- LAURENT, R. F. (1986) - Sous classe des Lissamphibiens (Lissamphibia). Systématique. Traité de Zoologie, XIV, fasc. 1B, P.P. Grassé et M. Delsol (eds), Masson, Paris, 828 p : 594-797.
- MACGREGOR, H. C. and HORNER, H. A. (1980) - Heteromorphism for chromosom I, a requirement for normal development in crested newts. *Chromosoma* **76** : 111-122.
- MIAUD, C. (1990) - La dynamique des populations subdivisées : étude comparatives chez trois amphibiens urodèles (*Triturus helveticus*, *T. alpestris* et *T. cristatus*). Diplôme de Doctorat, Université de Lyon, 205 p.

MIAUD, C. (1992) - Essai de synthèse sur les caractéristiques démographiques des tritons du genre *Triturus*. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **59** : 1-18.

MIAUD, C. (1993) - Predation on newt eggs (*Triturus alpestris* and *T. helveticus*) : identification of predators and protective role of oviposition behaviour. *J. Zool., Lond.* **231** : 575-582.

MIAUD, C. (1994) - Role of wrapping behavior on egg survival in three species of *Triturus* (Amphibia : Urodela). *Copeia* **1994** (2) : 535-537.

MIAUD, C. (1995) - Oviposition site selection in three European newts (Salamandridae) genus *Triturus*. *Amphibia-Reptilia*, **16** : 265-272.

RAFFAELLI, J. (1988) - État des données sur quelques traits de la biologie des Amphibiens Urodèles. *Bull. Soc. Herp. Fr.* **48** : 1-21.

RAFINSKI, R.J. and ARNTZEN, J.W. (1987) - Biochemical systematics of the Old World newts, genus *Triturus* : Allozyme data. *Herpetologica* **43** (3) : 446-457.

SALTHER, S. N. (1969) - Reproductive modes and the numbers and sizes of ova in the Urodeles. *Amer. Midl. Nat.* **81** : 467-490.

SESSIONS, S. K., MACGREGOR, H. C., SCHMID, M. and HAAF, T. (1989) - Cytology, embryology, and evolution of the development arrest syndrome in newts of the genus *Triturus* (Caudata : Salamandridae). *J. Exp. Zool.* **248** : 321-334.

SIMS, S. H., MACGREGOR, H. C., PELATT, P. S. and HORNER, H. A. (1984) - Chromosome 1 in crested and marbled newts (*Triturus*) : an extraordinary case of heteromorphism and independent chromosome evolution. *Chromosoma* **89** : 169-185.

THORN, R. (1968) - Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du nord. *Encycl. prat. Nat.* **35** : 1-376.

VERRELL P., HALLIDAY T. and GRIFFITHS M.L. (1986) - The annual reproductive cycle of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) in England. *J. Zool (Lond.)* **210** : 101-119.

WIMPENNY, R.S. (1951) - The effect of vegetation on the breeding of newts, *Molge cristatus* and *Molge vulgaris*. *J. Anim. Ecol.* **20** : 98-100.

Claude MIAUD
Université de Savoie
Centre Interdisciplinaire Scientifiques de la Montagne,
Laboratoire d'Écologie des Vertébrés
73376 LE BOURGET DU LAC cedex (France)

VARIATIONS ALTITUDINALES DES CAPACITÉS DE SURFUSION DU SANG ET DU PLASMA CHEZ LA GRENOUILLE ROUSSE, *Rana temporaria* L. (AMPHIBIA, ANURA)

par

Jean-Pierre HÉROLD, Jérôme DAO, Claude GRENOT et Bernard FAHYS

Résumé - Le calorimètre différentiel à balayage est un appareil qui permet de déterminer les températures et les enthalpies des liquides biologiques lors de leur changement d'état physique au moment de leur cristallisation.

Dans le cas du sang ou du plasma de la grenouille rousse, la température de cristallisation qui rend compte de la capacité de surfusion, varie avec la saison et avec l'origine géographique des animaux.

Les contraintes climatiques de l'altitude entraînent une diminution significative de la température de cristallisation qui traduit une meilleure résistance aux basses températures. Ces résultats confirment l'existence d'une adaptation aux contraintes écologiques qui modifient les paramètres physiologiques du milieu intérieur chez cet Amphibien.

Mots-clés : Calorimètre différentiel à balayage (DSC). Température de cristallisation. Capacité de surfusion. Sang. Plasma. Amphibien. *Rana temporaria*.

Summary - The differential scanning calorimeter enables the temperature and enthalpy of biological fluids to be determined when they solidify to a crystalline state with freezing. Crystallization temperature (freezing point) of blood plasma in the grass frog varies with season and geographical origin. At high altitude, freezing point is significantly lowered, and greater resistance to low temperatures is the result. This is an adaptation of the frog to ecological constraints by means of internal physiological adjustment.

Key-words : Differential scanning calorimeter (DSC). Supercooling point. Blood. Plasma. Amphibian. *Rana temporaria*.

I. INTRODUCTION

Les Amphibiens sont des ectothermes dont la température corporelle varie avec celle du milieu où ils vivent. Parmi ceux-ci, *Rana temporaria* est un modèle de choix pour l'étude de la tolérance au froid.

En effet, sa répartition altitudinale en Europe, (jusqu'à 1500 m dans les Alpes), impose en hiver des contraintes thermiques, qui nécessitent des adaptations écopysiologiques spécifiques.

Des espèces nord-américaines, comme *Rana sylvatica*, qui hibernent sur le sol des forêts, survivent à des jours, voire des semaines de congélation avec 65 pour cent de leur eau corporelle transformée en glace (Storey, 1994).

Lorsque la solidification est lente et réalisée en présence de substances cryoprotectrices, la faible dimension des cristaux de glace n'endommage pas les tissus : les animaux sont gelés, mais vivants (c'est ainsi que l'on conserve le sang humain). D'autres espèces qui hibernent sous l'eau ou dans des hibernaculum souterrains conservent liquide leur milieu intérieur même à des températures inférieures à zéro degré. Ceci est possible grâce au phénomène de surfusion qui permet d'éviter la cristallisation bien en-dessous du point de congélation, pendant une durée limitée. L'aptitude à maîtriser la surfusion devient alors vitale.

La capacité du sang à rester liquide pendant une période de gel intense est donc un bon indice de tolérance au froid. Cette capacité de surfusion peut être mesurée par une méthode précise : la calorimétrie différentielle à balayage (DSC).

Ce calorimètre détermine la température et l'enthalpie caractéristique du changement d'état physique du liquide biologique lors de la congélation. Il permet une étude cinétique en programmation d'abaissement de température à vitesse contrôlée, sur des échantillons de faible volume.

Cette étude contribue à une meilleure connaissance de la tolérance au froid chez les Amphibiens, étant bien entendu que les données obtenues sur le sang ou le plasma ne sont pas à transposer telles quelles à l'animal entier dont le comportement face à des conditions climatiques extrêmes, dépend également d'autres paramètres physiologiques.

II. MÉTHODE

Au cours de la congélation d'une solution aqueuse contenant ou non des cellules, comme le sang total ou le plasma, il se produit un changement d'état, généralement brutal, au cours duquel a lieu la cristallisation, phénomène exergonique, appelé aussi transition exothermique.

La température de cristallisation définit la capacité de surfusion du liquide., qui dépend de l'aptitude de la solution à rester liquide en-dessous de son point de congélation. Certains solutés du milieu intérieur peuvent modifier cette capacité de surfusion (Storey, 1992).

Le calorimètre à balayage est l'appareil de choix pour analyser les effets de la baisse de température sur l'évolution d'une solution et pour mettre en évidence le point de surfusion et la variation d'enthalpie qui accompagne la cristallisation (Block, 1994). Nous avons utilisé le calorimètre DSC -30 fabriqué par Mettler. Il est composé d'une tête de mesure faites de deux thermocouples montés en opposition où sont placés :

- l'échantillon à analyser, 5 microlitres de sang dans un creuset de 40 microlitres,
- le témoin, constitué d'un creuset identique vide.

L'ensemble est disposé dans un four de refroidissement utilisant l'azote liquide dont le débit programmé permet de passer de la température ambiante positive à des températures négatives pouvant atteindre -170°C.

La vitesse de refroidissement est réglable, elle est de 1°C, 4°C, ou de 10°C par minute. La différence de flux de chaleur au cours du refroidissement entre le creuset témoin et le creuset contenant l'échantillon est mesurée sous forme de tension électrique par les thermocouples et donne la valeur de la température de changement de phase et la variation d'enthalpie mise en jeu.

Ces valeurs sont données par l'appareil avec une précision de 4 % et une reproductibilité de 1 %. L'étalonnage est fait avec un creuset de référence contenant de l'indium. Chaque mesure de refroidissement d'un liquide biologique s'accompagne de l'enregistrement sur ordinateur de la courbe de transition de phase où le point de surfusion apparaît avec évidence. Une table traçante permet d'imprimer le graphe (fig. 1).

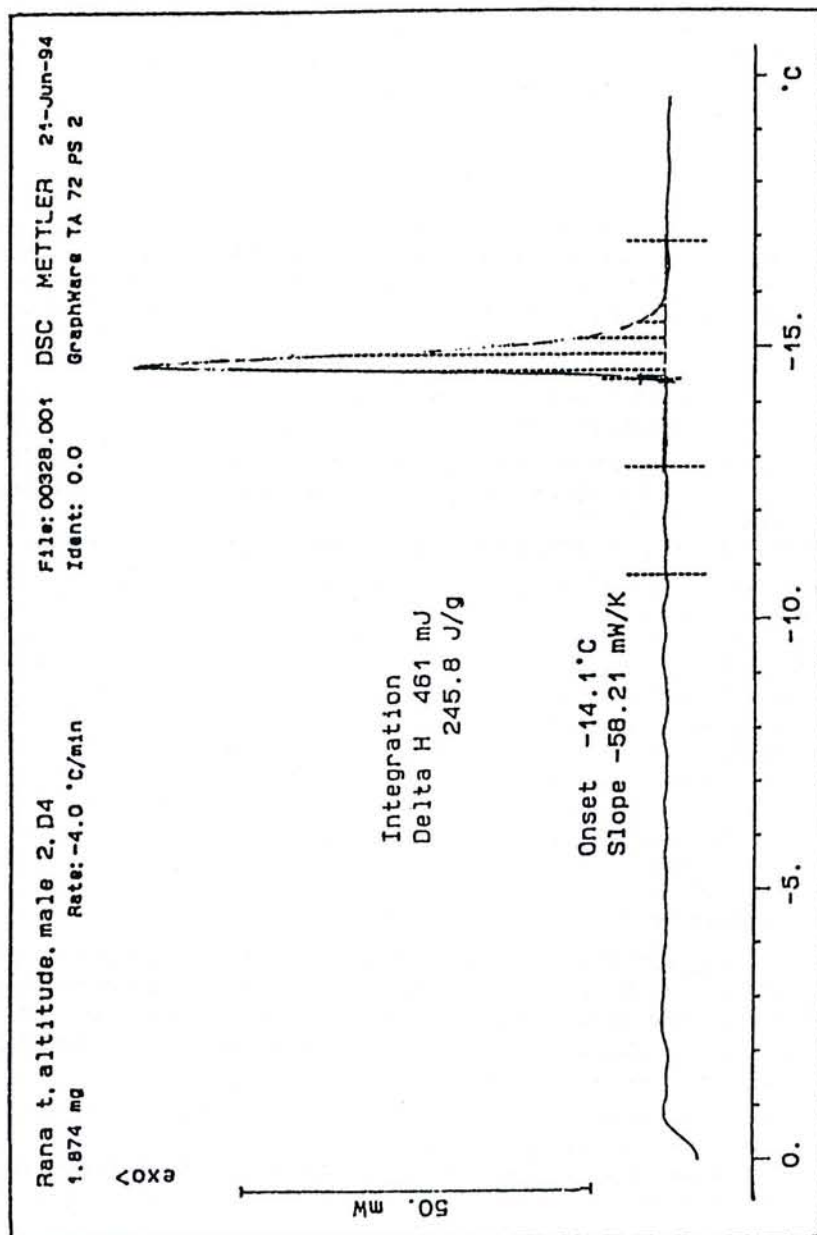


Figure 1 : Enregistrement par DSC du pic exothermique lors du changement d'état physique au moment de la cristallisation à -14,1°C : sang de *Rana temporaria* vivant à 1500 m d'altitude (juin 94).

La remontée en température, donc le réchauffement programmé à la même vitesse, permet d'obtenir la courbe de fusion qui renseigne sur la température de fusion du liquide, différente de la température de cristallisation puisque le phénomène de surfusion n'existe pas.

III. RÉSULTATS

Dans ce travail, nous avons mené une enquête pour préciser les valeurs extrêmes de la température de cristallisation du sang de vertébrés ectothermes pris dans des milieux très différents en altitude, à des périodes de l'année les plus marquantes du cycle vital annuel de la grenouille rousse. Nous avons donc choisi de capturer des animaux à basse altitude : à 250 m, au pied des monts du Jura (région de Besançon) et à 1500 m, dans les Alpes (région de Chambéry). Les prélèvements ont été faits d'une part en automne lors du déplacement vers les sites d'hibernation, et d'autre part après la période de reproduction sur les sites de nourrissage estival (Guyétant *et al.*, 1988).

Dans tous les cas le sang est recueilli dans des tubes capillaires héparinés de 5 µl de volume. La présence de l'anticoagulant n'interfère pas avec les caractéristiques propres du sang. La vérification en a été faite avec du liquide physiologique type Ringer, hépariné ou non, qui présente la même température de cristallisation à 4% près.

La comparaison des températures de cristallisation du sang total et du plasma après centrifugation, ne montre aucune différence significative après prélèvement sur le même animal. En revanche, des différences interindividuelles existent entre des animaux d'une même population, à la même période de l'année, donc théoriquement dans les mêmes conditions physiologiques. Ainsi pour six prélèvements effectués en début d'hivernage sur des animaux de basse altitude les valeurs du point de surfusion varient de -13,4°C à -16,1°C. Les valeurs obtenues sur des animaux d'altitude à la même période physiologique (mais plus tôt dans le calendrier du fait de l'altitude) sont en moyenne de -19,6°C. Au printemps, après la période de reproduction (mars en plaine, juin en montagne) les températures de cristallisation sont de -6,3°C à basse altitude et -13,2°C à 1500 mètres. On sait que le processus de surfusion est en partie aléatoire et que l'état métastable qui maintient le sang en-dessous de sa température de congélation dépend de nombreux facteurs.

Ces résultats suggèrent cependant que les différences importantes détectées par DSC dans les valeurs du point de surfusion sont à relier à des paramètres physiologiques du milieu intérieur de ces Amphibiens.

L'osmolarité, la concentration en protéines, en glucose et éventuellement en substances à rôle antigel dans le sang sont probablement à l'origine de ces différences. Chez la grenouille *Hyla versicolor*, Layne et Lee, (1989) ont montré une tolérance au gel plus élevée en hiver par rapport au printemps, mais il s'agit là d'une espèce tolérante au gel donc supportant la cristallisation de glace extracellulaire. Chez *Rana sylvatica*, Costanzo *et al.* (1993), démontrent que la concentration en glucose des tissus régule directement la tolérance au gel.

Chez les espèces qui ne tolèrent pas le gel, c'est la capacité de surfusion du sang à rester liquide en-dessous de son point de congélation qui permet d'éviter la mort lors d'épisodes hivernaux rigoureux. Ainsi, pour *Rana temporaria*, le point de congélation du sang est proche de $-1,3^{\circ}\text{C}$ en hiver, mais le phénomène de surfusion abaisse la température de cristallisation de façon efficace.

IV. CONCLUSION

La survie des Amphibiens dans des conditions thermiques rigoureuses est possible grâce à deux mécanismes adaptatifs : la tolérance au gel par le biais de cryoprotecteurs, et le maintien en surfusion pour éviter le gel et la cristallisation dommageable.

La calorimétrie différentielle à balayage (DSC) permet d'évaluer les valeurs extrêmes du point de surfusion du sang et du plasma au cours des phases marquantes du cycle vital : il apparaît clairement que le phénomène de surfusion est toujours présent mais varie avec la saison et l'altitude. L'entrée en léthargie hivernale, en particulier pour les grenouilles rousses vivant à 1500 m d'altitude, s'accompagne d'un abaissement de la température de cristallisation du sang. Ces valeurs modifiées sont des indices significatifs du changement des caractéristiques physiologiques du milieu intérieur et d'une adaptation possible aux conditions extrêmes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLOCK, W. (1994) - Differential scanning calorimetry in ecophysiological research. *Acta Oecologia*, **15** (1) : 13-22.
- COSTANZO, J.P., LEE, R.E. et LORTZ, P.H. (1993) - Glucose concentration regulates freeze tolerance in the wood frog *Rana sylvatica*. *J. Exp. Biol.*, **181** : 245-255.
- GUYETANT, R., BROSSE, S., HEROLD, J.P., PINSTON, H. (1988) - Etude de la croissance et du développement de grenouilles rousses, *Rana temporaria* L., en altitude (Alpes du Nord). *C. R. Soc. Biol.*, **182** : 301-307.
- HEROLD, J.P. (1992) - Enquête thermodynamique sur les échanges énergétiques chez quelques ectothermes (Amphibiens). *Bull. Soc. Ecophysiol.*, **17** : 43-50.
- LAYNE, J.R. and LEE, R.E. (1989) - Seasonal variation in freeze tolerance and ice content of the treefrog *Hyla versicolor*. *J. Exp. Zool.*, **249** : 133-137.

STOREY, K.B. (1985) - Freeze tolerance in terrestrial frogs. *Cryoletters*, 6 : 115-134.

STOREY, K.B. and STOREY, J.M. (1992) - Natural freeze tolerance in ectothermic Vertebrate. *Ann. Rev. Physiol.*, 54 : 619-37.

STOREY, J. et K. (1994) - Gelés, mais vivants. *Pour la Science*, octobre 1994, Dossier hors séries. 86-91.

J.-P. HEROLD

Université de Franche-Comté, Faculté des Sciences,
Laboratoire de Physiologie animale,
Route de Gray, 25030 BESANÇON Cédex.

J. DAO et C. GRENOT

Université de Paris, CNRS URA 258
46, Rue d'Ulm, 75230 PARIS Cédex 05

B. FAHYS

Université de Franche-Comté, Faculté des Sciences,
Laboratoire d'Electrochimie des Solides, CNRS UA 436,
Route de Gray, 25030 BESANÇON Cédex

ADAPTATION DU MÉTABOLISME ÉNERGETIQUE AUX CONTRAINTES DE L'ALTITUDE CHEZ LE TRITON ALPESTRE *Triturus alpestris* L. (AMPHIBIA, URODELA)

par

Jean-Pierre HÉROLD, Hugues PINSTON et Robert GUYÉTANT

Résumé - La mesure du flux énergétique de base chez *Triturus alpestris* est réalisée par calorimétrie directe. L'analyse fine des thermogrammes enregistrés sur des animaux de populations localisées à diverses altitudes montre des différences significatives. La variation d'enthalpie, exprimée en $\text{mW} \cdot \text{g}^{-1}$ de poids frais, qui représente la résultante du métabolisme basal, est différente entre les individus de plaine et ceux de moyenne montagne dont l'écart en altitude est d'environ 600 mètres. Les contraintes climatiques imposent une adaptation du métabolisme énergétique qui met en évidence un polymorphisme physiologique existant au même titre que le polymorphisme anatomique décrit par Breuil et Thireau (1985).

Mots-clés : Triton. Calorimétrie. Bioénergétique. Altitude. *Triturus alpestris*.

Summary - Energy flux was measured by direct calorimetry, and thermograms of resting alpine newts *Triturus alpestris* from populations at different altitudes were significantly different. Enthalpy variation ($\text{mW} \cdot \text{g}^{-1}$ wet weight) differs between lowland individuals and those at around 600 m. Differences in metabolic rate with climate indicate that physiological variation is to the same degree as anatomical polymorphism described by Breuil and Thireau (1985).

Key-words : Newt. Calorimetry. Bioenergetics. Altitude. *Triturus alpestris*.

I. INTRODUCTION

Nous avons montré précédemment (Hérol et al., 1985) que les échanges énergétiques des Amphibiens présentent des différences spécifiques au cours du développement larvaire et post-métamorphique. Le cycle vital annuel s'accompagne de variations du flux énergétique et des échanges respiratoires. Il existe une évolution saisonnière du rapport des métabolismes aérobie et anaérobie correspondant à un acclimatement aux contraintes du milieu.

Parmi les contraintes, le facteur altitude représente pour certaines espèces, une pression forte imposant la plasticité des mécanismes physiologiques qui conduisent à l'adaptation à des milieux écologiquement très différents (Guyétant et al., 1991).

On sait que, aussi bien chez des Anoures comme *Rana temporaria*, ou chez des Urodèles comme *Triturus alpestris*, la répartition géographique et altitudinale est vaste (Joly et Miaud, 1989). Mais les contraintes du milieu ont-elles des effets marqués uniquement dans les périodes de conditions dites extrêmes (hibernation et/ou estivation) ou bien entraînent-elles aussi des modifications permanentes, dites adaptatives, décelables lorsque les conditions de vie sont momentanément optimales ?

Pour répondre à cette question nous avons choisi de mesurer avec précision les échanges énergétiques de base chez le Triton alpestre au cours de la période postnuptiale, et ceci chez des animaux de plaine puis d'altitude.

La microcalorimétrie est une méthode qui permet seule de comptabiliser, sur les thermogrammes enregistrés, l'ensemble de la dépense énergétique, résultante de tous les processus métaboliques. La composante due à l'activité motrice, si elle existe, est identifiable, donc permet le choix des situations que l'on décide d'analyser.

L'appareil de choix pour des mesures thermodynamiques de longue durée est le microcalorimètre d'abord mis au point par Calvet et Prat (1956), puis utilisé en biologie plus récemment.

II. MÉTHODE

La chaîne de mesure microcalorimétrique est composée du calorimètre, d'un amplificateur et d'un enregistreur graphique. Le calorimètre est formé de trois éléments essentiels : le bloc calorimétrique constitué d'un cylindre d'aluminium de 80 kg, qui a pour rôle principal le maintien d'une température de référence uniforme. Il est creusé de deux puits symétriques au fond desquels sont placés les capteurs, ceux-ci sont des fluxmètres de grande sensibilité.

Les deux cellules de mesures de 100 cm³ de volume à fond en acier spécial sont au contact direct des fluxmètres. Ces capteurs sont montés en différentiel de façon à ce que tout effet parasite se produisant simultanément dans les deux cellules délivre des signaux symétriques qui s'annulent (Hérol et al., 1988).

A - Définition des paramètres mesurés

Le flux énergétique est la résultante des échanges métaboliques et de l'activité motrice, si elle existe, il représente la variation d'enthalpie ΔH à un instant t déterminé, telle que :

$$\Delta H = P/g \cdot d \quad (\text{Calvet et Prat, 1956})$$

P/g caractérise la sensibilité de la chaîne de mesure avec :

P = coefficient de fuite exprimé en watt par degré

g = constante de sensibilité du calorimètre et de l'enregistreur en mètre par degré

d = déviation lue sur le thermogramme mesurée en mètre

ΔH est exprimé en watt.

B - Étalonnage

Un étalonnage par effet Joule permet de définir le coefficient P/g pour chaque condition d'enregistrement. On utilise une résistance calibrée R , introduite dans la cellule et alimentée par un courant continu d'intensité connue.

La puissance thermique W , en watt, provoque une déviation d sur l'enregistreur : lorsque l'apport de chaleur devient égal aux fuites thermiques, cette déviation reste constante et définit un régime permanent, tel que $W/d = P/g$.

Dans tous les cas, la cellule témoin reçoit le même volume de liquide que la cellule expérimentale où est placé l'animal dont on mesure le débit énergétique. Ainsi sont assurés la parfaite symétrie du montage et le respect des exigences du système de mesure en différentiel.

C - Animaux étudiés

Les animaux proviennent de populations de Tritons alpestres localisées à différentes altitudes sur un transect du même massif montagneux de la chaîne du Jura. L'étude calorimétrique n'a porté que sur des exemplaires mâles adultes de poids moyen 2,5 g, et à jeun depuis 72 heures.

III. RÉSULTATS

Sur l'enregistrement d'un thermogramme-type on distingue les différentes phases de l'expérimentation :

- 1 - le tracé préalable de la ligne de base de référence obtenue en l'absence d'animal.
- 2 - l'introduction de l'animal dans la cellule expérimentale suivie d'une phase de mise en équilibre thermique d'environ 1 heure.
- 3 - la phase de débit thermique stable, correspondant à une période d'inactivité de l'animal : la différence entre le niveau de ce débit thermique et la ligne de base donne la valeur d qui permet le calcul du métabolisme énergétique de repos.
- 4 - des variations d'amplitude du flux thermique qui correspondent aux phases d'activité motrice et qui ne seront pas prises en compte ici. Précisons qu'analysées chronologiquement, elles permettent de mettre en évidence des rythmes d'activité et d'en définir les paramètres.

La durée minimale d'un enregistrement est de trois heures, mais elle peut être augmentée sans dommage pour l'animal jusqu'à 48 heures.

Rapporté à la masse corporelle, le flux énergétique de base est de l'ordre du milliwatt par gramme de poids frais. Il correspond chez ces ectothermes à l'énergie échangée par l'ensemble des processus de métabolisme aérobie ou non. C'est là l'avantage de la calorimétrie directe sur la calorimétrie indirecte (basée sur les mesures de consommation d'O₂) qui ignore l'origine anaérobie d'une partie des échanges énergétiques, en particulier durant les périodes d'hibernation.

En revanche, pendant la période choisie ici, l'ensemble des échanges trouvent leur origine dans le métabolisme aérobie. Pour se référer à une situation physiologique comparable chez les animaux de plaine et d'altitude, nous avons retenu l'état post-nuptial, où on estime que les variations énergétiques dues aux facteurs hormonaux liés à la reproduction ont disparu. Ceci veut dire que les mesures n'ont pas été faites aux mêmes dates puisque l'altitude entraîne un retard de la reproduction des animaux de montagne par rapport à ceux de plaine. C'est donc bien l'état physiologique «standard» d'animaux en conditions comparables que nous avons recherché.

L'analyse des thermogrammes (fig.1) détecte alors des différences significatives dans le flux énergétique entre les animaux de plaine [$0,50 \text{ mW} \pm 0,06 \text{ mW.g}^{-1}$, ($n = 8$)] et les animaux prélevés à 550 m d'altitude [$0,58 \pm 0,05 \text{ mW.g}^{-1}$, ($n = 9$)] et enfin ceux d'une altitude de 850 m [$0,67 \pm 0,05 \text{ mW.g}^{-1}$, ($n = 9$)].

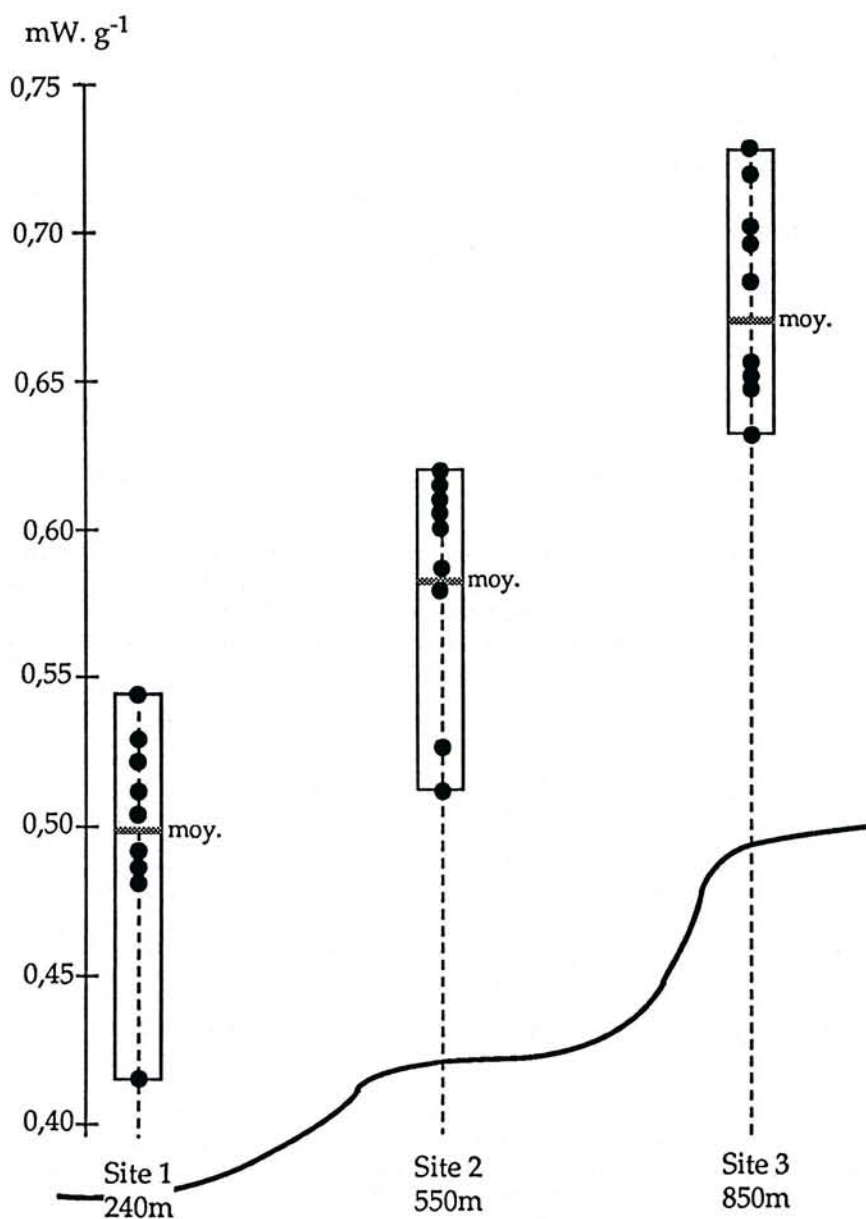


Figure 1 : chez le Triton alpestre le flux énergétique exprimé en mW.g⁻¹ de poids frais, mesuré par micro-calorimétrie, est différent selon l'altitude du site de prélèvement (massif du Jura, France).

Pour tenter de fournir une interprétation écophysiologique basée sur des données climatiques, nous proposons un calcul simple qui consiste à prendre en compte la durée moyenne de la période d'activité dans le cycle annuel, rapportée à la valeur du métabolisme énergétique basal.

Ainsi en basse altitude, pour 270 jours de vie hors hibernation et $0,5 \text{ mW.g}^{-1}$ de flux énergétique basal, le coefficient calculé, est identique à celui d'animaux d'altitude qui n'ont que 190 jours d'activité possible à $0,7 \text{ mW.g}^{-1}$ de dépense énergétique. Ceci semble prouver que sur un cycle annuel la dépense énergétique totale est globalement la même, quelle que soit l'altitude, mais que son niveau et sa durée varient selon le site.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

Cette adaptation du métabolisme énergétique aux contraintes climatiques, liées à l'altitude, met en évidence un polymorphisme physiologique qui existe au même titre que le polymorphisme anatomique décrit par Breuil et Thireau (1985).

Ces auteurs ont en effet précisé chez le Triton alpestre un index d'encéphalisation qui diffère selon l'altitude, traduisant une différence dans l'anatomie du système nerveux central. La réponse aux contraintes de l'altitude orienterait l'organisme vers une meilleure aptitude à l'alimentation par le développement des comportements de prédation (probablement liés à la performance du système nerveux olfactif) et vers une meilleure efficacité du métabolisme énergétique pour assurer le développement et la croissance durant une période d'activité limitée dans le temps.

Un autre exemple de polymorphisme a été décrit par Newman (1989) chez un amphibien désertique *Scaphobius couchi* qui vit dans des terriers neuf à dix mois dans l'année. Le développement des têtards dans des mares temporaires est très rapide (8 à 16 jours) et les métamorphoses accélérées entraînent une morphologie différente des pattes postérieures des juvéniles.

La durée de la disponibilité en eau du milieu est dans ce cas le facteur qui impose les contraintes auxquelles doit s'adapter le cycle vital de l'espèce.

Dans le cas du Triton alpestre, l'altitude limite la durée de la vie active au cours du cycle annuel et impose des contraintes physiologiques pour assurer le métabolisme énergétique suffisant à la croissance et à la reproduction de l'espèce.

Les animaux de montagne ont pour cela un débit énergétique supérieur à ceux de plaine pendant leur période d'activité. Cependant, globalement sur un cycle annuel l'estimation de la quantité d'énergie mise en jeu est identique. Cette plasticité du métabolisme énergétique contribue à l'adaptation de l'espèce à des milieux géographiquement et écologiquement très différents.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BREUIL, M. et THIREAU, M. (1985) - First evidence of an altitudinal variation in the brain size of *Triturus alpestris* L., *Acta Zool.*, **66** : 89-95.
- CALVET., E. et PRAT, H. (1956) - Microcalorimétrie : applications physicochimiques et biologiques, Ed. MASSON, Paris 395 p.
- GUYETANT, R., PINSTON, H., HEROLD, J.P., ROUGEOT, J.C. (1991) - Étude de populations de Tritons : *Triturus alpestris* et *T. helveticus* dans une mare temporaire d'altitude (Est de la France, massif du Jura), Actes Colloque Squelettechronologie (BONDY).
- HEROLD, J.P., GUYETANT, R. and CUDEY, G. (1985) - Direct and indirect calorimetry measurements during the annual growth cycle of juvenile frogs *Rana ridibunda* P., *Comp. Biochem. Physiol.*, **81A**, n°3 : 465-468.
- HEROLD, J.P., PEPIN, D., PINSTON, H. (1988) - La microcalorimétrie : une technique d'étude du flux énergétique global de l'organisme, exemple chez un Amphibien, *Bull. Soc. Ecophysiol.*, **13**, 1 : 19-29.
- HEROLD, J.P. (1992) - Enquête thermodynamique sur les échanges énergétiques chez quelques ectothermes (Amphibiens), *Bull. Soc. Ecophysiol. Suppl.*, **17** : 43-50.
- JOLY, P. and MIAUD, C. (1989) - Fidelity to the breeding site in the alpine newt, *Triturus alpestris*, *Behav. Process.*, **19** : 47-56.
- MIAUD, C. (1991) - Essai de synthèse sur les caractéristiques démographiques des Tritons du genre *Triturus*, *Bull. Soc. Herp. Fr.*, **59** : 1-18.
- NEWMAN R.A. (1989) - Developmental plasticity of *Scaphobius couchi* tadpoles in an unpredictable environment. *Ecol.*, **70** : 1775-1787.

J.-P. HÉROLD, H. PINSTON
Université de Franche-Comté, Faculté des Sciences,
Laboratoires d'Écologie et Physiologie animales,
Route de Gray, 25030 BESANÇON Cédex

R. GUYÉTANT
Université de Savoie, Faculté des Sciences,
Laboratoire d'Écologie,
BP 1104, 73011 CHAMBÉRY Cédex

FOOD HABITS OF THE SLOW WORM, *Anguis fragilis* (L.), IN TWO CONTRASTING ALPINE ENVIRONMENTS

by

Luca LUISELLI, Massimo CAPULA and Claudio ANIBALDI

Summary - Dietary data on food habits of two alpine populations of the slow worm, *Anguis fragilis*, living in two very different habitat types of the Tarvisio forest, northeastern Italy (a detrital cone colonized by pioneering *Pinus mugo* populations, and a mixed *Abieti-Fagetum* forest) are provided. Both populations preyed almost exclusively upon invertebrates, but are relatively generalist predators. A juvenile *Salamandra atra* was the only vertebrate dietary item recorded in this study.

Key-words : *Anguis fragilis*. Diet. Alpine environment. Italy.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Régime alimentaire de l'Orvet, *Anguis fragilis* L., dans deux environnements alpins très différents - par Luca LUISELLI, Massimo CAPULA et Claudio ANIBALDI -

L'orvet (*Anguis fragilis*) est une espèce très répandue dans la plus grande partie des régions alpines, depuis les vallées basses jusqu'à plus de 2000 m. Dans la forêt de Tarvisio (Alpes carniques, Italie du nord-est), la distribution écologique de *Anguis fragilis* est remarquablement étendue, et les populations naturelles de cette espèce peuvent se rencontrer dans des environnements différents, comme, par exemple, les prairies alpines herbacées au-delà des aires boisées (*Seslerietum-Semperviretum*) et les zones forestières à *Abieti-Fagetum*. Puisque les habitats occupés par l'orvet se distinguent par le climat, l'exposition, le type de végétations ou les communautés animales, la comparaison des régimes des différentes populations à des altitudes différentes peuvent être intéressantes. Dans cet article, sont présentées les données préliminaires concernant le régime de deux populations d'orvets vivant dans des habitats alpins de la forêt de Tarvisio : (A) un cône détritique à *Pinus mugo* et (B) une zone de forêt appartenant à l'association *Abieti-Fagetum*. Les données sur l'alimentation proviennent de l'analyse des fèces récoltées sur le terrain ou du contenu stomacal de spécimens trouvés morts (écrasés par des voitures ou des promeneurs). Dans les deux types d'habitats l'orvet se nourrit presque exclusivement d'invertébrés. Toutefois, un mâle adulte capturé dans le premier type d'habitat a été trouvé alors qu'il mangeait une jeune *Salamandra atra*. Les Oligochètes et les Pulmonés sont les types de proies les plus abondantes dans les deux habitats. Les araignées et les insectes non volants sont fréquemment capturés par les orvets de la zone A. En revanche, les Arthropodes sont rarement capturés par les orvets de la zone B.

Mots-clés : *Anguis fragilis*. Régime alimentaire. Environnement alpin. Population italienne.

I. INTRODUCTION

The slow worm, *Anguis fragilis* (L.), is a legless, live-bearing anguoid widespread and extremely abundant in most of the alpine valleys, where it occurs in very different habitat types, including the alpine pastures beyond the wooded zones, as well as the man-modified and the forested areas at the lowest elevations (e. g. see Ortner, 1977).

Despite its enormous geographic range, the slow worm is still poorly known as far dietary habits is concerned. In fact, whereas general information on the diet of *Anguis fragilis* is given in comprehensive publications such as Petzold (1971) and Dely (1981), and in more recent specific studies (Luiselli, 1992), however very little is known about the modifications of the feeding habits in relation to habitat structure and prey resource availability.

Since the alpine habitats frequented by slow worms may differ considerably in several characteristics (e.g. climate, exposure, vegetation and living communities), comparisons between diets of different *Anguis fragilis* populations may be of some interest, especially if environments with considerable differences in the above-mentioned characteristics are compared (see Heulin, 1986, and Luiselli and Anibaldi, 1991, for similar studies on *Lacerta (Zootoca) vivipara* and *Vipera berus*).

In this paper we present data on the diet of two alpine populations of the slow worm, inhabiting very different habitat types of the Tarvisio forest (Carnic Alps), a mountainous region situated at the borders between Italy, Austria and Slovenia.

II. MATERIALS AND METHODS

We studied diets of the slow worms in two contiguous areas of the Tarvisio Forest (Sella Nevea), both situated at about 1100 m elevation.

Area [A] was an alluvial cone, colonized by pioneering *Pinus mugo* populations. Area [B] was a forested zone belonging to the *Abieti-Fagetum* association. This latter habitat was clearly more damp and humid than the former one, and *Anguis fragilis* was much more abundant in habitat [B] than in habitat [A].

Dietary data came from analysis of both stomach contents of specimens found already dead in the field (see also Luiselli, 1992, for similar investigation) and faecal pellets of living specimens. Faeces were obtained from specimens captured in the field and then placed in small cages until defaecation occurred. No faecal pellet was collected from the ground. No specimen was killed specifically for this research. Since both methods (analysis of stomach contents and analysis of faecal pellets) proved to give similar results in both areas [A] and [B] (in all cases estimation of overlap : $O_{jk} > 0.85$), we pooled the results obtained with either of these methodologies.

We determined (1) the number of prey items found in the lizard guts, and (2) the frequency of apparition of each prey category in the slow worm guts. This method, already used by French authors for studying *Lacerta vivipara* diets (e. g. see Heulin, 1986), is «ethologically» relevant because it permits to measure the «custom» of a given predator to prey upon a given kind of prey.

Food niche breadth (parameter B) of both populations was calculated by using the standardized diversity measure of Levins (1968), while food niche overlap between two populations (parameter O_{jk}), with values ranging from 0 (no overlap) to 1 (total overlap) was calculated by Pianka's (1986) symmetric equation.

For statistical tests, all being two-tailed and with $\alpha = 0.05$, we used a STATGRAPHIC micro-computer package.

III. RESULTS AND DISCUSSION

Forty-three specimens from habitat [A] and sixty-one from habitat [B] were examined, obtaining respectively 67 and 66 prey items. The mean number of prey per stomach was 1.56 (habitat [A]) and 1.08 (habitat [B]). These means differed significantly (Student t-test, $P < 0.05$), thus suggesting that the apparent mean food intake was higher in slow worms from the alluvial cone.

The food composition of the two studied population is summarized in table 1.

Table 1 : summary of the dietary data obtained by analysing stomach contents and faecal pellets of two alpine populations of the slow worm, *Anguis fragilis*.

N, and %N = number, and relative frequency, of prey items found in the slow worm guts. F = frequency of apparition (in percentage) of the prey categories in the slow worm guts.

Prey Type	Habitat [A]			Habitat [B]		
	N	%N	F	N	%N	F
<i>Salamandra atra</i> Juv.	1	1,5	2,3	-	-	-
Oligochaeta	6	8,9	13,9	19	28,8	27,8
Pulmonata	7	10,4	11,6	28	42,4	39,3
Isopoda	17	25,4	30,2	6	9,0	6,5
Araneidae	11	16,4	18,6	2	3,0	1,6
Coleoptera <i>adults</i>	2	3,0	4,6	1	1,5	1,6
Coleoptera <i>larvae</i>	-	-	-	1	1,5	1,6
Hymenoptera	3	4,5	4,6	-	-	-
Diptera	3	4,5	4,6	-	-	-
Lepidoptera <i>larvae</i>	2	3,0	4,6	-	-	-
Homoptera	-	-	-	3	4,5	1,6
Blattoidea	2	3,0	4,6	-	-	-
Dermaptera	5	7,4	6,9	2	3,0	3,3
Unidentified	8	11,9	-	4	6,0	-
TOTAL	67	100,0	-	66	100,0	-

In both habitats, the slow worm diet is primarily composed of ground-dwelling invertebrates, though a juvenile *Salamandra atra* was eaten by an adult male *Anguis fragilis*, captured at the border of a *Pinus mugo* population, in habitat type [A]. The salamander was the largest prey item found in the examined slow worm sample. Interestingly, this kind of prey is also frequently preyed by juvenile *Vipera berus* (Luiselli *et al.*, 1995), a sympatric snake.

The taxonomical composition of the diet of the two studied populations differed remarkably in both the percent frequency of each prey category (χ^2 , $P < 0.01$) and the frequency of apparition in lizard guts (χ^2 , $P < 0.05$).

The food niche breadth was significantly wider (matrix correlation, non parametric Mantel test, $P < 0.05$) in slow worms from habitat [A] than in those from habitat [B] ($B = 0.59$ versus 0.32), and the measure of food niche overlap evidenced a relatively low similarity in the respective trophic spectra ($O_k = 0.55$).

Moreover, earthworms and slug-snails - that are common prey of several studied slow worm populations (e.g. see Petzold, 1971; Luiselli, 1992) - were 62% of the total diet (and about 95% of the ingested biomass) of forest *Anguis fragilis*, but only 19% (and less than 40% of the ingested biomass) of the diet of slow worms from the alluvial cone (in both cases, $P < 0.01$, χ^2 test). In this latter habitat, conversely, the slow worms tended to prey more frequently upon ground-dwelling arthropods, mainly Isopoda and Arachnida species (table 1).

In conclusion, this study suggests that slow worms are rather generalist predators, that use several of the most available prey resource (of adequate size) in the environment. Although we were not able to measure exactly the relative density of the various prey taxa in the two environments, our preliminary investigations indicate that slug-snails and earthworms were at least three times more common in the damp-closed forest rather than in dry, sunny alluvial cones (Capula *et al.* unpublished data). These preliminary data were made by counting the numbers of earthworms and slug-snails encountered during standardized routes carried out in the two habitat types immediately after prolonged rainy periods, that are the periods of highest above-ground activity of these ground-dwelling invertebrates.

Acknowledgements - this study was carried out contextually to field research on alpine snake (*Vipera berus*, *Natrix natrix*, *Coronella austriaca*) behaviour. We thank our co-workers in the field for helpful advice during several steps of the research, and Prof. Ernesto Capanna (University of Rome «La Sapienza») for having contributed in financially assisting our research. The study, was supported by M.U.R.S.T. (40%) and C.N.R. grants attributed to Prof. E. Capanna. Finally, we thank an anonymous reviewer for the very constructive critical comments on an earlier draft of this manuscript.

REFERENCES

- DELY, O. (1981) - *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 - Blindschleiche. In Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Vol. I, Echsen I (W. Boehme, ed.), pp. 241-258. Wiesbaden, Akademische Verlagsgesellschaft.
- HEULIN, B. (1986) - Régime alimentaire estival et utilisation des ressources trophiques dans trois populations de *Lacerta vivipara*. *Acta Oecologica Generalis*, 7 : 135-150.
- LEVINS, R. (1968) - Evolution in changing environments : Some theoretical explorations. Princeton University Press, Princeton, IX + 120 pp.
- LUISELLI, L. (1992) - The diet of the slow worm, *Anguis f. fragilis* Linnaeus, 1758, in the Tarvisio Forests (Carnic Alps, NE Italy) (Squamata : Sauria : Anguinae). *Herpetozoa*, 5 : 91-94.
- LUISELLI, L. M., ANIBALDI, C. (1991) - The diet of the adder (*Vipera berus*) in two alpine environments. *Amphibia-Reptilia* 12 : 214-217.
- LUISELLI, L. M., ANIBALDI, C. and CAPULA, M. (1995) - The diet of juvenile adders (*Vipera berus*) in alpine habitat. *Amphibia-Reptilia*, 16, in press.
- ORTNER, P. (1977) - Tierwelt der Sudtirol. Athesia, Bolzano = Bozen.
- PETZOLD, H.-G. (1971) - Blindschleiche und Scheltopusik. Die Neue Brehm Bucherei, Vol. 448. A. Ziemsen, Wittenberg.
- PIANKA, E.R. (1986) - Ecology and natural history of desert lizards. Princeton University Press, Princeton. 208 pp.

L. LUISELLI and M. CAPULA
Department of Animal and Human Biology
University of Rome «La Sapienza»,
via A. Borelli 50, I-00161 ROME (Italy)

C. ANIBALDI
P. za Vescovio 5, I-00199 ROME (Italy)

COMPARAISON DES CYCLES ANNUELS D'ACTIVITÉ DE *Vipera aspis* ET *Vipera berus* (OPHIDIA, VIPERIDAE) DANS UNE STATION DES PRÉALPES BERNOISES (OUEST DE LA SUISSE)

par

Jean-Claude MONNEY

Résumé - Dans une zone de contact entre *Vipera aspis* et *Vipera berus*, à une altitude de 1400 à 1600 m environ, les cycles annuels d'activité de ces deux espèces présentent les caractéristiques suivantes: la durée globale de la période active est plus faible chez *V. berus* que chez *V. aspis*, la différence étant plus marquée chez les femelles reproductrices, resp. 148 et 200 jours, que chez les mâles, resp. 191 et 209 jours; les activités sexuelles printanières sont plus précoces chez *V. aspis* et ne chevauchent que rarement celles de *V. berus*; les accouplements automnaux n'ont lieu que chez *V. aspis*; les pelliades femelles, qui se reproduisent tous les 2, 3 ou 4 ans, mettent bas au mois de septembre, soit un mois plus tôt que les aspics, qui se reproduisent au plus tous les 3 ou 4 ans. Les pelliades mâles muent 2 ou 3 fois par an, la première mue étant prénuptiale, et les aspics mâles 2 fois par an, la première mue étant postnuptiale. Les femelles aspics reproductrices ne muent qu'une seule fois par an, les pelliades 1 ou deux fois par an. Dans cette zone de contact, *V. aspis* semble être à la limite de ses possibilités de reproduction et ses cycles sexuels sont identiques à ceux observés en Loire-Atlantique, à la limite nord de l'aire de répartition de cette espèce.
Mots-clés : Cycle annuel. Mue. Reproduction. *Reptilia*. *Vipera*.

Summary - The annual activity of *Vipera aspis* and *Vipera berus* are compared in a subalpine contact area at 1400-1600 m in western Switzerland. Activity period is shorter in *V. berus* than in *V. aspis*, respective differences being greater in mature females (148 and 200 days) than in males (191 and 209 days). Spring mating is earlier in *V. aspis*, and rarely overlaps that of *V. berus*; autumnal copulation only occurs in *V. aspis*. Female *V. berus* only reproduce once every 2, 3 or 4 years, giving birth to young in September, a month before *V. aspis*, which reproduce no more than once in 3 or 4 years. Male *V. berus* moult two or three times a year, the first being prenuptial, while pregnant females moult once or twice; *V. aspis* males moult twice yearly, the first being postnuptial, while pregnant females moult only once. *Vipera aspis* appears to be at its reproductive limit, for the sexual cycle is identical to northern limit of the species range.

Key-words : Annual Cycle. Moulting. Reproduction. *Reptilia*. *Vipera*.

I. INTRODUCTION

La vipère aspic et la vipère pelliade sont parmi les serpents dont la biologie est la mieux connue en raison des nombreux travaux qui leur ont été consacrés. En France, *V. aspis* a surtout été étudiée en plaine, dans l'Indre (Rollinat, 1934), en Loire-Atlantique (Saint Girons, 1947, 1952, 1957; Naulleau, 1966, 1969), et en Vendée (Duguy, 1963), mais également en montagne, dans les Pyrénées (Duguy, 1972; Saint Girons, 1972-73). En Italie, c'est également en plaine que l'espèce est la mieux connue (Dolce *et al.*, 1982; Luiselli et Agrimi, 1991), alors qu'en Suisse, elle a été essentiellement étudiée dans le Jura (Moser *et al.*, 1984; Flatt et Dummermuth, 1993; Droz, 1994) et les Préalpes (Naulleau, 1973; Monney, 1990, 1992, 1993), et dans une moindre mesure en plaine, dans les cantons de Genève (Berger, 1975) et de Vaud (Perret-Gentil et Estoppey, 1977). Les travaux concernant *V. berus*, serpent dont l'aire

de répartition est immense (Saint Girons, 1980), sont encore plus nombreux. Cette espèce a essentiellement été étudiée en plaine, au Danemark (Volsoe, 1944), en France (Saint Girons, 1952, 1975; Naulleau, 1981), en Finlande (Viitanen, 1967), en Angleterre (Prestit, 1971), en Pologne (Pomianowska-Pilipiuk, 1974), en Suède (Andren et Nilson, 1981, 1983; Forsman et As, 1987; Madsen et Stille, 1988), et en Allemagne (Biella et Völkel, 1987), mais également en montagne, en Suisse (Saint Girons et Kramer, 1963; Neumeyer, 1984; Moser, 1988) et en Italie (Luiselli, 1992, 1993; Luiselli et Anibaldi, 1991; Zuffi, 1992). Ces nombreux travaux ont mis en évidence des facultés adaptatrices importantes chez ces deux espèces. Suivant le climat de la région, la durée de la période active et le cycle sexuel des femelles présentent des variations très importantes.

Parmi ces nombreux travaux, seul Saint Girons (1975) a comparé les cycles annuels d'activité et la reproduction chez ces deux espèces réunies dans une même région de plaine, à la limite nord-ouest de l'aire de répartition de *V. aspis*. Une telle situation, peu fréquente en montagne, demeurerait jusqu'ici mal connue, ce qui nous a incité à effectuer ce travail.

II. TERRAIN D'ÉTUDE ET MÉTHODE

L'essentiel de nos données a été récolté dans une petite vallée préalpine, sur une surface d'environ 40 ha située à une altitude s'échelonnant de 1400 à 1600 m, dans l'étage subalpin inférieur. Il s'agit d'un versant exposé au sud-est, comprenant deux cônes de déjection torrentiels colonisés par une mosaïque d'associations végétales, des pâturages et des prairies humides parsemés localement de murgiers, et une forêt d'épicéas. Cinq espèces de reptiles et 3 espèces d'amphibiens habitent ce milieu. Il s'agit de *Vipera aspis*, *Vipera berus*, *Coronella austriaca*, *Lacerta vivipara*, *Anguis fragilis*, *Salamandra atra*, *Rana temporaria* et *Bufo bufo*. Les 40 ha étudiés correspondent à la zone de contact relativement étroite (moins d'un kilomètre de large) entre les deux espèces de vipères. La syntopie n'y est pas totale, mais les deux espèces occupent les mêmes habitats (Monney, en prép.). Plus bas dans la vallée, *V. aspis* est, à de très rares exceptions près, seule présente, alors qu'au delà de cette zone de contact, seule *V. berus* peut se maintenir. Cette ligne de démarcation ne correspond pas à un gradient altitudinal, mais bien plutôt à un changement progressif de l'exposition du milieu, qui de Sud au bas de la vallée, devient Est dans sa partie supérieure, avec tous les changements climatiques et floristiques que cela implique. *V. aspis* est présente et se reproduit à plus de 1900 mètres d'altitude sur le versant exposé plein Sud, altitude bien supérieure à celle de la zone de contact (Monney, 1991).

Les deux vipères ont un régime alimentaire varié et très semblable. Outre plusieurs espèces de micromammifères, elles consomment régulièrement *L. vivipara* et *R. temporaria* (Monney, 1993). Le mélanisme, fréquent chez les deux espèces de vipères, se rencontre également chez *L. vivipara* (Cavin, 1993).

Les résultats présentés se basent sur un total de 3950 observations de vipères réalisées sur le terrain de 1987 à 1993. Nous avons marqué individuellement et de façon durable par coupe d'écaillés sous-caudales (Blanchard et Finster, 1933) 173 *V. aspis* adultes (79 mâles et 94 femelles) et 74 *V. berus* (27 mâles et 47 femelles). Les

lésions sont soigneusement recouvertes d'un pansement liquide (Acutol liquide) immédiatement après l'intervention pour éviter une éventuelle infection. Pour vérifier la fréquence des mues et pour identifier à distance les individus, un numéro est dessiné dorsalement sur l'arrière train du serpent à l'aide d'une peinture paysanne. Une couleur rouge est utilisée pour les vipères péliades et une blanche pour les vipères aspics. Les anomalies de l'écaillage et la disposition des écailles céphaliques sont également relevées. Afin de préciser les déplacements des vipères, quelques individus ont été équipés d'émetteurs intragastriques (Moser, 1988). Seules les vipères adultes sont prises en compte dans ce travail. Nous distinguons trois catégories de serpents: les mâles, les femelles reproductrices et les femelles non reproductrices. L'état sexuel des femelles est déterminé par palpation des follicules ovariens ou des embryons. Un suivi régulier des femelles reproductrices en fin de gestation nous a permis de préciser les dates des parturitions sur le terrain. En 1991 cependant, 8 femelles de chaque espèce sont maintenues dans des enclos de plein-air 1 ou 2 semaines avant les parturitions. Le test exact de Fisher est utilisé pour la comparaison interspécifique des cycles sexuels des femelle.

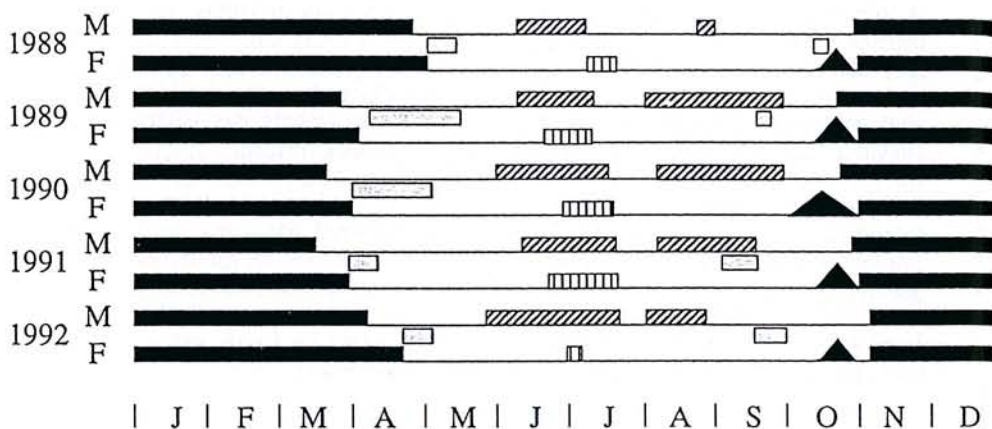
III. RÉSULTATS

A - Période d'activité

Les dates des premières sorties sont identiques pour les mâles des deux espèces. Elles peuvent varier considérablement d'une année à l'autre suivant l'importance de la couverture neigeuse au niveau des sites d'hivernage (fig. 1). On constate ainsi un décalage d'un mois entre 1988 et 1989, les premières sorties ayant lieu respectivement à la fin avril et à la fin mars. Chez les deux espèces, les mâles émergent de leur abri d'hivernage plus tôt que les femelles reproductrices, la différence étant beaucoup plus marquée chez *V. berus*. Les femelles de cette espèce émergent en moyenne 40 jours après la sortie des mâles, les aspics femelles en moyenne 11 jours après les mâles. Le cas des femelles non reproductrices est plus difficile à étudier étant donné le cycle sexuel pluriannuel observé chez les deux espèces. D'une manière générale, les femelles aspics non reproductrices tendent à émerger plus tardivement que les femelles reproductrices, en moyenne 18 jours après les mâles, et c'est l'inverse pour les péliades femelles, en moyenne 25 jours après les mâles.

Chez *V. aspis*, les dernières sorties ont lieu la dernière semaine d'octobre et la première de novembre si les conditions météorologiques le permettent. Il n'y a guère de différence entre mâles et femelles reproductrices, ces dernières et leurs nouveaux tendant à s'exposer plus longtemps à l'extérieur que les mâles, en raison notamment de leur activité trophique non exceptionnelle à cette période. Chez les mâles, la télémétrie nous a permis de mettre en évidence des différences individuelles considérables. En 1990 par exemple, un mâle regagne son site d'hiver et ne s'expose plus dès le 10 septembre, alors que le dernier mâle observé à l'extérieur cette même année l'est le 24 octobre.

V. aspis



V. berus

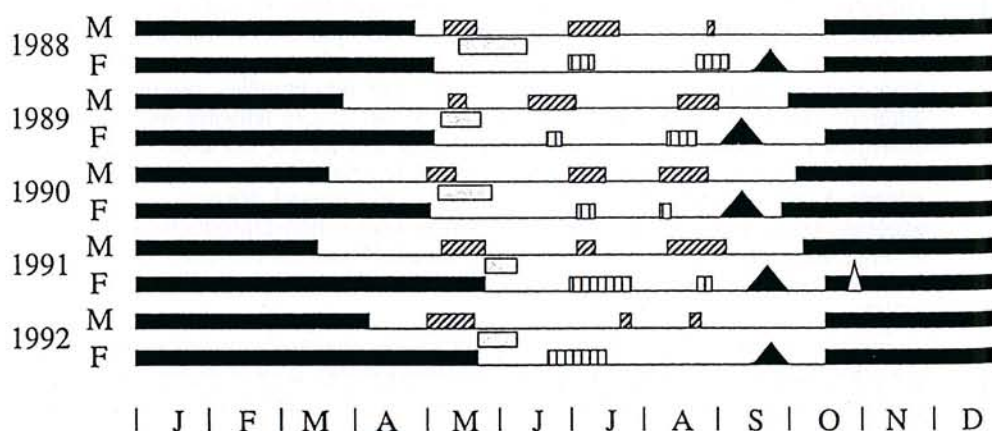


Figure 1 : cycles annuels d'activité de *Vipera berus* et de *Vipera aspis* dans l'Obernad bernois, 1400-1600 m d'altitude.

L'entrée en hivernage des péliades est un peu plus précoce et aucun individu de cette espèce n'est observé à l'extérieur après le 15 octobre. La différence entre les sexes est faible et moins importante que les différences individuelles.

La durée globale de la période active est plus faible chez *V. berus* que chez *V. aspis*. De 1988 à 1992, elle est en moyenne de 191 et 209 jours, respectivement pour les mâles péliades et aspics, et de 148 et 200 jours, respectivement pour les femelles péliades et aspics. La différence interspécifique est donc de 2 à 3 semaines pour les mâles, et elle est deux fois plus importante pour les femelles, de l'ordre d'un mois et demi.

B - Mues

1. Mâles péliades

Les péliades mâles muent 2 ou 3 fois par an, en mai, en juin-juillet et en août-septembre (N=48). La première mue est toujours prénuptiale et est observée au plus tôt le 1er mai (1990, 1992) et au plus tard le 24 mai (1991). Pour une même année, cette mue n'est pas toujours synchrone et nous relevons des différences en relation avec la date de la première sortie du serpent, et donc des conditions d'enneigement de son site d'hivernage. En 1991, le premier mâle mue le 6 mai (première sortie le 15 mars) et le dernier le 24 mai (première sortie le 3 avril), soit 18 jours plus tard. Pour un même individu, la périodicité des mues peut varier d'une année à l'autre. Le Mâle N° 5 par exemple mue 3 fois en 1989 et 1991 et 2 fois seulement en 1990.

2. Mâles aspics

Les aspics mâles muent 2 fois par an (N=63). La première mue est toujours postnuptiale et n'est pas du tout synchrone. Elle s'étale de la fin-mai - début-juin à la mi-juillet environ. La deuxième phase de mue a été observée dès le mois d'août et jusqu'au début octobre. Nos observations ne nous permettent pas d'exclure que dans quelques cas, un mâle puisse muer 3 fois par année, en juin, en août et en septembre-octobre.

3. Femelles péliades

Les femelles péliades reproductrices muent 1 ou 2 fois par an, à la fin juin-début juillet et en août-début septembre (N=31). Parmi les femelles les mieux connues (N=22), 55% muent 2 fois et 45% 1 fois, à des dates relativement synchrones pour une même année. A noter qu'une même femelle peut muer 1 ou 2 fois suivant l'année considérée. C'est le cas notamment des femelles N° 8 et 35, qui mue 2 fois respectivement en 1988 et 1991, et 1 seule fois respectivement en 1991 et 1989.

Les femelles péliades non reproductrices muent également 1 ou 2 fois par an, aux mêmes périodes environ que les femelles reproductrices (N=18). Seule la femelle 29 fait exception en 1991 en ne muant qu'une seule fois tardivement, au mois d'août.

4. Femelles aspics

Les femelles aspics reproductrices ne muent qu'une seule fois par an, à la fin juin - début juillet (N=43). La synchronisation de ce phénomène, pour des femelles occupant le même site de gestation, peut être remarquable. En 1989 par exemple, 4 femelles muent entre le 21 et le 26 juin, et 3 autres entre le 6 et le 10 juillet. En 1990, une femelle dont la parturition a été particulièrement précoce cette année là a mué une quinzaine de jours avant ses congénères.

Les femelles aspics non reproductrices muent également 1 seule fois par année, un peu plus tard et de façon moins synchrone que les femelles reproductrice, en juillet-août (N=26). Il n'est pas exclu que dans quelques cas, une femelle mue une seconde fois au cours de l'année.

C - Reproduction

1. Activités sexuelles

Chez les deux espèces, le début des activités sexuelles coïncide avec la sortie d'hivernage des femelles reproductrices. Ces activités sont donc plus précoces chez *V. aspis* que chez *V. berus*.

Chez *V. aspis*, ces activités peuvent débuter dès la fin du mois de mars, comme c'est le cas en 1990 et 1991, et s'étendre jusqu'à la mi-mai (1988 et 1989). En 1988, ces activités n'ont débuté qu'au début du mois de mai, et ce en raison de la couverture neigeuse importante qui retarda les premières sorties.

Chez *V. berus*, ces activités ont lieu environ un mois plus tard et coïncident avec la première mue des mâles. Elles ne débutent jamais avant le mois de mai et peuvent s'étendre jusqu'à la mi-juin (12 juin en 1988). Le chevauchement interspécifique de ces activités est faible en 1988 et 1989, respectivement 1 et 10 jours, et nul les trois années suivantes. Des activités sexuelles automnales, en septembre ou en octobre, ne sont observées que chez *V. aspis*, et ce en 1988, 1989, 1990 et 1992.

2. Parturitions

La date des parturitions n'a pas toujours pu être déterminée avec précision sur le terrain. Chez *V. aspis*, la parturition la plus précoce est observée le 30 septembre 1990, et la plus tardive le 31 octobre 1991. Mis à part en 1990 où 3 femelles mettent bas avant le 8 octobre, toutes les autres parturitions chez cette espèce ont lieu durant les 2 (1988 et 1992) ou les 3 (1989 et 1991) dernières semaines d'octobre (N=26). Les variations individuelles peuvent être importantes, de l'ordre de 3 semaine par exemple en 1990 (30 septembre et 22 octobre).

Chez *V. berus*, les parturitions ont lieu en moyenne un mois plus tôt que chez *V. aspis* (N=25) et ne s'effectuent pas sur une période de temps plus courte. Les plus précoces sont observées les premiers septembre 1989 et 1990, et la plus tardive le 30 septembre 1991. Une femelle capturée à 1 km 200 de la zone de contact entre les deux espèces, à une altitude de 1900 m, ne donne naissance à ses jeunes que le 24 octobre 1991.

3. Cycles de reproduction

Si le cycle sexuel des mâles est annuel, il n'en est pas de même pour les femelles. Nos observations de 1987 à 1993 nous permettent de préciser la fréquence à laquelle se reproduisent les femelles des deux espèces. Nous avons déterminé 18 cycles sexuels pour *V. aspis* et 11 pour *V. berus*. *V. aspis* se reproduit tous les 3 ans (83%), et parfois tous les 4 ans (17%), donc en moyenne tous les 3.2 ans. Quant à *V. berus*, elle se reproduit tous les 2 ans (36.5%), tous les 3 ans (45.5%) ou tous les 4 ans (18%), donc en moyenne tous les 2.8 ans. La différence entre les 2 espèces est significativement différente (Test exact de Fisher, $p = 0.015$). *V. aspis* est physiologiquement incapable de se reproduire tous les 2 ans, ce qui n'est pas le cas de *V. berus*, mieux adaptée à des climats rigoureux (Saint Girons, 1975 ; Naulleau, 1986). Bien que moins bien documenté, nous avons constaté que *Coronella austriaca*, également présente dans la zone de contact, pouvait se reproduire tous les 2 ans.

IV. DISCUSSION

Comme nous l'avons déjà relevé, la durée de la période active dépend pour une bonne part des conditions météorologiques printanières et automnales, et principalement des conditions d'enneigement des sites d'hivernage. Ainsi les variations d'une année à l'autre peuvent être importantes. Les différences interspécifiques sont considérables et il est intéressant de constater que l'espèce la mieux adaptée au climat rigoureux a une période d'activité plus courte. La différence est particulièrement importante pour les femelles reproductrices et semble liée aux besoins physiologiques très différents de ces deux espèces. Les femelles aspics ont avantage à sortir de leur abri tôt au printemps. D'une part les mâles de cette espèce sont prêts à s'accoupler dès leurs premières sorties, d'autre part ces femelles s'alimentent les jours qui suivent leur émergence et peuvent ainsi apporter un supplément d'énergie pour la vitellogenèse printanière (Saint Girons, 1957; Naulleau, 1986). L'entrée en hivernage très tardive de ces femelles est due à la longue gestation chez cette espèce et donc à des parturitions très tardives. Le fait que nous n'ayons jamais trouvé de femelles gestantes au printemps semble démontrer que toutes ont eu le temps de mettre bas avant d'hiverner, ou alors que la mortalité durant l'hiver des femelles n'ayant pas eu le temps de faire les petits en automne est importante, phénomène déjà signalé dans la littérature (Saint Girons, 1957, 1975; Duguy, 1963; Saint Girons et Kramer, 1963; Saint Girons et Duguy, 1973). La période de gestation nettement plus courte observée chez les péliades femelles reproductrices font que ces vipères ne sont pas soumises aux mêmes contraintes physiologiques. Cependant, cette espèce ne se reproduisant pas régulièrement tous les deux ans, ce qui augmenterait considérablement sa fécondité, il demeure étonnant que les femelles n'émergent pas plus tôt au printemps pour prolonger la période d'alimentation. Au contraire, nous avons souvent eu l'impression que c'était l'activité des mâles, leur recherche active d'une partenaire, qui semblait induire la sortie de ces femelles, ce qui n'exclut évidemment pas l'émergence des femelles en l'absence de mâles. Dans tous

les cas, nos contrôles quotidiens des principaux sites d'hivernage exclut des sorties généralisées plus précoces de ces femelles et qui nous auraient échappé. Pour les mâles péliades au contraire, ce sont bien des raisons physiologiques, en l'occurrence la spermiogenèse vernale et la mue, qui semble induire des sorties très précoces d'hivernage (Saint Girons, 1975). Des sorties tardives pourraient signifier l'impossibilité de s'accoupler avec des femelles, étant donné que la date de l'ovulation est fixe et relativement précoce (fin mai début juin, Saint Girons, 1975; Naulleau, 1981). S'il est bien connu que chez les deux espèces la sortie des mâles précède celle des femelles (Duguy, 1963; Viitanen, 1967; Prestt, 1971; Saint Girons, 1975), la différence que nous observons chez *V. aspis* est relativement faible, alors que nous n'avons pas connaissance d'un décalage de plus d'un mois chez *V. berus*. Faut-il voir là le résultat d'une pression de sélection en faveur d'une meilleure séparation dans le temps des accouplements chez ces deux espèces, diminuant ainsi les risques d'hybridation? Saint Girons (1975) a en effet constaté que l'hybridation pouvait exceptionnellement se réaliser en nature. L'absence d'hybrides bien reconnaissables sur notre terrain, outre le fait que les mâles réagissent spécifiquement à l'odeur des tégument des femelles et que les sites d'hivernage ne sont souvent pas les mêmes, s'explique pour une bonne part par le chevauchement très faible voir nul des activités sexuelles chez ces deux espèces. Le fait de ne considérer que les femelles reproductrices explique d'autre part en partie les différences intersexuelles plus ou moins importantes dans les dates de sortie, les femelles aspics non reproductrices émergeant en moyenne plus tard que les reproductrices, l'inverse étant observé chez les péliades. En ce qui concerne les activités sexuelles automnales chez *V. aspis*, il est intéressant de relever que malgré les conditions de vie relativement extrêmes pour cette espèce, elles ont lieu régulièrement, en septembre ou même en octobre.

Pour *V. berus* mâle, la durée de la période active d'environ six mois et demi correspond à celle observée dans d'autres stations de montagne en Suisse, à des altitudes souvent supérieures (Saint Girons et Kramer, 1963; Neumeyer, 1984; Moser, 1988). En Loire-Atlantique, au Danemark et en Angleterre, elle est un peu plus longue, environ sept mois (Saint Girons, 1957; Volsoe, 1944; Prestt, 1971). Les activités sexuelles, qui comme nous l'avons dit, coïncident avec la première mue des mâles, sont nettement plus tardives qu'en plaine (environ 1 mois de différence). Il en est de même pour les parturitions qui peuvent déjà avoir lieu au mois d'août en Loire-Atlantique et au Danemark, alors qu'aux Grisons, elles sont plus tardives que dans notre station. Le cycle sexuel des femelles est très variable dans notre station. En moyenne bi- ou triennal, il devient parfois quadriennal. En plus des différences individuelles, les causes de ces variations pourraient être d'ordre trophique, la disponibilité en proies des différents terrains de chasse pouvant varier, ou alors d'ordre microclimatique, les possibilités d'insolation ou le nombre d'heures d'ensoleillement des différents sites n'étant pas les mêmes. Le cycle que nous observons est très semblable à celui décrit par Saint Girons et Kramer (1963) en montagne, en moyenne bi- ou triennal. L'espèce semble par contre se reproduire plus régulièrement en plaine: cycle annuel ou biennal au Danemark (Volsoe, 1944), en moyenne biennal en Finlande (Viitanen, 1967), en Angleterre (Prestt, 1971), en France (Saint Girons, 1975) et en Suède (Nilson, 1981). De même en Italie, à une altitude de 1100 m, le cycle est en moyenne biennal, mais non rarement annuel ou triennal (Capula et Luiselli, 1992, 1994).

Pour *V. aspis*, le cycle annuel d'activité est très différent de celui observé dans les Pyrénées entre 1800 et 2400 m d'altitude (Duguy, 1972). La période active est plus longue (environ 1 mois de plus), les activités sexuelles sont plus précoces, et les parturitions sont nettement plus tardives (entre 15 jours et 1 mois de différence). Malgré l'altitude très élevée, les conditions climatiques des Pyrénées, essentiellement l'insolation estivale, semblent être beaucoup plus favorables à l'espèce, lui permettant de raccourcir considérablement la durée de la gestation et ainsi de se reproduire plus régulièrement, en moyenne tous les deux ans (Saint Girons, 1972-73). Le cycle sexuel des femelles aspics de l'Oberland bernois, au plus triennal ou quadriennal, est également différent de celui observé dans les Préalpes fribourgeoises (Monney, 1990) et le Jura (Flatt et Dummermuth, 1993), en moyenne bi- ou triennal. Il correspond à celui décrit par Saint Girons en plaine, à la limite nord-ouest de l'aire de répartition de l'espèce. Dans les deux cas, nous nous trouvons dans une zone de contact entre les deux espèces de vipères. En résumé, voici les principales différences et similitudes quant aux cycles annuels d'activité de *V. berus* et de *V. aspis* à la limite latitudinale (Loire-Atlantique) et altitudinale (Oberland bernois) de l'aire de répartition de *V. aspis* (tab. 1) :

1. Pour les deux espèces, la durée de la période active est en moyenne plus courte en montagne, la différence étant très marquée pour les femelles péliades reproductrices.
2. Les dates des premières sorties sont plus variables en montagne qu'en plaine, en corollaire avec les conditions d'enneigement.
3. Dans les deux stations, la première mue des mâles est pré-nuptiale chez *V. berus*, post-nuptiale chez *V. aspis*.
4. Dans les deux stations, les activités sexuelles sont plus précoces chez *V. aspis* que chez *V. berus*.
5. Les activités sexuelles chez *V. berus* sont en moyenne plus tardives en montagne qu'en plaine, en relation avec la mue des mâles plus tardive également.
6. Les activités sexuelles chez *V. aspis*, printanières et automnales, ont lieu aux mêmes dates en montagne et en plaine.
7. Les parturitions sont plus tardives en montagne, la différence étant plus nette chez *V. berus*.
8. Pour les deux espèces, les cycles sexuels des femelles sont très proches en plaine et en montagne, bien que la périodicité semble moins régulière chez *V. berus* en montagne.
9. Le nombre de mues par année, hormis chez les mâles *berus*, est en moyenne supérieur en Loire-Atlantique. Les femelles aspics reproductrices ne muent qu'une seule fois par année en montagne, 1 ou 2 fois en Loire-Atlantique, les mâles aspics respectivement 2 fois et 2 ou 3 fois, les femelles *berus* resp. 1 ou 2 fois et 2 fois.

Les parturitions très tardives et le cycle sexuel pluriannuel de *V. aspis* semblent indiquer que cette espèce est à la limite de ses possibilités de reproduction dans notre station. Au delà de cette zone de contact, les parturitions chez *V. berus* sont repoussées au mois d'octobre et *V. aspis* n'aurait donc pas le temps de mettre bas avant l'hiver. Les parturitions tardives décrites par Neumeyer dans les Grisons semblent également démontrer que *V. aspis* ne pourrait pas se maintenir dans ces régions.

Tableau 1 : comparaison des cycles annuels d'activité de *Vipera aspis* et *Vipera berus* en Loire-Atlantique de 1972 à 1974 (Saint Girons, 1975) et dans l'Oberland bernois de 1988 à 1992. Les femelles considérées sont les femelles reproductrices et les dates des mues entre parenthèses sont celles des individus ayant mué plus d'une ou deux fois.

	Mâles aspics Loire-Atl.	Mâles aspics Ob. bernois	Fem. aspics Loire-Atl.	Fem. aspics Ob. bernois	Mâles bérus Loire-Atl.	Mâles bérus Ob. bernois	Femelles bérus Loire-Atl.	Femelles bérus Ob. bernois
Première observation	Fin mars	Du 15 mars au 26 avril	Fin mars-début avril	Du 30 mars au 2 mai	Du 14 mars au 23 mars	Du 15 mars au 26 avril	Début avril	Du 2 mai au 24 mai
Première mue	Fin mai-juin (Mai)	Du 25 mai au 24 juillet	Fin juin-début juillet (Mai)	Du 21 juin au 21 juillet	Du 9 avril au 26 avril	Du 1er mai au 24 mai	Du 1er juin au 15 juin	Du 20 juin au 26 juillet
Deuxième mue	Août-début sept. (Juillet)	Du 2 août au 15 octobre	(Août)	-	Fin juillet-début août	Du 13 juin au 23 juillet	Du 15 août au 22 août	(Du 10 août au 6 septembre)
Troisième mue	(Septembre)	-	-	-	-	Du 8 août au 5 septembre	-	-
Act. sex. print.	Du 27 mars au 11 mai	Du 30 mars au 16 mai			Du 26 avril au 10 mai	Du 5 mai au 12 juin		
Act. sex. aut.	Septembre-début octobre	Du 3 septembre au 16 octobre			-	-	-	-
Parturition								
			Du 21 sept. au 20 octobre	Du 30 septembre au 31 octobre			Du 23 août au 28 août	Du 1er sept. au 30 septembre
Dernière obs.	Fin octobre	Du 21 octobre au 5 novembre	Fin octobre	Du 16 octobre au 5 novembre	Fin octobre	Du 1er octobre au 16 octobre	Fin octobre	Du 27 septembre au 15 octobre
Période active moyenne	226 jours	209 jours	214 jours	200 jours	226 jours	191 jours	204 jours	148 jours

Remerciements - Cette étude a pu être réalisée grâce à la collaboration de nombreuses personnes. J'adresse mes sincères remerciements à mon directeur de thèse, le Prof. Claude Mermod, au Prof. Hubert Saint Girons, pour ses conseils et pour la correction du manuscrit, à Lionel Cavin, pour sa collaboration sympathique sur le terrain, au Dr Andreas Moser, pour m'avoir initié à la télémétrie, au Dr Guy Naulleau, pour sa visite sur le terrain et ses conseils judicieux, à Madame Jacqueline Moret du Centre de Calcul de l'Université de Neuchâtel, au Dr Luca Luiselli, pour l'intérêt qu'il porte à mes recherches et pour son amicale collaboration. Un merci tout particulier à ma compagne Angèle et à mon fils Ludovic, pour les très nombreux week-ends passés sur le terrain, et à Mr François Reichenbach de Vuadens, pour m'avoir mis gratuitement à disposition son chalet d'alpage. Cette étude n'aurait pu se réaliser sans les autorisations de capture et de marquage décernées par le canton de Berne et sans le soutien financier du Fonds de la Loterie du canton de Berne, ainsi que de la Ligue bernoise pour la Protection de la Nature et de la Ligue Suisse pour la Protection de la Nature. Je les remercie vivement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDREN, C. and NILSON, G. (1981) - Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus*. *Biol. Journ. Linn. Soc.* **15** : 235-246.
- ANDREN, C. and NILSON, G. (1983) - Reproductive tactics in an Island population of adders, *Vipera berus* (L.), with a fluctuating food resource. *Amphibia-Reptilia*. **4** : 63-79.
- BERGER, O. (1975) - Les serpents de la région genevoise et étude d'une population de *Vipera aspis aspis* (L.). Travail de diplôme, Université de Genève, département de biologie animale. 58 pp.
- BIELLA, H.-J. and VÖLKL, W. (1987) - Beobachtungen zur saisonalen und diurnalen Aktivität der Kreuzotter (*Vipera b. berus* (L.)) (Reptilia, Serpentes, Viperidae). Zoologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden. **43** : 41-48.
- BLANCHARD, F.N. and FINSTER, E.B. (1933) - A method of marking living snakes for futur recognition, with discussion of some problems and results. *Ecology*. **14** : 334-347.
- CAPULA, M. and LUISELLI, L. (1992) - Ecology and phenology of *Vipera berus* populations (Reptilia: Viperidae) from eastern Italian Alps. Proc. Sixth Ord. Gen. Meet. S.E.H., Budapest 1991, Korsos and Kiss eds. 1992 : 95-99.
- CAPULA, M. et LUISELLI, L. (1994) - Reproductive strategies in alpine adders, *Vipera berus*. The black females bear more often. *Acta Oecologica*, **15** : 207-214.
- CAVIN, L. (1993) - Structure d'une population subalpine de lézards vivipares (*Lacerta vivipara* Jacquin, 1787). *Rev. Suisse de Zool.* **100** : 357-371.
- DOLCE, S., LAPINI, L., STERGULC, F. (1982) - Contributo preliminare allo studio dell'erpetofauna della bassa pianura friulana. Note eco-etologiche sugli Anfibi e Rettili del Bosco Baredi e Selva di Arvonchi (Muzzana del Turgnano, Uldine). Quad. sulla struttura delle zoocenosis terrestri. C.N.R., AQ, 1/181 : 10-35.

- DROZ, B. (1994) - La Vipère aspic, *Vipera aspis* (L.) dans le Jura suisse. Congrès Soc.Herp.Fr., Martigny, 21-25 juin 1994, résumé.
- DUGUY, R. (1963) - Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L. (Thèse). *Vie et milieu*. **14** : 311-443.
- DUGUY, R. (1972) - Notes sur la biologie de *Vipera aspis* L. dans les Pyrénées. *Terre et Vie*. **26** : 98-117.
- FLATT, T. und DUMMERMUTH, S. (1993) - Zur Kenntnis der Aspis - oder Juraviper *Vipera aspis aspis* (L., 1758) im Kanton Solothurn. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft des Kantons Solothurn. **1993** : 75-102.
- FORSMAN, A. and AS, S. (1987) - Maintenance of colour polymorphism in adder, *Vipera berus*, populations: a test of a popular hypothesis. *Oikos* (Copenhagen). **50** : 13-16.
- LUISELLI, L. (1992) - Reproductive succes in melanistic adders: a new hypothesis and some considerations on Andren and Nilson's (1981) suggestions. *Oikos* (Copenhagen). **64** : 601-604.
- LUISELLI, L. (1993) - The ecological role of color polymorphism in male adders, *Vipera berus*: testing the hypothesis. *Rev.Ecol. (Terre Vie)*. **48** : 49-56.
- LUISELLI, L. and AGRIMI, U. (1991) - Composition and variation of the diet of *Vipera aspis francisciredi* in relation to age and reproductive stage. *Amphibia-Reptilia*, **12** : 137-144.
- LUISELLI, L. and ANIBALDI, C. (1991) - The diet of the adder (*Vipera berus*) in two alpine environments. *Amphibia-Reptilia*. **12** : 214-217.
- MADSEN, T. and STILLE, B. (1988) - The effect of size dependent mortality on colour morphs in male adders, *Vipera berus*. *Oikos*. **52** : 73-78.
- MONNEY, J.-C. (1990) - Habitat, morphométrie et cycles annuels d'activité de la vipère aspic, *Vipera aspis* (L.), dans une station de l'Intyamon (Préalpes fribourgeoises). *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.*, **79** : 185-211.
- MONNEY, J.-C. (1991) - Bemerkungen zur Biologie der Aspisviper (*Vipera aspis*) und Kreuzotter (*Vipera berus*) in einem Gebiet gemeinsamen Vorkommens im Berner Oberland. In : Die Reptilien des Kantons Bern. HOFER, U., (1991) - Sonderdruck aus den Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern. Druck Paul Haupt AG Bern. **48** (1991) : 182-184.
- MONNEY, J.-C. (1992) - Note sur l'utilisation de l'habitat et les déplacements chez la vipère aspic (*Vipera aspis* L.) dans une station de l'Intyamon. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* **81** : 28-40.
- MONNEY, J.-C. (1993) - Predation of lizards and frogs by adult vipers, *Vipera aspis*, in the Bernese Prealpine region (West Switzerland). *Amphibia-Reptilia*. **14** : 93-95.
- MOSER, A. (1988) - Untersuchung einer Population der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) mit Hilfe der Radiotelemetrie. Thesis. Universität Basel.
- MOSER, A., GRABER, C. et FREYVOGEL, T.A. (1984) - Observation sur l'éthologie et l'évolution d'une population de *Vipera aspis* L. au nord du Jura suisse. *Amphibia-Reptilia*, **5** : 373-393.
- NAULLEAU, G. (1966) - Étude complémentaire de l'activité de *Vipera aspis* dans la Nature. *Vie et Milieu*. **17** : 461-509.
- NAULLEAU, G. (1969) - Espace vital et territoire chez *Vipera aspis*. In : Entretiens de Chizé, Territoire et Domaine vital, Masson, Paris, Sér. "Eco-Ethologie". **1** : 55-77.

- NAULLEAU, G. (1973) - Contribution à l'étude d'une population mélanique de *Vipera aspis* dans les Alpes suisses. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest France*. **LXXI** : 15-21.
- NAULLEAU, G. (1981) - Détermination des périodes de l'ovulation chez *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans l'Ouest de la France, étudiée par radiographie. *Bull. Sc. Nat. Ouest Fr.* **3** : 151-153.
- NAULLEAU, G. (1986) - Effects of temperature on "gestation" in *Vipera aspis* and *Vipera berus* (Reptilia, Serpentes). In: Studies in Herpetology, Proc. 3rd Ord. Gen. Mtg. Societas Europea Herpetologica. Rocek Z., Ed., Prague, Charles University. **1986** : 489-494.
- NEUMEYER, R. (1987) - Density and seasonal movements of the adder (*Vipera berus* L. 1758) in a subalpine environment. *Amphibia-Reptilia*. **8** : 259-276.
- NILSON, G. (1981) - Ovarian cycle and reproductive dynamics in the female adder, *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae). *Amphibia-Reptilia*. **2** : 63-82.
- PERRET-GENTIL, C. et ESTOPPEY, F. (1977) - Étude éco-éthologique de populations de vipères (*Vipera aspis* L.) WWF Suisse, rapport No 3, 26 pp.
- POMIANOWSKA-PILIPIUK, I. (1974) - Energy balance and food requirements of adult vipers *Vipera berus* (L.). *Ekologia Polska*. **22(1)** : 195-211.
- PRESTI, I. (1971) - An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *J. Zool. London*. **164** : 373-418.
- ROLLINAT, R. (1934) - La vie des reptiles de la France centrale. Delagrave, Paris, 340 pp.
- SAINT GIRONS, H. (1947) - Écologie des vipères: I *Vipera aspis*. *Bull. Soc. Zool. France*. **72** : 158-169.
- SAINT GIRONS, H. (1952) - Écologie et éthologie des vipères de France. *Ann. Sc. Nat., Zool.* **14** : 263-343.
- SAINT GIRONS, H. (1957) - Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* L. dans l'Ouest de la France. *Bull. Biol. Fr. Belg.* **91** : 284-350.
- SAINT GIRONS, H. (1972-73) - Le cycle sexuel de *Vipera aspis* (L.) en montagne. *Vie et Milieu*. **23** : 309-328.
- SAINT GIRONS, H. (1975) - Coexistence de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire-Atlantique: un problème de compétition interspécifique. *Terre et Vie*. **29(3)** : 590-613.
- SAINT GIRONS, H. (1980) - Biogéographie et évolution des vipères européennes. *C. R. Soc. Biogéogr.*, **496** : 146-172.
- SAINT GIRONS, H. et KRAMER, E. (1963) - Le cycle sexuel chez *Vipera berus* (L.) en montagne. *Rev. Suisse de Zool.* **70** : 191-221.
- VIITANEN, P. (1967) - Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus berus* (L.), in southern Finland. *Ann. Zool. Fenn.* **4** : 473-546.
- VOLSOE, H. (1944) - Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus*. *Spolia Zoologica Musei Hauniensis*. **5** : 1-157.
- ZUFFI, M. (1992) - Notes on cloacal temperatures of the adder, *Vipera berus*, in a glacial valley in north-eastern Italy. *Amphibia-Reptilia*. **13(4)** : 407-409.

J.-C. MONNEY
 Université de Neuchâtel
 Institut de Zoologie
 Rue Emile-Argand 11
 CH-2007, NEUCHÂTEL (Suisse)

INDIVIDUAL REPRODUCTIVE SUCCESS IN SNAKES : WHAT MAY WE LEARN FROM ALPINE ADDERS, *Vipera berus*?

by

Massimo CAPULA and Luca LUISELLI

Summary - Long-term (longitudinal) studies are more important than cross-sectional studies in order to obtain data on the individual reproductive success and its eco-ethological determinants in natural populations of vertebrates. An adder (*Vipera berus*) population from the eastern Italian Alps has been monitored over several years to obtain data on such issues. In this paper we review the data already published, and discuss them in the light of similar studies performed on other free-ranging populations of adders, living in different habitats and geographic areas. The ecological role of colour pattern polymorphism, with special reference to the suggested advantages and disadvantages of melanism, is also discussed.

Key Words : *Vipera berus*. Reproductive success. Polymorphism. Italy

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Réussite individuelle de la reproduction chez les serpents : que pouvons nous apprendre de la vipère péllade, *Vipera berus*? - par Massimo CAPULA et Luca LUISELLI -

La réussite individuelle de la reproduction a été étudiée pendant plusieurs années dans une population alpine de la vipère *Vipera berus*. Cette population a été étudiée dans une localité du nord-est de l'Italie (Sella Nevea, Alpes Carniques, 1100 m d'altitude). Les facteurs écologiques du succès de la reproduction varient remarquablement suivant les sexes, et il y a aussi de fortes différences entre les individus. La coloration mélanique paraît être particulièrement efficace en accroissant la réussite individuelle de reproduction chez les femelles, essentiellement parce que (1) le pourcentage de survivants «post-parturition» est supérieur de façon significative chez les femelles noires par rapport aux «femelles zig-zag» (Luiselli, 1992, *Oikos*, vol. 64), (2) les femelles mélaniques sont capables de se reproduire plus fréquemment que celles de coloration normale (Capula et Luiselli, 1994, *Acta Oecol.*, vol. 15). Par ailleurs, les femelles mélaniques comme les «femelles à zigzag», produisent plus d'individus femelles que d'individus mâles. En revanche, les avantages écologiques du mélanisme sont apparus plus ambigus pour les mâles, bien que le poids et la taille des spécimens mélaniques aient été supérieurs à ceux des individus à coloration cryptique (Luiselli, 1993, *Rev. Ecol.*, vol. 48), suggérant ainsi un avantage potentiel lors des combats pour la possession des femelles. Contrairement à l'opinion de quelques auteurs, le stockage du sperme n'a jamais été observé dans notre population de vipères et les accouplements multiples au cours d'une même saison n'ont concerné qu'un faible pourcentage de femelles (Luiselli, 1993, *Acta Oecol.*, vol. 14). Enfin, nous avons démontré expérimentalement que le nombre de mâles qui se sont accouplés avec une femelle n'est pas le principal facteur dont dépend la proportion d'individus viables produits par cette dernière (Capula et Luiselli, 1994, *Nature*, vol. 369) ; il semble donc douteux que des accouplements multiples accroissent effectivement le potentiel de compétition intra-utérine des spermes de différents mâles.

Mots-clés : *Vipera berus*. Réussite de reproduction. Polymorphisme. Population d'Italie.

I. BACKGROUND

The determinants of individual reproductive success in natural populations of vertebrates are of central relevance in the study of the evolution and adaptation. Thus, it is not surprising that they have attracted a great variety of studies during recent years (e.g. see Madsen and Shine, 1992).

As correctly pointed out by Madsen and Shine (1992), most research relative to this issue in natural populations of snakes is based on cross-sectional studies that rely on samples taken at single points in time, or successive samples of different individuals.

However, long-term («longitudinal») studies on marked populations permit to monitor the reproductive performance over nearly the entire lifespan, and thus to obtain more interesting information on the determinants of reproductive success in these organisms. Obviously, long-term («longitudinal») studies on snake populations are much more rare, because they are time-consuming and logistically difficult, because of the secretive nature and low densities of most snake populations in the natural environment.

Though some excellent longitudinal studies on natural snake populations are available (e.g. see Fitch, 1960; 1963; 1975; Fukada, 1989; Martin, 1993), it is clear that most of the snake species remain very little known in this respect. An exception to this rule is the European adder (*Vipera berus*), a widely distributed small live-bearing viperid, that is arguably the most intensively-studied species of snake in the world (Shine and Madsen, 1994). In fact, after the pioneering studies of Vainio (1931), Volsoe (1944) and Saint Girons and associates (e.g. see Saint Girons, 1952, Saint Girons and Kramer, 1963; Saint Girons and Naulleau, 1981), the adder eco-ethology has been detailedly studied in southern Sweden (Andrén and Nilson, 1981; Madsen and Stille, 1988), in the Swiss-Alps (see Moser, 1988 ; Monney, 1994; Monney *et al.*, 1995), and in the eastern Italian Alps (e.g. Capula and Luiselli, 1994a, 1994b).

Such very intensive field research in so many geographic regions has provided interesting and intriguing data-sets, that can be usefully compared to obtain a precise global view of the adder reproductive biology.

In this paper we review the principal results on the reproductive eco-ethology of the adder population studied by us in the eastern Italian Alps between 1987 and 1993. When appropriate, the data coming from our population will be compared and discussed with those obtained by other researchers working in other parts of the wide geographic range of this snake.

II. STUDY AREA AND METHODS

Since 1987, a single population of adders inhabiting an alpine locality situated at the borders between Italy, Austria and Slovenia (Sella Nevea, province of Udine, Carnic Alps, about 1100 m a.s.l.), was monitored for studying sexual selection, reproductive strategies and population dynamics.

This area, about 25 ha surface and situated at about 1100 m a.s.l., was mostly characterized by open grassy environment at the borders of a coniferous forest, with stony spots where adders were particularly concentrated and common.

This area was also inhabited by other two snake species, the grass snake, *Natrix natrix* and the smooth snake, *Coronella austriaca*.

Because of the review nature of this paper, here we avoid detailed presentation of the methodologies used during our long-term research. Detailed description of the applied methods is given in our original papers on this alpine population of adders.

However, the reader should note that each individual of this population was measured for length and weight, marked by «scale-clipping», and thus recognized throughout several years.

Regular annual steps of our research also included :

- 1 - monitoring the individual adders inhabiting an isolated open grassy spot (200 x 70 m surface) for counting all the copulations of each individual (see Luiselli, 1993a, 1993b) [this step was performed with the kind help of L. Rugiero] ;
- 2 - capturing all the gravid females in order to study their reproductive frequencies and their clutch parameters (see Capula *et al.*, 1992) ;
- 3 - marking by scale-clipping and releasing at the capture point all the offspring vipers born in the laboratory;
- 4 - capturing several females just before hibernation and maintaining them in the laboratory without males until the successive summer, in order to test whether long-term sperm storage does occur in this population (Luiselli, 1993b).

These regular steps, integrated with some specifically directed field experiments (e.g. see Luiselli and Capula, 1992 ; Capula and Luiselli, 1994, 1995), permitted us to carry out a series of studies on this adder population, that are summarized and critically discussed in the present paper in the light of similar studies on adders from other geographic regions.

III. ADDER ACTIVITIES AND THE AVAILABILITY OF FOOD RESOURCES

Adders are characterized by an enormously wide geographic range (Schiemenz, 1987). Thus, when approaching the behavioral ecology of these snakes, one should consider that remarkable differences between populations may exist because of the strong climatic and environmental differences between the different areas where, and in the times when, the various studies were carried out. For instance, two excellent studies, Andr  n (1982) and Andr  n and Nilson (1983), demonstrated that the effect of food resource availability is of crucial relevance for the population reproductive performance of the adder. In fact, between-years variable amounts of food availability strongly affect behavioural activities and reproduction of natural adder populations, including mortality rates of reproductive females, body mass and fecundity.

In our study area, as well as in probably most of the areas inhabited by adders, the food resource available is not a current problem for the snakes, which cohabit with several potential prey species (including small mammals, nestling birds, lizards, frogs and salamanders), and feed on most of them (Luiselli and Anibaldi, 1991; Capula *et al.*, 1992; Luiselli *et al.*, 1995). Thus, the first evidence of our study was that adder reproductive parameters varied only slightly between years, probably owing to a relative stability of the potential food resources (Capula *et al.*, 1992). The only apparent exception was the mean body size of the female adders, that was significantly higher in 1988/1989 rather than in the following years (for instance, compare the data in Capula *et al.* 1992, with those of Capula and Luiselli, 1994b).

IV. DETERMINANTS OF INDIVIDUAL REPRODUCTIVE SUCCESS IN ADDERS

The individual reproductive success of the adders varied significantly in relation to a major factor, the *body size*, mediated by another relevant factor, the *dorsal coloration*.

The former of these factors, the body size, is surely of great relevance for the reproductive success of both males and females, while a lively debate has grown among the biologists working on *Vipera berus* with respect to the adaptive function of the dorsal colour pattern polymorphism, and especially of the melanism.

A - Individual Mating Success in Male Adders

Bigger body size is crucial during the sexual combats for access to females. In fact, as already demonstrated by Swedish authors (Andrén, 1981, 1986 ; Madsen, 1988), the bigger males win more often and drive the smaller males away from receptive females. The males which could longest sustain the highest erect position win most of the combats, thus increasing their chances to mate. Territorial defence is restricted to the immediate area around a female during the reproductive period (Andrén, 1981).

We have observed that, especially when the sub-population was isolated and limited by a restricted area of suitable habitat, the adders were highly philopatric, and the bigger males tended to vigilate in the vicinities of certain females during the whole mating season. As a result, less than 50% of the adult males were able to copulate in each season, and those which copulated were invariably bigger than those which did not copulate (Luiselli, 1993a). For instance, the mean length of the copulating males was about 58 cm in 1990, as well as in 1991 and in 1992, whilst the mean length of the defeated males was 50 cm in 1990 and in 1992, and 49 cm in 1991 (differences statistically significant in all years, see Luiselli, 1993a). Moreover, there was a positive correlation (Pearson's corr. coeff. = 0.52, $P < 0.001$) between male size and number of matings per year.

B. Individual Reproductive Success in Female Adders

To have a bigger body size was proved to be selectively important also for the females, this depending on two main reasons.

To begin with, the most obvious reproductive advantage of larger body size in females is that bigger females produce larger litters (Andrén and Nilson, 1981, 1983 ; Capula *et al.*, 1992 ; Luiselli, 1992 ; Capula and Luiselli, 1994b ; Monney, 1994). Thus, the larger females do leave more copies of their own genes in succeeding generations than do smaller females, resulting in genes for large body size in females becoming prevalent in the population (Breder and Rosen, 1966; Ridley and Thompson, 1979). This occurrence, already known in many invertebrates and ectothermic vertebrates (Shine, 1988), was ubiquitous when ample food supply is found in the adder habitats, but least evident in adders submitted to low levels of prey availability (Andrén and Nilson, 1983). According to Williams (1966), the simplest explanation would be that larger females have more space inside their bodies to carry eggs or embryos.

Moreover, because of the high costs of reproduction, about 30 to 40% of the gravid adders of our population died some days after giving births (although these values might be exaggerated by our experimental design - see Capula *et al.*, 1992 -, it remains clear that a relevant post-partum mortality is present in the adders [see

Luiselli, 1992 ; Madsen and Shine, 1992; 1994]). High costs of reproduction were also seen in sympatric *Coronella austriaca* (Luiselli *et al.*, 1996 a) and *Natrix natrix* (Luiselli *et al.*, 1996b). We demonstrated that the rates of the post-partum mortality are size-dependent (i.e. larger is the female, lower is its risk of mortality - Luiselli, 1992), while Madsen and Shine (1992) showed that there are significantly higher survival rates in females at the second or third reproduction rather than in those at first reproduction. As a consequence, it appears rather evident that the bigger females are advantaged in comparison with the smaller ones because they died less often after giving births.

C. The Ecological Function of Melanism

Alpine adders of our population are dichromatic, including both melanistic and zig-zag specimens. Previous studies by Andr n and Nilson (1981) and Madsen and associates indicated that black adders grow faster because of their thermal superiority, resulting in larger body size in comparison with the zig-zag specimens. The trend toward larger body sizes in melanistic adders has been clearly demonstrated also by our own studies on adders from the eastern Italian Alps (Luiselli, 1992, 1993c ; Capula and Luiselli, 1994b), and by Monney's research (1994) on adders of the Swiss Alps (see also Monney *et al.*, 1995).

The logical consequence of the trend toward larger sizes and better weight status of the melanistic adders is that the black males are advantaged during the sexual combats for access to females (Andr n and Nilson, 1981), while the black females produce larger litters and die less often after parturition in comparison with the zig-zag ones (Luiselli, 1992; Capula and Luiselli, 1994b).

Moreover, we demonstrated that there were significant differences in the frequency of reproduction of zig-zag and melanistic females: in fact, the zig-zag females reproduced less frequently than once every two years, whilst the melanistic ones reproduced more often than in alternate years (Capula and Luiselli, 1994b). Though our data are from a small sample of adult females of both colorations, this trend appears to provide support for another reproductive advantage of melanistic females: their ability to reproduce more frequently than the zig-zag ones, thus producing a significantly higher number of offsprings during the whole life. For instance, during a five year period, the total litter size of zig-zag females (coming from 21 different parturitions of 12 individuals) was 126 offsprings, while the total litter size of melanistic females (coming from 23 parturitions of 9 different individuals) was 142 offsprings (Capula and Luiselli, 1994b). Similar findings were also made by Monney in adders from the Swiss Alps (J.C. Monney, *in verbis*).

With regard to the suggested disadvantages of melanism (see Andr n and Nilson, 1981), it is not clear whether the black morph is really exposed to higher risk of predation by visually-oriented predators in most of the areas inhabited by adders. In fact, a field-experiment conducted with model snakes (see fig. 1) and with the same experimental design given in Andr n and Nilson (1981), demonstrated that black and zig-zag models were not different in terms of risk of predation rates (see Luiselli and Capula, 1993). The same was true also for some Swedish populations studied by Madsen (Thomas Madsen, *in litt.*). We are led to think that at the actual state of knowledge it is very difficult to reach firm conclusions on the incidence of predation on two colour morphs on the basis of experiments realized merely with model snakes,

without having any direct data regarding the predator diet and the frequency of utilization of adult vipers as food. In this regard it is interesting to note (i) that any adult viper was preyed upon by *Circaetus gallicus* though this bird is a specialized predator of snakes and other reptiles (Bruno and Perco, 1981), and (ii) that there is still no evidence that viper-eating by raptor birds is more than an occasional event. Therefore, until further demonstration of differential mortality in the two colour morphs via visually-oriented predation is provided, any conclusion on this issue should be considered premature (for similar opinion, see also Duguy and Saint Girons, 1988).



Figure 1 : models of zig-zag (A) and melanistic (B) *Vipera berus* used for testing risks of mortality by visually-guided predators in the study area (Sella Nevea, Carnic Alps). For the methodology used, see Andrén and Nilson (1981)

D. The Role of Sperm Storage and Within-Season Multiple Mating

Thomas Madsen and his associates suggested that within-season multiple mating and long-term sperm storage (LTSS) should be important components of the adder reproductive biology in order (i) to permit multiple paternity (Stille *et al.*, 1986, 1987), (ii) to promote sperm competition and (iii) to increase offspring quality in terms of a reduction in the proportion of offsprings dead at birth (Madsen *et al.*, 1992). We studied the occurrence of sperm storage during four different years by capturing 47

females and by maintaining them without males in the laboratory for one year. Despite our efforts, no case of sperm storage was observed, and no specimen ovulated without mating (Luiselli, 1993b). Thus, our data (i) widely confirmed the Andrén and Nilson's (1987) suggestion that copulation seems to be a necessary trigger for ovulation to take place, and (ii) showed that firm data confirming the occurrence of LTSS have not been provided to date. Also previously published histological data of Volsoe (1944), Saint Girons & Kramer (1963) and Nilson (1981) are in complete agreement with our own data. Moreover, at the actual state of our knowledge, it appears improbable that a true «copulatory plug» can occur in the adder, as suggested by Nilson and Andrén (1982) and Andrén and Nilson (1987).

Within-season multiple mating was observed in about 18% of the females that mate each year (Luiselli, 1993b), but not in most of the mature females as found by Madsen *et al.* (1992) in a small viper population from southern Sweden. We suspect that these differences may depend on the different environmental structure and population demography of the two areas.

To test whether multiple mating effectively increases the offspring viability as suggested by Madsen and associates, we experimentally measured the clutch parameters of females mated with a single male ($N = 10$) and of females mated multiple times ($N = 10$). The results of this experiment have been recently published (Capula and Luiselli, 1994a). We found that the number of copulations was not correlated with litter size or with female fecundity relative to body size, and that the number of matings by a female did not affect any clutch parameter, including the proportion of dead offsprings per litter. Thus, it remains doubtful whether multiple copulations by a female effectively increase the individual reproductive success in most of the natural populations of adders, though the data of Madsen and colleagues (1992) seem to indicate that they may be very important in at least some populations at the northernmost latitudes.

Acknowledgements - We are indebted to C. Anibaldi, L. Rugiero and E. Filippi who provided helpful advice in the field during several steps of this research, and to Dr. C. Andrén (University of Goteborg), Prof. T. Halliday (University of Milton Keynes), Dr T. Madsen (University of Lund), Prof. H. Saint Girons (University of Paris) and several anonymous referees who reviewed our previous papers on this issue, helping us to improve the clarity and soundness of the field observations. Moreover, the contents of this paper were improved by useful discussion with J.-C. Monney (University of Neuchatel), and by the critical reviews of H. Saint Girons and an anonymous referee. We also thank J.-M. Pillet (Zoological Museum, Lausanne) for having permitted us to write this contribution without space restrictions. The research was financially supported by M.U.R.S.T. (40%) and C.N.R. grants attributed to Prof. E. Capanna.

REFERENCES

- ANDRÉN, C. (1981) - Behaviour and population dynamics in the adder, *Vipera berus* (L.). Ph.D. Thesis, University of Goteborg, Sweden.
- ANDRÉN, C. (1982) - Effect of prey density on reproduction, foraging and other activities in the adder, *Vipera berus*. *Amphibia-Reptilia*, **3** : 81-96.

- ANDRÉN, C. (1986) - Courtship, mating and agonistic behaviour in a free-living populations of adders, *Vipera berus*. *Amphibia-Reptilia*, **7** : 353-383.
- ANDRÉN, C., NILSON, G. (1981) - Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus*. *Biol. J. Linn. Soc.*, **15** : 235-246.
- ANDRÉN, C., NILSON, G. (1983) - Reproductive tactics in an island population of adders, *Vipera berus* (L.), with a fluctuating food resource. *Amphibia-Reptilia*, **4** : 63-79.
- ANDRÉN, C., NILSON, G. (1987) - The copulatory plug of the adder, *Vipera berus*: Does it keep sperm in or out? *Oikos*, **49** : 230-232.
- BREDER, C.M.Jr., ROSEN, D.E. (1966) - Modes of reproduction in fishes. T.F.H. Publications, Neptune City, N.Y.
- BRUNO, S., PERCO, F. (1981) - Considerazioni ecologiche ed etologiche sul biancone (*Circaetus gallicus*). *Natura Bresciana*, **17** (1980) : 124-210.
- CAPULA, M., LUISELLI, L. (1994a) - Can female adders multiply? *Nature* (Lond.), **369** : 528.
- CAPULA, M., LUISELLI, L. (1994b) - Reproductive strategies in alpine adders, *Vipera berus*. - The black females bear more often. *Acta Oecol.*, **15** : 207-214.
- CAPULA, M., LUISELLI, L. (1995) - Is there a different preference in the choice of background colour between melanistic and cryptically coloured morphs of the adder, *Vipera berus*? *Boll. Zool.*, **62** : 253-256.
- CAPULA, M., LUISELLI, L., ANIBALDI, C. (1992) - Complementary study on the reproductive biology in the female adder, *Vipera berus* (L.) from eastern Italian Alps. *Vie et Milieu*, **42** : 327-336.
- DUGUY, R., SAINT GIRON, H. (1988) - Le mélanisme chez la Couleuvre à collier, *Natrix natrix helvetica* (Lacépède, 1789) dans l'ouest de la France. *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime*, **1988**, **7** (7) : 837-848.
- FITCH, H.S. (1960) - Autoecology of the copperhead. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.*, **13** : 85-288.
- FITCH, H.S. (1963) - Natural history of the racer, *Coluber constrictor*. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.*, **15** : 351-468.
- FITCH, H.S. (1975) - A demographic study of the ringneck snake (*Diadophis punctatus*) in Kansas. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist., Misc. Publ.*, **62** : 1-53.
- FUKADA, H. (1989) - Longevity of four species of Japanese snakes. In: Current Herpetology in East Asia, pp. 375-380.
- LUISELLI, L. (1992) - Reproductive success in melanistic adders: A new hypothesis and some considerations on Andrén and Nilson's (1981) suggestions. *Oikos*, **64** : 601-604.
- LUISELLI, L. (1993a) - High philopatry can produce strong sexual competition in male adders, *Vipera berus*. *Amphibia-Reptilia*, **14** : 310-311.
- LUISELLI, L. (1993b) - Are sperm storage and within-season multiple mating important components of the adder reproductive biology? *Acta Oecol.*, **14** : 705-710.
- LUISELLI, L. (1993c) - The ecological role of color polymorphism in male adders, *Vipera berus*: Testing the hypotheses. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **48** : 49-56.
- LUISELLI, L., ANIBALDI, C. (1991) - The diet of the adder (*Vipera berus*) in two alpine environments. *Amphibia-Reptilia*, **12** : 214-217.
- LUISELLI, L., ANIBALDI, C., CAPULA, M. (1995) - The diet of juvenile adders (*Vipera berus*) in alpine habitat. *Amphibia-Reptilia*, **16** in press.

LUISELLI, L., CAPULA, M. (1993) - Are melanistic snakes more exposed than cryptic ones to visually guided predation? A field experiment on the adder, *Vipera berus*. *Annual Meet. Amer. Soc. Ichth. Herp.*, Austin (27 May- 2 June 1993), Abstracts Book, p. 202.

LUISELLI, L., CAPULA, M., SHINE, R. (1996 a) Reproductive output, costs of reproduction and ecology in the smooth snake *Coronella austriaca* in the eastern Italian Alps. *Oecologia*, (Berlin), in press.

LUISELLI, L., CAPULA, M., SHINE, R. (1996 b) - Ecology and reproductive biology of grass snakes (*Natrix natrix*) in the Italian Alps. *J. Zool.* (London), in press.

MADSEN, T. (1988) - Reproductive success, mortality and sexual size dimorphism in the adder, *Vipera berus*. *Holarct. Ecol.*, **11** : 77-80.

MADSEN, T., SHINE, R. (1992) - Determinants of reproductive success in female adders, *Vipera berus*. *Oecologia* (Berlin), **92** : 40-47.

MADSEN, T., SHINE, R. (1993) - Costs of reproduction in a population of European adders. *Oecologia* (Berlin), **94** : 488-495.

MADSEN, T., SHINE, R., LOMAN, J., HAKANSSON, T. (1992) - Why do female adders copulate so frequently? *Nature* (Lond.), **355** : 440-441.

MARTIN, W.H. (1993) - Reproduction of the Timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) in the Appalachian mountains. *J. Herpetol.*, **27** : 133-143.

MONNEY, J.-C. (1994) - Note sur la reproduction et la taille de *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans l'Oberland bernois (Ouest de la Suisse). *Abstracts of the 1er Congrès herpétologique franco-suisse*, Martigny Valais, 21-25th June 1994, p. 21.

MONNEY, J.-C., LUISELLI, L., CAPULA, M. (1995) - Correlates of melanism in a population of adders (*Vipera berus*) from the Swiss Alps and comparisons with other alpine populations. *Amphibia-Reptilia*, **16**, in press.

MOSER, A. (1988) - Untersuchung einer population der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) mit Hilfe der Radiotelemetrie. Ph.D. Thesis, University of Basel.

NILSON, G. (1981) - Ovarian cycle and reproductive dynamics in the female adder, *Vipera berus* (Reptilia: Viperidae). *Amphibia-Reptilia*, **2** : 63-82.

NILSON, G., ANDRÉN, C. (1982) - Function of renal sex secretion and male hierarchy in the adder, *Vipera berus*, during reproduction. *Horm. Behav.*, **16** : 404-413.

RIDLEY, M., THOMPSON, D.J. (1979) - Size and mating in *Asellus aquaticus* (Crustacea, Isopoda). *Z. Tierpsychol.*, **51** : 380-397.

SAINT GIRON, H. (1952) - Écologie et éthologie des Vipères de France. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Paris, (**11**) **14** : 263-343.

SAINT GIRON, H., KRAMER, E. (1963) - Le cycle sexuel chez *Vipera berus* (L.) en montagne. *Rev. Suisse Zool.*, **70** : 191-221.

SAINT GIRON, H., NAULLEAU, G. (1981) - Poids des nouveau-nés et stratégies reproductrices des Vipères Européennes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **35** : 597-616.

SCHIMMENZ, H. (1987) - Die Kreuzotter. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, pp. 108.

SHINE, R. (1988) - The evolution of large body size in females : A critique of Darwin's «fecundity advantage» model. *Am. Nat.*, **131** : 124-131.

SHINE, R., MADSEN, T. (1994) - Sexual dichromatism in snakes of the genus *Vipera*: A review and a new evolutionary hypothesis. *J. Herpetol.*, **28** : 114-117.

STILLE, B., MADSEN, T., NIKLASSON, M. (1986) - Multiple paternity in the adder, *Vipera berus*. *Oikos*, **47** : 173-175.

STILLE, B., NIKLASSON, M., MADSEN, T. (1987) - Within-season multiple paternity in the adder, *Vipera berus*: A reply. *Oikos*, **49** : 232-233.

VAINIO, J. (1931) - Zur Verbreitung und Biologie der Kreuzotter, *Vipera berus* (L.) in Finland. *Ann. Zool. Soc. Vanamo*, **12** : 1-19.

VOLSOE, H. (1944) - Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spolia Zool. Mus. Hauniensis*, **5** : 1-157.

WILLIAMS, G.C. (1966) - Adaptation and natural selection. Princeton University Press, Princeton, N.J.

M. CAPULA and L. LUISELLI
Department of Animal and Human Biology,
University of Rome «La Sapienza»,
via Alfonso Borelli 50, I-00161 ROME (Italy)

RECOLONISATION D'UN ISOLAT PAR UN CHÉLONNIEN *Testudo hermanni hermanni* (CHELIONIA, TESTUDINIDAE) SUR L'ÎLE DU LEVANT

par

Bernard DEVAUX

Résumé - Les plans de conservation de Chéloniens préconisent souvent des réintroductions à partir d'animaux produits dans des centres d'élevage. Pour la Tortue d'Hermann occidentale du Centre-Var, un programme de réintroduction est mené par la SOPTOM sur l'île du Levant, dont 950 hectares sont contrôlés par le Ministère des Armées (Centre d'Essais en Méditerranée), et non accessibles au public. Sur ce site peu perturbé, 100 tortues sont relâchées chaque année depuis 5 ans, afin d'atteindre une densité correspondante à celle du massif des Maures. Les tortues sont relâchées au printemps, et suivies par des équipes de recenseurs. Les premiers résultats ne peuvent encore assurer du succès de la réintroduction, mais la mortalité est basse, la dispersion correspond aux précédentes études en ce domaine, et la découverte de juvéniles laisse penser que l'espèce s'implante sur ce nouvel espace.

Mots-clés : Réintroduction. *Testudo hermanni*. Conservation. Île du Levant.

Summary - Chelonian conservation programmes often recommend reintroduction of captive bred animals from rearing centres. A programme to reintroduce Herman's tortoise in the Île du Levant, whose 950 ha are controlled by the Army (C. E. M.) and not accessible to the general public, has been managed by SOPTOM. On this isolated and little disturbed site (an island 15 km off the coast at Le Lavandou), 100 tortoises over the last 5 years have been released annually so as to reach a density of that in the Massif des Maures. The tortoises are released in spring and monitored by a special team. One cannot tell from early results whether the project has been successful, but the mortality rate is low, dispersal is normal, and the presence of juveniles suggests that the species is establishing itself in this new location.

Key-words : Reintroduction. *Testudo hermanni*. Conservation. Île du Levant.

I. INTRODUCTION

La tortue d'Hermann occidentale (*Testudo hermanni hermanni*) est en forte régression dans son aire résiduelle du Centre-Var (Cheylan, 1981, Stubbs et Swingland, 1985, Stubbs *et al.* 1991) pour des causes bien connues ; ramassage, urbanisation, incendies, et modification des pratiques agro-pastorales. Dans les cent dernières années, ses habitats se sont réduits puisqu'ils occupaient toute la bande littorale méditerranéenne, de la frontière espagnole à la frontière italienne, et que 90 ans plus tard, les tortues n'occupent plus qu'une poche relictuelle de 200.000 hectares entre Toulon et St-Raphael, où leur densité est extrêmement faible, avec 0,4 tortue à l'hectare (Stubbs *et al.*, 1991).

Les facteurs de régression sont difficiles à juguler, mais depuis 1986 la SOPTOM, Station d'Etude et de Protection des Tortues, à Gonfaron, applique un «Programme de sauvegarde de la tortue d'Hermann» (Devaux, Pouvreau, Stubbs, 1986) visant à préserver cette espèce. Les méthodes employées sont celles appliquées dans d'autres pays, sur d'autres espèces (Berry, 1986, Kuchling, 1989). L'information et la sensibilisation des enfants et des adultes sont développées en priorité, ainsi qu'une large médiatisation pour limiter les ramassages et les méfaits de certaines urbanisations. La

Manuscrit accepté le 20 mai 1995

protection des milieux est prioritaire (Plaine des Maures, Callas, Le Cagnet des Maures) et des accords de coopération entre les intervenants locaux, ONF, SIVOM (Syndicats Intercommunaux), municipalités, diverses associations comme le CEEP, facilitent la préservation de certains biotopes ou la création de réserves. La gestion forestière, assurée par l'ONF et les SIVOM, respecte les besoins des chéloniens, et évite des actions destructrices comme des débroussailllements incontrôlés ou des créations de pare-feux mal adaptés. Lors de la mise en oeuvre d'autoroutes qui isolent certains milieux, comme l'A57 au Cagnet des Maures, des passages pour tortues (tortues-duc) sont réalisés sous l'ouvrage principal (Devaux, 1989).

Toutefois, la protection des milieux et une large information ne sont pas suffisantes pour que les effectifs de chéloniens se rétablissent de façon significative. Des lâchers de tortues sont donc envisagés, selon deux principes différents ; renforcer des populations peu nombreuses, c'est à dire constituer des corridors entre les noeuds de populations, et renforcer les populations marginales... ou réintroduire des animaux dans des zones anciennement occupées par les tortues (Devaux, 1990). Les animaux nécessaires à ces lâchers de tortues viennent du Centre de Gonfaron, et plus particulièrement de tortues redonnées par des particuliers. En effet, plusieurs centaines d'adultes *Testudo hermanni hermanni* sont données chaque année à la SOPTOM. Après vérification de leur origine et de leur état sanitaire, ces tortues sont placées dans des enclos en milieu naturel, isolés les uns des autres par souci prophylactique. Les nouveau-nés issus de reproduction ou donnés par les particuliers sont placés dans des nurseries, puis dans des enclos pour sub adultes, toujours par lots isolés, jusqu'à ce qu'ils atteignent une taille de 8 cm (environ 6-7 ans). Leur ossification est alors suffisante pour une remise dans la nature sans crainte des prédateurs. Chaque année le Centre dispose ainsi de 500 à 600 sub adultes pour les relâchers.

L'île du Levant, située à 15 km du Lavandou, a une superficie de 1000 hectares, dont 950 sont gérés par le Ministère des Armées (Centre d'Essais en Méditerranée) et ne sont pas accessibles au public. Cette zone nous a semblé adéquate pour une réintroduction de tortues, car le biotope est très proche de celui du massif des Maures (garrigue et sous-bois à pin et à genévrier, chêne liège, cistes et ronciers). Le relief est légèrement collineux et il y a des zones ouvertes et presque désertiques, sur la côte «sous le vent», et des zones très fermées et dotées d'une végétation abondante, sur la côte opposée. L'occupation humaine est peu importante ; le centre militaire comprend quelques immeubles ainsi que différents hangars et ateliers disséminés dans l'île et reliés par des pistes, ainsi que quelques stands de tir.

Les tortues d'Hermann vivaient dans cette île dans les siècles passés, probablement apportées par l'homme, et ont disparu vers 1850, du fait de leur consommation par les occupants d'un pénitencier pour enfants (Gritti 1989). L'occupation actuelle par les militaires présente certains avantages, pour une bonne adaptation des tortues. De grands incendies y sont très peu probables, car ce Centre d'essais est extrêmement surveillé (nombreuses voitures de pompiers, hélicoptères, tours de guet, surveillance électronique...). Le ramassage y est également difficile, car les civils ne peuvent accéder à cette partie, isolée par des grillages importants. Les prédateurs naturels sont également rares : absence de chiens errants, de pies, de blaireaux et de renards (les prédateurs potentiels sont les fouines, les rats et les goélands).

Un accord a été conclu en 1989 entre le CEM et la SOPTOM, afin de mener ce protocole de réintroduction d'une manière harmonieuse. Chaque année, 100 tortues sont remises sur le site. Quatre ou cinq séjours de recensement chaque année sont autorisés afin de suivre les animaux. Une information complémentaire est assurée auprès des militaires, permettant une collaboration étroite entre les permanents de la base et la SOPTOM. Le projet prévoit de relâcher au total 1000 chéloniens, soit à peu près la densité moyenne du massif des Maures.

II. MÉTHODE

En 1990, 1991 et 1992, les tortues étaient relâchées en automne, mais le taux de mortalité constaté nous a incité à placer ces lâchers au printemps (mai 1993 et mai 1994), ce qui apparaît comme la meilleure période de l'année pour permettre une meilleure adaptation des tortues à leur nouveau milieu avant l'hibernation. Chaque lot d'animaux relâchés comprend 20% de sub adultes et 80% d'adultes, en respectant le sexe-ratio naturel, 55% de femelles et 45% de mâles. Les animaux étaient marqués les premières années par des traits marginaux (système Stubbs) et de grands chiffres à la peinture blanche, pour permettre une identification facile par les militaires. Depuis deux ans, nous utilisons des clips métalliques, placés sur la marginale avant gauche, ce qui évite des erreurs de lecture. Ce système mis au point à la SOPTOM (Madec 1992) semble solide et n'affecte en rien les animaux. Toutefois, il ne peut être fixé que sur les tortues de plus de 8 cm.

Les animaux sont lâchés en deux points distants de 50 mètres, dans des zones qui semblent propices à une bonne recolonisation (loin des perturbations humaines, biotope mi-ouvert mi-fermé, orientation sud, et une nature de sol convenable). En quelques minutes, les tortues s'égaient en tous sens et disparaissent dans les buissons.

Lors des recensements (en mai, juin, juillet, septembre), chaque équipe de 4 à 6 personnes parcourt un site, ainsi que les zones adjacentes, en notant les animaux vivants ou morts. Des informations nous sont également apportées par les militaires (présence observée de tel animal en tel lieu). Nous notons également les trous de ponte, les pontes excavées (par les mustélidés) et les juvéniles.

III. RÉSULTATS

En 1992, 1993, 1994, nous avons trouvé 8 juvéniles (dont 1 morte et 7 vivantes) (fig. 1). Certaines avaient déjà trois ans, et la progression du nombre de tortues recensées, laisse espérer une observation croissante dans les années prochaines. Nous avons également trouvé plusieurs trous de ponte et nids excavés. Trouver ce nombre de juvéniles dans un biotope dense est très positif, puisque cela laisse supposer que le nombre de juvéniles réels est largement plus significatif que de juvéniles vus. Mais le succès d'une réintroduction animale, surtout sur un chélonien à longue durée de vie, ne peut s'apprécier que sur plusieurs décades. Ce n'est qu'en poursuivant les recensements réguliers que nous pourrions juger dans vingt ou trente ans si les populations réintroduites se maintiennent, régressent ou se développent.

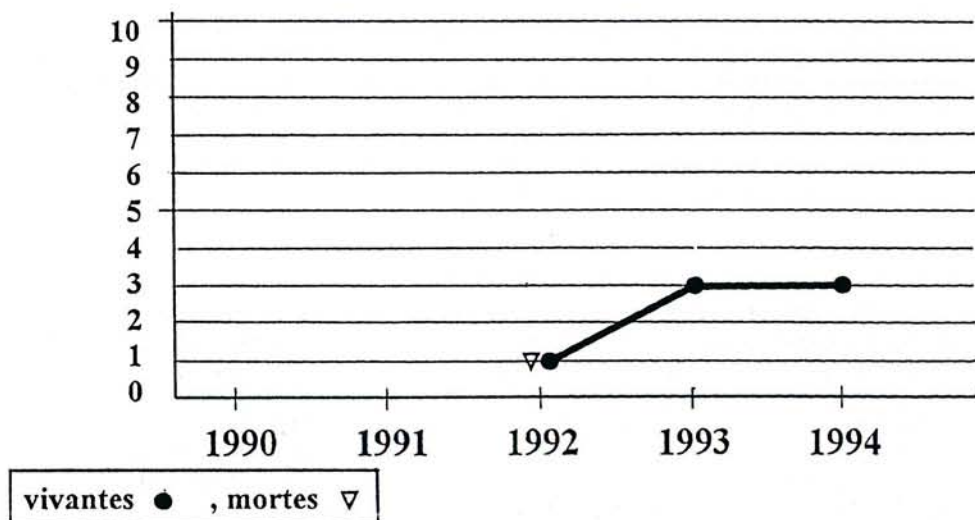


Figure 1 : Recensement des juvéniles de *Testudo h. hermanni* lors des campagnes d'observations sur l'île du Levant (années 1990 à 1994). Les juvéniles ne sont apparues que la troisième année (1 morte et 1 vivante). Les années suivantes, 3 juvéniles ont été vues chaque année.

Le taux de mortalité a été variable (fig. 2). Sur 300 tortues, 6% ont été trouvées mortes. La mortalité a été importante en 1991 et moyenne en 1990 et 1992. Elle était certainement liée au fait que les lâchers avaient été effectués en automne. Il se peut aussi que les lots d'animaux relâchés aient été plus fragiles. Par la suite, après les lâchers effectués au printemps, nous avons constaté une mortalité bien moindre. Les causes de mortalité sont proches de celles rencontrées sur le continent ; écrasement par des véhicules, membres arrachés par des prédateurs, blessures par des débroussailleuses, et « causes inconnues », c'est à dire souvent maladaptation ou malnutrition. Ce taux de 6% de mortalité n'est pas alarmant, mais nous n'avons certainement retrouvé qu'une partie des tortues mortes, et ce taux est relatif.

La dispersion correspond aux constatations faites lors d'une précédente étude aux Mayons sur un site ouvert (Rengifo 1991). Environ les deux tiers des animaux sont localisés pendant six mois dans la zone de lâchers, puis se dispersent selon la configuration du biotope (zone herbacée ouverte, ruisseau, zone d'affleurements rocheux, pinèdes, etc.). Ces animaux sont constitués en grande partie de femelles. Les mâles et les sub adultes ont tendance à se déplacer dès le lâcher et beaucoup plus loin, d'une manière qui semble erratique, comme s'ils cherchaient un lieu pour se fixer.

Certains animaux, souvent des mâles, partent «en ligne droite», comme animés par un tropisme qui les dirige vers un lieu préfixé. L'une de ces tortues a même été trouvée noyée dans l'eau de mer, sur la côte nord, alors qu'elle s'éloignait inexorablement du point de lâcher. Un tiers des animaux se disperse donc d'une manière importante, et essaime à travers l'île.

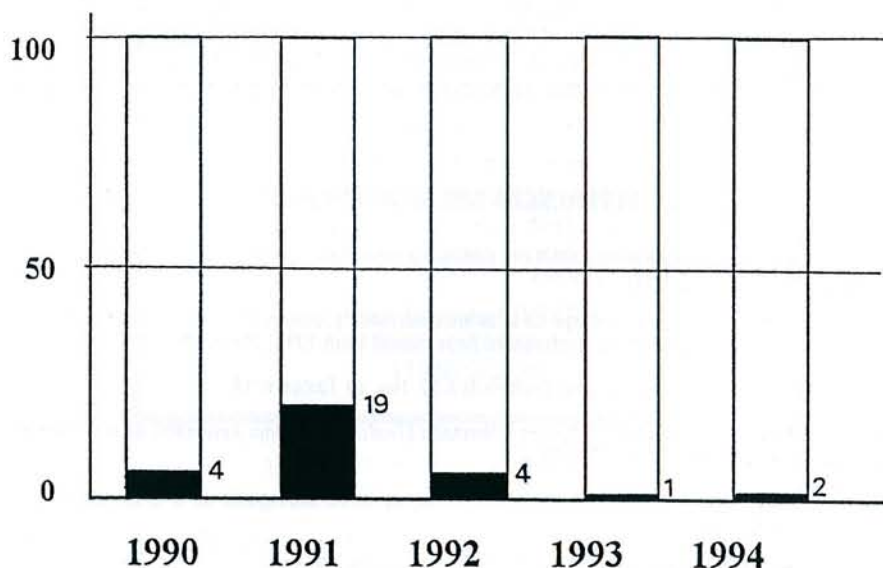


Figure 2 : Lâchers et mortalité de *Testudo h. hermanni* sur l'île du Levant. Les cadres en blanc représentent le nombre de tortues relâchées et les cadres en noir les animaux décédés. On remarque une mortalité importante les trois premières années. En 1993 et 1994, par contre, les lâchers sont effectués au printemps et la mortalité est très réduite.

IV. CONCLUSION

Les premiers résultats de cette recolonisation sont encourageants, mais nous ne pouvons encore juger de l'efficacité de cette opération. La présence de juvéniles est extrêmement satisfaisante. La dispersion des animaux est bonne quand elle reste mesurée, mais inquiétante lorsque les tortues sont retrouvées noyées ou écrasées sur un pas de tir. Nous ignorons encore quel est le taux des animaux qui ne s'adaptent pas, mais le taux d'animaux morts retrouvés est assez bas. Si l'on estime qu'environ 2/3 des tortues survit au bout de cinq ans, cette population pourrait présenter une croissance encourageante. Ce qui est satisfaisant est la baisse de mortalité les deux

dernières années, probablement par le fait que les lâchers se sont effectués au printemps plutôt qu'en automne. Le nombre total de tortues relâchées devrait atteindre 1000 individus sur 10 ans, pour que la densité soit identique à celle du massif des Maures. Dans ce site isolé, des études plus fines pourraient être menées, comme le taux de croissance ou l'occupation des milieux ou l'incidence de la prédation. L'île du Levant se présente un peu comme un grand laboratoire naturel, avec des avantages nombreux par rapport aux sites continentaux (peu d'activités humaines : ramassages limités, grands incendies peu probables et milieu stable... et peu de prédateurs naturels). Ce travail «grandeur nature» et de longue durée devrait donner de bonnes indications sur l'efficacité des réintroductions sur cette espèce et permettre de mieux gérer la conservation de cet animal. L'isolat de l'île du Levant pourrait constituer un excellent lieu d'étude sur différents paramètres liés à la réintroduction d'un chélonien.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERRY, K., (1986) - Desert tortoise (*Gopherus agassizii*) relocation ; implication of social behaviour and movements. *Herpetologica*, **41**(1) : 113-125.

CHEYLAN, M., (1981) - Biologie et écologie de la tortue d'Hermann (*Testudo h. hermanni*) et contribution de l'espèce à la connaissance des climats quaternaires de la France. Mem. EPHE, Montpellier, 383 pp.

DEVAUX B., (1989) - Des tortues-duc sous l'autoroute A 57. Rev. *La Tortue*, n°12.

DEVAUX B., (1990) - Réintroduction de tortues d'Hermann (*Testudo hermanni hermanni*) dans le massif des Maures. *La Terre et la Vie*. Sup. **6** : 291-297.

DEVAUX, B., POUVREAU, J. P., STUBBS, D., (1986) - Programme de sauvegarde de la tortue d'Hermann en France. Éd.Soptom, 15 pp.

GRITTI, P. (1989) - Des Maures aux îles d'or, Aut.Edit. Le Lavandou.150 pp.

KUCHLING, G., (1989) - A captive breeding operation to rescue the critically endangered western swamp turtle. *Int. Zoo Yb*, **28** : 103-109.

MADEC, D., (1992) - Système de marquage de chéloniens par clips métalliques. Éd. SOPTOM, n° 25, 6 pp.

RENGIFO, E., (1991) - Activité et déplacements de la tortue d'Hermann après lâcher dans la région des Maures. Programme radiotracking. Éd. SOPTOM, 97 pp.

STUBBS, D., SWINGLAND, I., (1985) - The ecology of a mediterranean tortoise *Testudo hermanni* ; a declining population. *Can. J. Zool.*, **63** : 169-180.

STUBBS, D. *et al.* (1991) - Recensement de la tortue d'Hermann en France continentale . Éd.SOPTOM, 42 pp.

B. DEVAUX
B.P.24
83590 GONFARON (France)

APPEL DE COTISATIONS 1996

La SHF ne peut vivre sans vos cotisations.
Le travail du Trésorier est extrêmement simplifié quand
les cotisations arrivent tôt dans l'année.

Adressez vos cotisations selon le tarif suivant :

MEMBRES ACTIFS : 180 F

MEMBRES CONJOINTS : 100 F

JEUNES (moins de 25 ans) : 120 F

par chèque à l'ordre de la SHF, au trésorier

Jean-Jacques BOISARD

Réserve Africaine

11130 SIGEAN

SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE DE FRANCE

Association fondée en 1971
agrée par le Ministère de l'Environnement le 23 février 1978

Siège social

Université de Paris VII, Laboratoire d'anatomie comparée
2, Place Jussieu - 75251 PARIS Cedex 05

Secrétariat

Jean-Marie EXBRAYAT, Laboratoire d'Histologie / E.P.H.E. - Université catholique de
Lyon. 25, rue du Plat, 69288 LYON Cedex 02
Tel : 72 32 50 36
Fax : 72 33 50 19

Trésorier

Jean-Jacques BOISARD
Réserve Africaine, 11130 SIGEAN

ADRESSES UTILES

Responsable de la rédaction : R. VERNET, École Normale Supérieure, Laboratoire d'Écologie, 46, rue d'Ulm -
75230 PARIS Cedex 05.

Responsable de la commission de protection : J. LESCURE, Laboratoire Amphibiens-Reptiles, Muséum
National d'Histoire Naturelle, 25 rue Cuvier - 75005 PARIS.

Responsable de la commission d'ethnoherpétologie et histoire de l'herpétologie : R. PUJOL, Laboratoire
d'Ethnobiologie-Biogéographie. Muséum National d'Histoire Naturelle. 57 rue Cuvier, 75005 PARIS.

Responsable de la commission de terrariophilie : R. SIMON, 12 rue Q. M. Bondon - 29213 PLOUGASTEL.

Responsable de la circulaire d'annonces : J. ANDRÉ, 8 rue Paul Gauguin, 77550 MOISSY CRAMAYEL.

Responsable des archives et de la bibliothèque : G. MATZ, Université d'Angers, Laboratoire de Biologie
animale, 2 Bld Lavoisier - 49045 ANGERS Cedex.

Responsable section parisienne : J. L. ROCHELET, 21 Avenue de la Pommeraie, 78520 LIMAY.

Responsable de la photothèque SHF : D. HEUCLIN, La Morcière - Vaux en Couhé - 86700 COUHE-VERAC.

Responsable du groupe Cistude : A. VEYSSET, 3 rue Archimède - 91420 MORANGIS

Responsable du groupe venins : M. LIANO, 1101 rue de Nointel. Autreville, BREUIL-LE-SEC, 60600 CLERMONT.

Responsable groupe vétérinaire : F. PERRIN, Ménagerie du Jardin des Plantes, 57 rue Cuvier, 75005 PARIS.

Responsable du Club junior : F. SERRE - COLLET, 35 rue E. Vaillant, 94140 ALFORTVILLE.

SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE DE FRANCE

Association fondée en 1971
agrée par le Ministère de l'environnement le 23 février 1978

CONSEIL D'ADMINISTRATION

Président : Bernard LEGARFF, laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Humanisés. Université de Rennes I. Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES, Cédex.

Vice-Présidents : Jean-Pierre BARON, École maternelle annexe, rue de Jericho prolongée, 17000 LA ROCHELLE.
Jacques CASTANET, laboratoire d'Anatomie Comparée, Université de Paris VII.
2 place Jussieu, 75251 PARIS Cedex 05.

Secrétaire général : Jean-Marie EXBRAYAT, laboratoire d'Histologie / E.P.H.E. - Université catholique de Lyon, 25 rue du Plat, 69288 LYON Cedex 02.

Secrétaire adjoint : Sabine RENOUS, Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, 75005 PARIS.

Trésorier : Jean-Jacques BOISARD, Réserve Africaine, 11130 SIGEAN.

Trésorier adjoint : Alain DUPRÉ, 10 place de la gare, 92330 NEUILLY sur MARNE.

Autres membres du conseil : Raymond CHABAUD, Vincent BELS, Robert GUYÉTANT, Daniel HEUCLIN, Alexandre TEYNIÉ.

Membres d'Honneur : Guy NAULLEAU (Cebas/CNRS, 79360 CHIZÉ), Gilbert MATZ (Fac. Sciences, ANGERS).

ADMISSIONS

Les admissions à la S.H.F. sont décidées par le Conseil d'Administration sur proposition de deux membres de la Société (art. 3 des Statuts). N'envoyez votre cotisation au secrétaire général qu'après avoir reçu l'avis d'admission du conseil.

COTISATIONS 1996 / MEMBERSHIP

Tarifs (France, Europe, Afrique) :	Taux annuel	Bulletin	Total
- adhérents de moins de 25 ans	40	+ 80	= 120 FRF
- adhérents de plus de 25 ans	100	+ 80	= 180 FRF
- bienfaiteurs : minimum			= 350 FRF
- membre conjoint			= 100 FRF
Tarifs (Amérique, Asie, Océanie) :	20	+ 20	= 40 US \$

ABONNEMENTS / SUBSCRIPTION to SHF Bulletin

France, Europe, Afrique	= 200 FRF
Amérique, Asie, Océanie	= 45 US \$

Le service de la revue est assuré aux membres à jour de leur cotisation.

To our members in America, Asia or Pacific area

The SHF Bulletin is a quarterly. Our rates include the airmail postage in order to ensure a prompt delivery.

Modalités de règlement

1. Chèque postal : à l'ordre de la SHF, CCP 3796-24 R PARIS
2. Chèque bancaire à l'ordre de la SHF, Envoi direct au secrétaire général (adresse ci-dessus).
3. Nous rappelons que les dons ou cotisations de soutien sont le bienvenus.

Changement d'adresse

N'omettez pas de signaler sans retard au secrétaire tout changement d'adresse.

BIBLIOTHÈQUE

Les périodiques obtenus par la S.H.F. en échange avec les autres sociétés (liste publiée dans le bulletin) ainsi qu'une bibliothèque de tirés-à-part sont regroupés au Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences, 2 Bld Lavoisier - 49045 Angers Cedex. Les articles de ces périodiques peuvent être consultés sur demande adressée à G. MATZ. En outre, nous demandons aux auteurs d'envoyer leurs travaux récents en 2 exemplaires à cette bibliothèque.

