



**HAL**  
open science

# OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES SUR LA THERMORÉGULATION DES VIPÈRES D'EUROPE

Hubert Saint Girons

► **To cite this version:**

Hubert Saint Girons. OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES SUR LA THERMORÉGULATION DES  
VIPÈRES D'EUROPE. Vie et Milieu , 1975, pp.137 - 168. hal-02988147

**HAL Id: hal-02988147**

**<https://hal.science/hal-02988147>**

Submitted on 4 Nov 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES SUR LA THERMORÉGULATION DES VIPÈRES D'EUROPE

par Hubert SAINT GIRONS

*Laboratoire d'Evolution des Etres organisés*  
*Université Pierre et Marie Curie, 105, boulevard Raspail, 75006 Paris*

### ABSTRACT

A biotelemetric study of thermoregulation under semi-natural conditions, in four species of *Vipera* during different stages of digestion gives the following results :

1. — The preferred temperature (i.e. the mean stomach temperature recorded during the hours of the day when the viper can choose its internal temperature) lies between 32.41 and 32.59 °C during the first two days of digestion of a prey with a weight of 17 to 26 % that of the viper. The voluntary maximum under these conditions varied from 33.9 to 35.2 °C according to the particular day.

2. — The preferred temperature lies between 31.13 and 31.61 °C during the 3rd, 4th and 5th days of digestion of a large prey, and throughout all the digestion time of a prey 5 to 8 % by weight of the viper. The voluntary maximum is between 32.9 to 33.7 °C in this case.

3. — The preferred temperature of a viper of large size having completed digestion, with only the transmitter remaining in the stomach, is 30,84 °C; this is probably hardly higher than that of non-gravid fasting viper.

4. — The preferred temperature for a given stage of digestion did not vary between the 15th of May and the 24th of August, neither were any specific, sexual or individual differences observed. Gravid females, however, are not studied.

5. — A viper can, according to the case, maintain a constant internal temperature ( $\mp 0,1$  °C) for more than an hour. However, when it can choose its internal temperature it does not always maintain itself



very close to the preferred temperature. The curve of stomach temperatures consists of either successive plateaux at different levels or sigmoids whose means vary continually.

6. — On cool days with bright spells a judicious use of the various micro-climates existing in the enclosure allows the viper to attain, for several hours, a mean temperature close to the preferred one while the air temperature does not exceed 20 to 25 °C.

7. — The methods of thermoregulation are basically the same for all species. However, a specific choice is made among the different micro-environments having the same thermal characteristics, depending on the nature of the substrate. Furthermore, only *Vipera ammodytes* and *V. seoanei* frequently climb trees.

8. — The duration of exploratory activity, absent on the first day of digestion of a large prey, lengthens as digestion proceeds, as the prey is smaller and as the preferred temperature is approached. However, such exploratory activity, as indeed all the circadian rhythm of viper, is not solely dependant on thermoregulation and digestion.

9. — The fact that the preferred temperature of an individual animal varies according to its physiological state suggests that no constant and specific ecological optimum exists from the thermal point of view. Furthermore, the preferred temperature corresponds neither to the mean body temperature during the active period nor the physiological optimum for a given function.

La thermorégulation écologique joue un rôle important dans la vie des animaux ectothermes et thermophiles que sont les Reptiles, particulièrement dans les régions tempérées fraîches. On ne peut prétendre connaître la biologie d'une espèce si l'on ignore quelles sont ses réactions à la température, par quelles méthodes elle assure sa thermorégulation et à quel niveau. Aussi, dans le cadre d'une étude de la phylogénie des Vipères d'Europe, avon-nous jugé indispensable d'étudier cet aspect de leur mode de vie.

Dans leur travail classique sur les Serpents et les Lézards désertiques, COWLES et BOGERT (1944) ont clairement exposé les principes sur lesquels sont basées les méthodes de thermorégulation des Reptiles, particulièrement en ce qui concerne la lutte contre la chaleur. Ils ont en outre précisé la définition des différentes zones thermiques qui s'étagent entre le minimum et le maximum léthal : minimum critique, minimum volontairement toléré, zone d'insolation, zone normale d'activité et optimum écologique, maximum volontairement toléré et maximum critique. Par la suite, surtout au cours des dix dernières années, les travaux sur la thermorégulation des Reptiles se sont multipliés; toutefois, ils portent principalement sur les Lacertiliens et les autres groupes ont été négligés. C'est notamment le cas des Serpents qui, jusqu'à une



date récente, n'ont été l'objet que d'un assez petit nombre de publications (voir COWLES et BOGERT, 1944; SAINT GIRONS et SAINT GIRONS, 1956; BRATTSTROM, 1965; TEMPLETON, 1970 et CLOUDSLEY-THOMPSON, 1971, pour la bibliographie, ainsi que ALEKSIUK, 1970; JACOBSON et WHITFORD, 1970, 1971; DUGUY, 1958, 1972; GEHRMANN, 1971; SPELLERBERG, 1972; BROWN et al., 1974).

La mise au point des techniques de biotélémetrie, assez faciles à adapter aux Serpents puisque ces animaux avalent en entier de grosses proies (McCINNIS et MOORE, 1969; OSGOOD, 1970; JOHNSON, 1972; NAULLEAU et MARQUES, 1973; BUI AI et al., 1974), ouvre un nouveau champ aux recherches. En effet, il devient possible d'enregistrer la température interne d'un Serpent sans le perturber, soit dans la nature dans les cas les plus favorables, soit tout au moins dans de grands enclos extérieurs où il peut assurer sa thermorégulation dans des conditions presque naturelles. C'est cette méthode que nous avons utilisée.

Ce travail a été fait, en partie dans le cadre de la RCP n° 111 du Centre National de la Recherche Scientifique (responsable S. Lissitzky), en partie grâce à l'ATP Physiologie écologique (contrat n° 449 901, responsable R. Agid). Je tiens à exprimer ma vive reconnaissance à MM. Bui Ai et H. Olivier, du Laboratoire du Génie électrique de Toulouse et à M. L. Ambid, de l'Institut de Physiologie de Toulouse, qui ont conçu, puis réalisé l'émetteur et m'ont aidé lors de la mise au point de son application pratique.

## MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Du 15 mai au 24 août, 11 expériences ont été faites, sur 10 individus différents, appartenant aux espèces ou sous-espèces suivantes : *Vipera berus berus* (2 femelles), *Vipera seoanei* (1 mâle et 1 femelle), *Vipera aspis aspis* (1 femelle, à deux reprises), *Vipera aspis zinnikeri* (1 mâle), *Vipera ammodytes ammodytes* (1 mâle et 2 femelles) et *Vipera ammodytes montandoni* (1 jeune mâle). Au total, nous avons enregistré 39 jours d'émission dans l'estomac de ces Vipères, dont 11 jours par temps couvert et parfois pluvieux, 11 jours par soleil intermittent et 17 jours par beau temps. Les mâles se trouvaient au repos sexuel ou en début de spermatogenèse; aucune femelle n'était gestante au moment de l'expérience, mais deux d'entre elles (*V. berus* et *V. ammodytes*) s'étaient accouplées au printemps et l'une (*V. ammodytes*) a mis bas en octobre.

Les caractéristiques de l'émetteur et du récepteur ont été décrites antérieurement (BUI AI et al., 1974). L'émetteur et les piles sont logés dans une capsule cylindrique en matière plastique, aux extrémités



arrondies, ayant un diamètre extérieur de 12 mm et une longueur totale de 45 mm. L'ensemble pèse 7,8 g. L'enregistrement ne se fait pas en continu, mais par un point toutes les 10 secondes, sur une bande dont la vitesse de déroulement est de 4 mm par minute.

Les piles sont branchées vers 6 h du matin sur l'émetteur, puis l'ensemble placé dans la capsule et celle-ci fermée hermétiquement à l'aide d'une colle plastique. Après une heure de séchage, l'émetteur est étalonné entre 10 et 40 °C, dans un bac d'eau chaude lentement refroidie. L'opération demande 1 h environ. Afin de limiter les différences d'inertie entre la thermistance et le thermomètre à mercure servant d'étalon, ce dernier est placé dans une capsule identique à celle de l'émetteur.

L'étalonnage terminé, la capsule est introduite dans la cavité abdominale d'un petit Rongeur, tué et pesé la veille et récemment éviscéré. Les proies utilisées sont des Souris blanches, des Campagnols (*Clethrionomys glareolus*) ou des Mulots (*Apodemus sylvaticus*), d'un poids variant de 15 à 24 g. Le cadavre ainsi préparé est placé dans l'enclos entre 9 et 10 h. En général, la déglutition commence dans l'heure qui suit. Eventuellement des proies de remplacement peuvent être distribuées aux autres Vipères pour détourner leur attention, ou bien une deuxième proie à l'animal d'expérience. Lorsque le temps est peu favorable, il arrive que l'émetteur ne soit avalé que le lendemain.

L'enclos expérimental le plus utilisé, de 2,5 × 3,5 m, est entouré d'un grillage dont la partie hors du sol est haute de 1 m. La photographie (pl. IB) donne une idée de son aménagement. Il comporte un abri profond de 40 cm, couvert d'une plaque en ciment surmontée de grosses pierres, deux petites souches naturelles au nord et au sud, une large pierre plate centrale, des plaques d'écorce au nord-ouest et au sud-est, un petit Pin devant l'abri, au centre d'une zone de sol nu et sablé, et un petit Sapin entre le rocher central et la souche sud. Le sol est recouvert de lierre et d'herbe qu'on ne laisse pas grandir exagérément. L'enclos voisin a les mêmes dimensions et un aménagement comparable; mais nous n'y avons entrepris que deux expériences sur deux grandes Vipères que nous ne voulions pas faire cohabiter avec les autres. Située à la lisière sud d'un bois et abritée des vents d'ouest par une haie basse (pl. IA) la zone d'expérience était régulièrement fréquentée par des Vipères avant son aménagement. Dans cet enclos, ainsi que dans trois autres situés à quelque distance, les individus captifs qui y vivent et s'y reproduisent depuis 3 à 5 ans ont un cycle annuel identique à celui de témoins de même espèce (*Vipera aspis* et *V. berus*) vivant en liberté au voisinage. C'est le cas notamment en ce qui concerne la date des premières sorties vernalles, des mues, des accouplements, des parturitions et du début de l'hivernage. Mises à part la limitation des déplacements et une densité anormalement élevée (8 dans chacun des deux enclos expérimentaux, jusqu'à 11 dans les autres), nous pensons que les Vipères se trouvent soumises à des conditions très proches des conditions naturelles.

Grâce à une antenne principale située au-dessus de l'enclos et à une douzaine d'antennes secondaires (constituées par un simple fil de cuivre enrobé de plastique, long de 1,40 m et placé sur le sol), le signal est transmis de toutes les parties de l'enclos, y compris lorsque la Vipère se



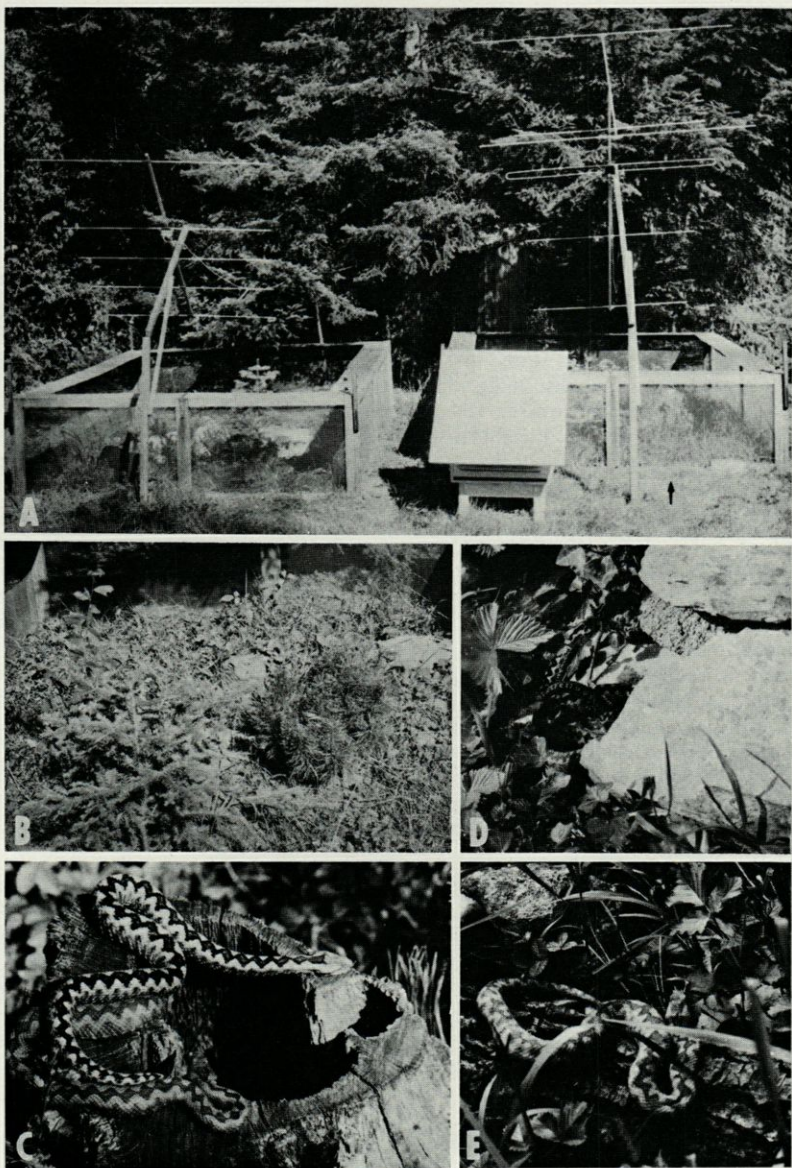


PLANCHE 1

- A - Vue d'ensemble des deux enclos d'expérience. Au premier plan, l'abri météorologique. Sous les arbres, on devine la cabane abritant le récepteur et l'enregistreur. La flèche indique l'enclos où se sont déroulées la plupart des expériences.
- B - Vue de l'intérieur de l'enclos principal. Au premier plan à gauche, le Sapin qui cache partiellement la grande pierre plate centrale. Au centre à droite, le Pin; au-dessus de ce dernier, à gauche la souche nord et, à droite, les pierres recouvrant l'entrée de l'abri. L'écorce nord-ouest, en haut à gauche, est à peine visible parmi les herbes. L'écorce sud-est est en dehors du champ, en bas à droite.
- C - *Vipera ammodytes ammodytes*, mâle et femelle, se chauffant au soleil en début de matinée sur une souche creuse.
- D - *Vipera berus* et *Vipera ammodytes ammodytes* devant les pierres recouvrant l'entrée de l'abri.
- E - *Vipera ammodytes montandoni* sur l'écorce sud-est.



trouve sous les pierres à l'entrée de l'abri. Toutefois, la réception est perturbée lorsque l'animal se déplace, ou lorsqu'il est enroulé dans un angle, en contact avec le grillage. Bien entendu, le signal cesse lorsque la Vipère s'enfonce profondément dans l'abri proprement dit. L'ensemble récepteur-enregistreur est placé dans une cabane située à 2 m au nord des enclos.

Trois thermomètres tige (J. Richard) enregistrent la température dans l'abri, à 15 cm de profondeur, la température du sol sous les pierres à l'entrée de l'abri et la température de l'air au soleil, à 1 m au-dessus de l'enclos. Rappelons que les chiffres fournis dans ce dernier cas n'ont pas de valeur intrinsèque, puisqu'ils dépendent de la nature et de la couleur de la sonde. Ils permettent cependant de comparer la durée et l'intensité de l'insolation d'un jour ou d'une heure à l'autre. Enfin, la température de l'air, à 50 cm au-dessus du sol, est enregistrée sous un abri météorologique placé devant les enclos.

Durant toute la durée de l'expérience, la surveillance de l'enregistrement et celle de la Vipère sont menées conjointement et presque sans interruption du lever au coucher du soleil. L'emplacement et le comportement de l'animal sont notés au fur et à mesure sur la feuille d'enregistrement des températures stomacales, avec des indications sur l'ensoleillement. Toutefois, lors des journées chaudes, il arrive que la Vipère, à l'ombre dans les herbes ou sous le Sapin, soit perdue de vue pendant quelques temps. Le soir, l'observation devient discontinuée dès que le sujet est entré assez profondément dans l'abri pour que le signal cesse et l'enregistrement est arrêté vers 22 h. Lorsque l'animal reste à l'extérieur, ou simplement sous les pierres surmontant l'entrée de l'abri, l'enregistrement se poursuit durant toute la nuit et l'observation jusqu'à l'obscurité totale. Toutefois, deux contrôles à la lumière électrique sont faits, vers 22 h et 24 h.

A la fin de l'émission (en général au bout de 5 jours, parfois 2 ou 3 jours seulement), la Vipère est retirée de l'enclos et placée en cage. Ce transfert détermine, en moins de 24 heures le plus souvent, la régurgitation de l'émetteur, enrobé dans les restes de la proie lorsque la digestion n'est pas terminée. L'état de ces restes dépend à la fois du laps de temps qui s'est écoulé depuis l'ingestion et de la température obtenue par la Vipère durant cette période. Les variations sont notables, puisqu'une proie de 18 g a été entièrement digérée en 4 jours, alors qu'une proie de 24 g ne l'était pas tout à fait en 9 jours.

Le tableau I donne la liste des expériences réalisées et quelques indications sur les individus concernés, ainsi que le poids de la proie non éviscérée. Les expériences du 8 et du 12 juin ont eu lieu dans l'enclos ouest (à gauche sur la photographie, pl. I A), toutes les autres dans l'enclos est. Précisons enfin que toutes les heures citées dans cet article sont des heures solaires.



TABLEAU I

*Liste et caractéristiques des différentes expériences*

Durée : nombre de jours d'enregistrement de la température stomacale de la Vipère.

Rapport poids : pourcentage du poids de la proie par rapport au poids de la Vipère.

Espèce	Sexe	Date 1er jour	Durée	Poids de la		Rapport poids %
				Vipère gr.	proie gr.	
<i>V. seoanei</i>	M	6 août	5	60	16	26,66
	F	2 août	2	91	18	19,78
<i>V. berus berus</i>	F	4 juillet	2	98	23	23,47
	F	14 août	5	92	18	19,57
<i>V. aspis aspis</i>	F	27 juin	5	162	21 + 17	23,46
	F	27 juillet	3	162	16 + 23	24,07
<i>V. aspis zinnikeri</i>	M	15 juillet	3	133	24	18,04
<i>V. ammodytes ammodytes</i>	M	8 juin	3	187	15	8,02
	F	15 mai	3	124	22	17,74
	F	12 juin	5	292	17	5,82
<i>V. ammodytes montandoni</i>	M	22 août	3	69	16	23,19

## RÉSULTATS

## TEMPÉRATURE PRÉFÉRÉE PENDANT LA DIGESTION.

Durant les journées chaudes à ensoleillement continu, du fait de la variété des micro-climats présents dans l'enclos, les Vipères peuvent sans difficulté obtenir la température interne de leur choix pendant plusieurs heures. Nous appellerons température préférée la moyenne des températures stomacales enregistrées dans ces conditions.

Le tableau II donne le résultat des différentes expériences. Nous n'avons tenu compte que des journées où l'ensoleillement continu durait plus de 5 heures et uniquement des périodes pendant lesquelles les Vipères disposaient avec certitude d'une gamme de températures largement suffisante. Les moyennes ont été établies en relevant la température, sur la courbe enregistrée, à un intervalle correspondant à 3,31 minutes, choix dû simplement au quadrillage du papier. Les températures stomacales ont été notées à 0,1 °C près, la marge d'erreur étant toutefois, du fait de l'échelle, de l'ordre de 0,1 °C en plus ou en moins.

Aucune expérience n'est identique aux autres, puisque la date,



TABLEAU II  
Températures préférées de différentes espèces et à différents stades de la digestion

Espèce	% poids proies	Date	Jour	Mn °C	Mx °C	Moyenne °C
<i>V. seoanei</i>	27	6 août	1	30,5	35,2	32,56 ± 1,32
		8 août	3	29,8	33,7	31,42 0,84
<i>V. berus berus</i>	20	15 août	2	30,5	33,9	32,48 0,78
		17 août	4	28,0	33,2	31,27 1,43
<i>V. aspis aspis</i>	24	27 juillet	1	31,1	33,9	32,48 0,69
		28 juillet	2	30,9	34,0	32,65 0,79
		29 juillet	3	29,8	33,2	31,47 0,73
<i>V. ammodytes montandoni</i>	23	22 août	1	30,0	34,0	32,23 0,97
		23 août	2	30,2	35,1	32,54 1,41
		24 août	3	29,1	32,9	31,13 1,02
<i>V. ammodytes ammodytes</i>	8 6	8 juin	1	30,1	33,7	31,49 0,94
		14 juin	3	30,1	32,9	31,61 0,92
		15 juin	4	30,1	32,0	31,50 0,52
		16 juin	5	28,6	32,3	30,80 0,91

les conditions climatiques, l'espèce, le sexe et le poids relatif de la proie varient chaque fois. On pouvait donc s'attendre à une dispersion notable des résultats. Or :

a) A un même stade de la digestion et pour des proies représentant de 17 à 28 % du poids de la Vipère, les températures préférées sont pratiquement les mêmes pour les différentes espèces et sous-espèces, quel que soit le sexe. En effet, la moyenne des températures préférées des deux premiers jours de la digestion (ou de l'un d'entre eux lorsqu'il est seul utilisable) est de 32,41 °C pour *Vipera ammodytes montandoni*, 32,48 °C pour *V. berus*, 32,56 °C pour *V. seoanei* et 32,59 °C pour *V. aspis*.

b) Les températures préférées des 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> jours de la digestion sont légèrement plus basses que celles des 1<sup>er</sup> et 2<sup>e</sup> jours, leurs moyennes quotidiennes variant entre 31,13 et 31,47 °C. Toutes espèces confondues, la moyenne des températures préférées, qui est de 32,51 °C pour les deux premiers jours de la digestion, tombe à 31,32 °C pour les 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> jours.

c) Lorsque la proie représente 5 à 8 % seulement du poids de la Vipère, les températures préférées sont, durant toute la digestion, analogues aux températures de fin de digestion d'une grosse proie. Chez *Vipera ammodytes ammodytes*, pour le premier jour de la digestion dans une expérience, les 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> dans une autre, les températures préférées sont respectivement de 31,49, 31,61, 31,50 et 30,84 °C. La température au 5<sup>e</sup> jour de la digestion se rapproche probablement de la température préférée d'une Vipère à jeun et au repos sexuel. A ce moment, l'animal n'avait certainement plus dans l'estomac que l'émetteur, soit 2,6 % de son propre poids.



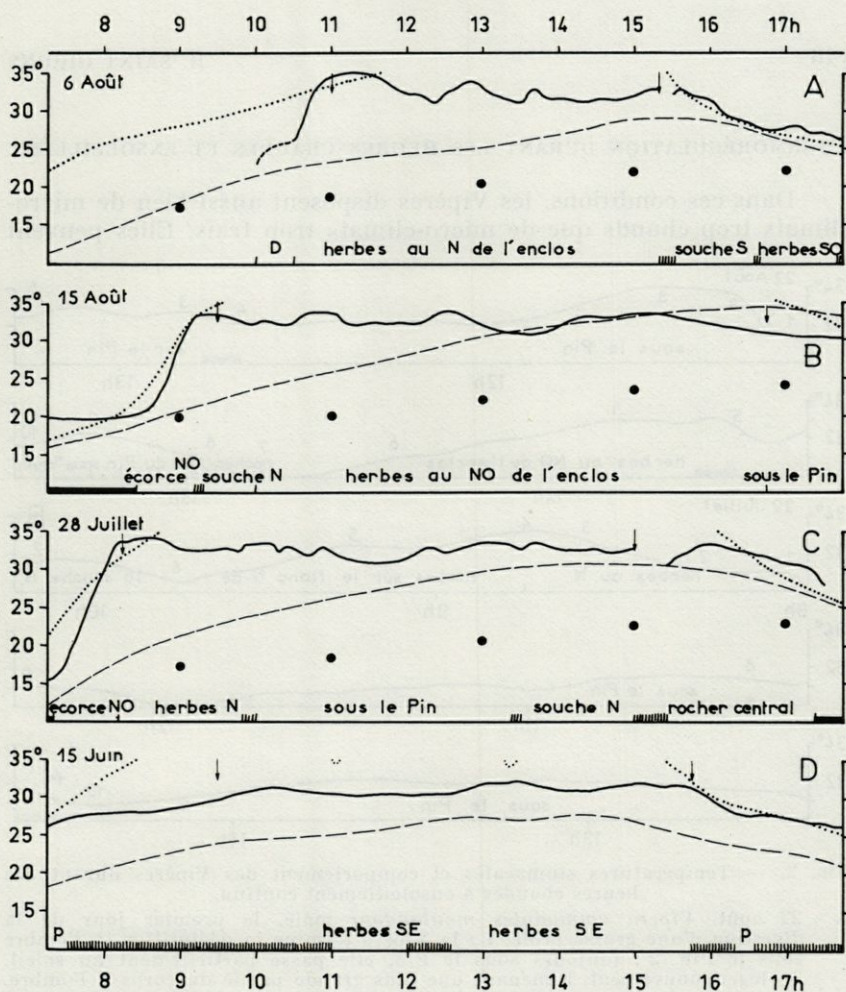


FIG. 1. — Températures stomacales à différents stades de la digestion, par des journées chaudes et ensoleillées.

A - 6 août. *Vipera seoanei* mâle, au premier jour de la digestion d'une grosse proie.

B - 15 août. *Vipera berus* femelle, au deuxième jour de la digestion d'une grosse proie.

C - 28 juillet. *Vipera aspis aspis* femelle, au deuxième jour de la digestion d'une grosse proie.

D - 15 juin. *Vipera ammodytes ammodytes* femelle, au quatrième jour de la digestion d'une petite proie.

En abscisses : temps en heures. En ordonnées : température en °C.

— : température stomacale de la Vipère.

... : température d'une sonde placée à 1 m au-dessus de l'enclos.

--- : température de l'air, sous abri météorologique.

● : température de l'abri, à 15 cm de profondeur.

Les traits épais correspondent aux séjours dans l'abri, les hachures aux périodes de déplacement. D = déglutition. P = Vipère sous les pierres surmontant l'entrée de l'abri. Les flèches indiquent les périodes au cours desquelles ont été calculées les températures dont la moyenne correspond à la température préférée.



## THERMORÉGULATION DURANT LES HEURES CHAUDES ET ENSOLEILLÉES.

Dans ces conditions, les Vipères disposent aussi bien de micro-climats trop chauds que de micro-climats trop frais. Elles peuvent

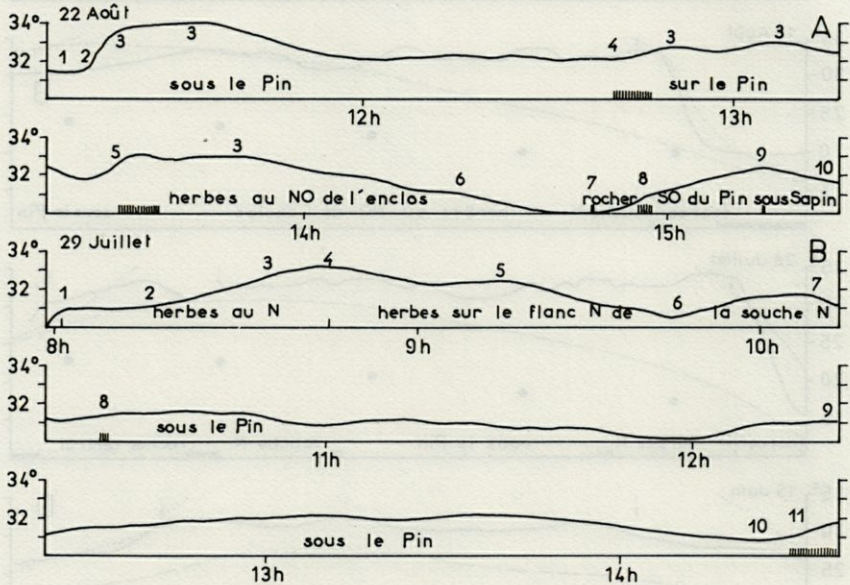


Fig. 2. — Températures stomacales et comportement des Vipères durant des heures chaudes à ensoleillement continu.

- A - 22 août. *Vipera ammodytes montandoni* mâle, le premier jour de la digestion d'une grosse proie. 1 : la Vipère termine la déglutition, à l'ombre sous le Pin. 2 : toujours sous le Pin, elle passe partiellement au soleil. 3 : léger mouvement, ramenant une plus grande partie du corps à l'ombre. 4 : grimpe lentement dans le Pin et s'installe sur les basses branches, partiellement au soleil. 5 : descend du Pin, passe entre l'abri et la souche nord et va s'installer à la pénombre, dans les herbes au nord-ouest de l'enclos. 6 : l'ombre gagne la partie de l'enclos où est la Vipère. 7 : elle va sur la face nord du rocher central, à la pénombre. 8 : traverse le rocher central et s'installe au soleil entre le Pin et le Sapin. 9 : va sous le Sapin, à l'ombre. 10 : l'ombre gagne la partie sud de l'enclos.
- B - 29 juillet. *Vipera aspis aspis* femelle, au troisième jour de la digestion d'une grosse proie. 1 : la Vipère quitte l'écorce nord-ouest au soleil et va à peu de distance, dans les herbes de la partie nord de l'enclos, à la pénombre. 2 : le soleil gagne l'emplacement où se trouve la Vipère. 3 : elle s'enfonce plus profondément dans l'herbe, qui est assez haute. 4 : va dans l'herbe sur le flanc nord de la souche nord, partiellement à l'ombre. 5 : se déplace légèrement pour se mettre entièrement à l'ombre. 6 : revient partiellement au soleil. 7 : l'ombre gagne toute la face nord de la souche. 8 : la Vipère passe entre la souche nord et l'abri et va s'installer à l'ombre sous le Pin, au nord du tronc. Jusqu'à 12 h 20 assure sa thermorégulation par de légers mouvements. 9 : s'installe autour de la base du tronc du Pin. 10 : se déplace légèrement vers l'ouest, partiellement au soleil. 11 : se déplace lentement dans la partie sud-ouest de l'enclos. Ira ensuite sur le rocher central, puis dans les pierres à l'entrée de l'abri.



assurer leur thermorégulation soit en choisissant un micro-biotope homogène et à température convenable (ombre dense, entrée de l'abri, ou parfois au soleil mais au-dessus du sol, en grim pant dans un des arbustes), soit en plaçant une partie de leur corps au soleil et l'autre à l'ombre, ce qu'elles font fréquemment en s'installant à la pénombre et en utilisant les petites flaques de soleil plus ou moins atténué qui la parsèment.

Notamment dans ce dernier cas, les Vipères peuvent parfaitement maintenir leur température interne à un niveau constant, à  $\pm 0,1$  °C près, à l'aide de très légers mouvements de leur corps qui compensent les déplacements du soleil. Mais les courbes de température peuvent aussi présenter un aspect sinusoïdal entre deux limites distantes de 1 à 1,5 °C. C'est toujours le cas lorsque l'animal est dans un microbiotope homogène qu'il doit quitter lorsque la température devient trop haute ou trop basse, parfois aussi lorsque le soleil gagne l'emplacement à l'ombre où il se tient, ou inversement.

Toutefois, l'étude des enregistrements (fig. 2) montre que le niveau du plateau, ou le niveau moyen de la courbe sinusoïdale, varient au cours de la journée et ne coïncident que de temps à autre avec la température préférée. Tout se passe comme si l'optimum thermique variait légèrement en fonction de la température précédemment subie, la quantité de chaleur recherchée au cours de la journée restant cependant constante pour un état physiologique donné. Le calcul du temps passé à chaque température, durant les heures où la Vipère peut indiscutablement choisir sa température interne, montre que la dispersion est toujours importante, mais varie assez largement d'un jour à l'autre (voir les écarts types sur le tableau II), sans que nous ayons pu mettre en évidence des différences spécifiques, sexuelles, individuelles ou liées au stade de la digestion. La figure 3 et la partie en pointillés de la fig. 6, qui représentent deux cas presque extrêmes, illustrent ce phénomène.

D'une façon assez générale, on observe un maximum thermique le matin dès que l'ensoleillement le permet (ou aussitôt après l'ingestion de la proie), puis deux, parfois un ou trois, maxima

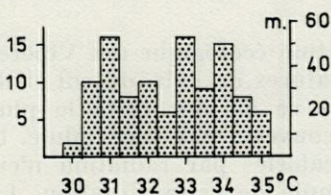


FIG. 3. — Temps passé à chaque température, le 22 août, 2<sup>e</sup> jour de digestion, de 10 h 15 à 15 h 30, par *Vipera ammodytes montandoni* mâle. La température moyenne, ou température préférée =  $32,54$  °C  $\pm 1,41$ .

En abscisses : température stomacale en °C; en ordonnées : nombre de relevés (à gauche) et temps en minute (à droite). Il a été fait un relevé toutes les 3,31 mn.



secondaires dans la journée et un dernier maximum, assez constant, juste avant que l'ombre ne gagne définitivement l'enclos. Les températures stomacales les plus basses sont souvent atteintes dans l'après midi, avant le dernier ou l'avant dernier maximum; durant les derniers jours de la digestion, ou lorsque la proie est petite, cette période correspond à des déplacements de type exploratoire, assez indépendants de la thermorégulation.

Pour les Vipères ayant avalé une grosse proie (17 à 28 % de leur poids), le maximum quotidien volontairement toléré se situe entre 33,9 et 35,2 °C au cours des deux premiers jours de la digestion, entre 32,9 et 33,7 °C par la suite. Cette marge de variation, relativement importante, semble relever davantage du hasard que de différences individuelles, sexuelles ou spécifiques. Pour les Vipères ayant avalé une petite proie (6 à 8 % de leur poids), nous avons un maximum de 33,7 °C le premier jour et des chiffres compris entre 32 et 32,9 °C pour les 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> jours. Le minimum volontairement toléré durant les heures où les Vipères peuvent certainement choisir leur température interne, varie moins et est compris entre 30 et 31 °C pour les deux premiers jours de la digestion, entre 28 et 30,1 °C par la suite, ceci quelle que soit la taille relative de la proie.

#### THERMORÉGULATION EN PÉRIODES DE DÉFICIT THERMIQUE.

Au printemps et à l'automne, ainsi que pendant de nombreuses journées d'été — c'est-à-dire durant la plus grande partie de leur période de vie active — les Vipères ont du mal à atteindre leur température préférée. Les méthodes de thermorégulation écologique qu'elles mettent alors en œuvre sont connues depuis longtemps. Le matin, l'animal s'expose aux rayons du soleil en s'isolant le mieux possible du sol encore froid; il peut ensuite utiliser également la chaleur du substratum, par conduction, surtout en fin d'après midi ou lors de passages nuageux; enfin, le soir ou par mauvais temps, l'abri est plus chaud que l'extérieur. Ces données étant acquises, nous avons cherché dans ce travail à étudier les différences entre espèces et à préciser les résultats obtenus par les diverses méthodes de thermorégulation.

Par temps de pluie, la thermorégulation écologique des Vipères est pratiquement inefficace. Les températures de l'air, du sol et de l'animal sont très proches et d'ailleurs ce dernier reste le plus souvent dans l'abri. Par temps frais et couvert, mais sans pluie, la situation change déjà car l'apport de calories par radiation n'est jamais nul. La fig. 4 A donne un exemple de cette situation. La



température de la Vipère (en moyenne 24,34 °C pour toute la période passée à l'extérieur) est constamment supérieure à celle de l'air, la différence atteignant souvent 8 à 9 °C. Il convient également de noter que la température stomacale est beaucoup plus stable et en

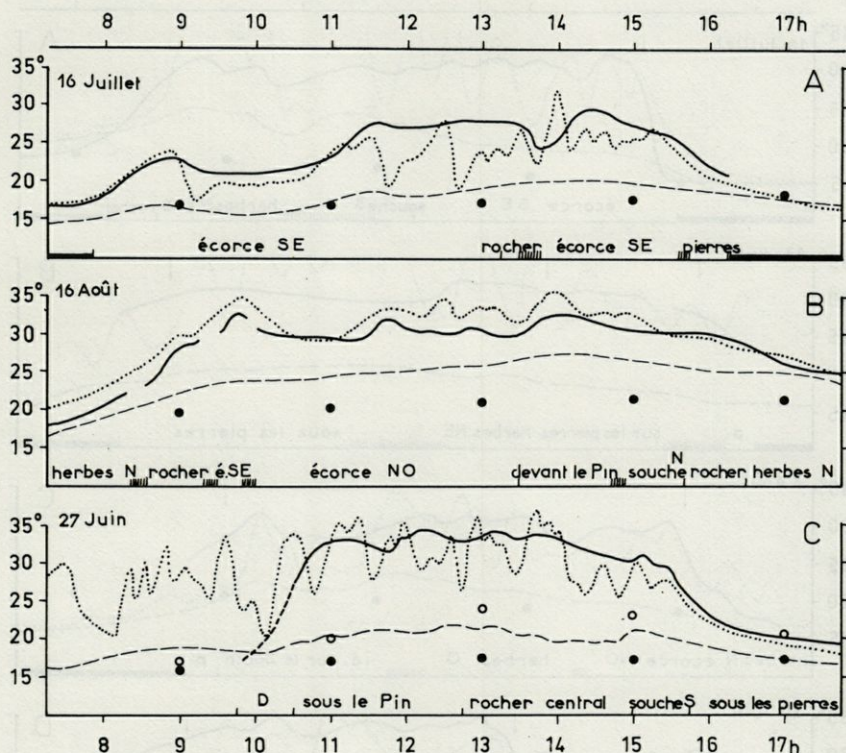


FIG. 4. — Thermorégulation dans des conditions variées de déficit thermique. A - 16 juillet. *Vipera aspis zinnikeri* mâle, au deuxième jour de la digestion d'une grosse proie, par une journée fraîche à ciel couvert, mais sans pluie. B - 16 août. *Vipera berus* femelle, au troisième jour de la digestion d'une grosse proie, par une journée assez chaude à ciel couvert. C - 27 juin. *Vipera aspis aspis* femelle, au premier jour de la digestion d'une grosse proie, par temps frais et insolation intermittente. L'animal réussit cependant à atteindre pendant plusieurs heures sa température préférée. En abscisses : temps en heures. En ordonnées : température en °C.

- : température stomacale de la Vipère.
- ... : température d'une sonde placée à 1 m au-dessus de l'enclos.
- - - : température de l'air, sous abri météorologique.
- : température de l'abri, à 15 cm de profondeur
- : température du sol sous les pierres surmontant l'entrée de l'abri.

Les traits épais correspondent aux séjours dans l'abri, les hachures aux périodes de déplacements. D = déglutition. Les flèches indiquent les périodes au cours desquelles ont été calculées les températures moyennes citées dans le texte.



général supérieure à celle du thermomètre tige placé à 1 m au-dessus de l'enclos, sauf vers 14 h, à la fin d'une période de déplacements pendant laquelle l'animal ne s'est pas préoccupé de

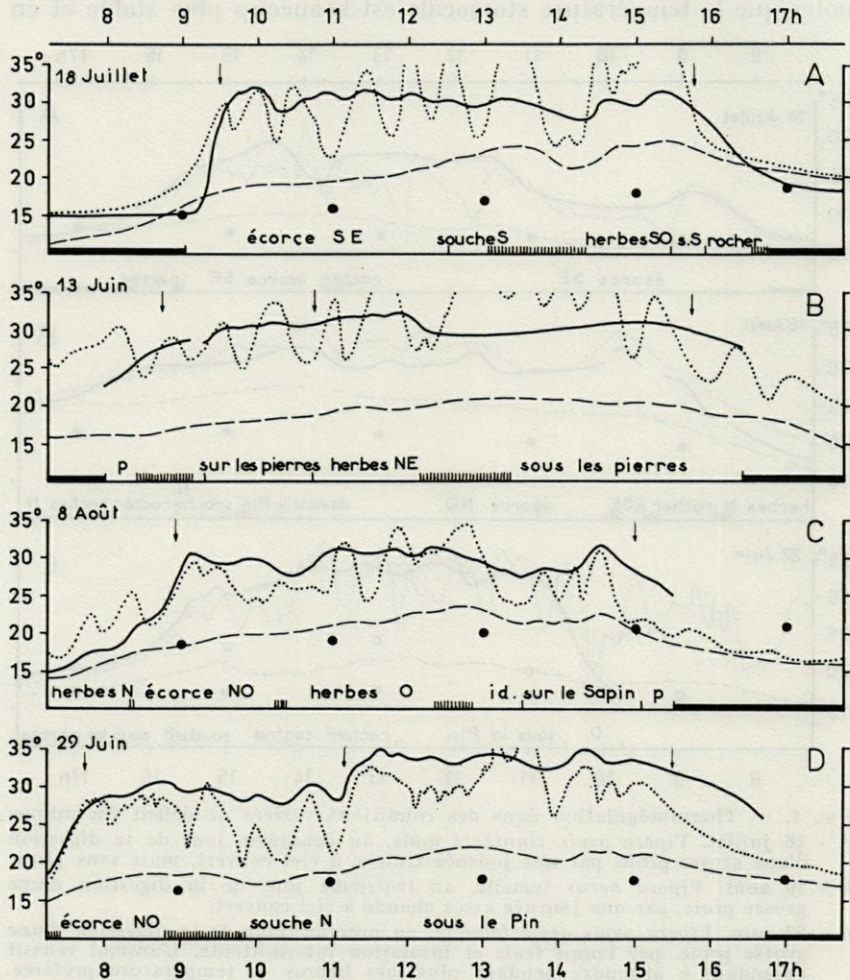


FIG. 5. — Thermorégulation par insolation intermittente

- A - 18 juillet. *Vipera aspis zinnikeri* mâle, au troisième jour de la digestion d'une grosse proie.  
 B - 13 juin. *Vipera ammodytes ammodytes* femelle, au deuxième jour de la digestion d'une petite proie.  
 C - 8 août. *Vipera seoanei* mâle, au troisième jour de la digestion d'une grosse proie.  
 D - 29 juin. *Vipera aspis aspis* femelle, au troisième jour de la digestion d'une grosse proie.

Même légende que fig. 4.



thermorégulation. Par temps couvert, mais chaud, la différence entre la température de l'air et celle de la Vipère est moindre, comme on peut le voir sur la fig. 4 B. La température moyenne obtenue de 9 h 15 à 16 h 30 (30,40 °C) n'est pas très différente de celle enregistrée aux mêmes heures la veille (32,48 °C, fig. 1 B), ou le lendemain (31,27 °C), journées beaucoup plus ensoleillées.

Une insolation intermittente, avec une température de l'air ne dépassant pas 20 à 25 °C représente un type de temps fréquent en été dans les régions à climat océanique. Les fig. 4 C et 5 illustrent cette situation. Chez un animal au premier jour de la digestion (fig. 4 C), une thermorégulation constante et efficace permet d'obtenir entre 10 h 45 et 15 h 30 une température moyenne de 32,55 °C, donc correspondant à la température préférée à ce stade, ceci bien que l'isolation soit très intermittente et la température de l'air relativement basse (comparer avec la fig. 1). Il n'en est pas de même lorsqu'il s'agit de Vipères à un stade plus avancé de la digestion (fig. 5 A et C), ou n'ayant avalé qu'une petite proie (fig. 5 B). Dans ces trois dernières expériences, les températures moyennes des Vipères durant la plus grande partie de la journée (de 9 h - 9 h 30 à 15 h - 15 h 45) sont assez voisines : 30,13 °C le 18 juillet, 30,20 °C le 13 juin et 29,43 °C le 8 août, en dépit de notables différences de la température environnante. D'autre part, on peut constater que les Vipères n'utilisent pas toutes les possibilités de thermorégulation écologique et, notamment dans l'après midi, des déplacements dans des zones plus ou moins à l'ombre correspondent à une baisse de leur température interne. Ce phénomène est moins accentué le 8 août — ce qui explique que la température moyenne de la Vipère pendant cette journée moins ensoleillée que les deux autres ne leur soit que de peu inférieure — mais il se manifeste cependant à deux reprises et de façon très nette à 12 h 30. Apparemment, dans une zone de températures sub-préférées, qui pourrait se situer aux environs de 30 °C au troisième jour de la digestion, un léger déficit thermique n'empêche pas les activités autres que la thermorégulation.

Le cas représenté fig. 5 D laisse supposer que les limites de cette zone sub-préférée sont relativement étroites. En effet, après une matinée assez fraîche au cours de laquelle, de 7 h 45 à 11 h 10, la température moyenne de cette Vipère au 3<sup>e</sup> jour de la digestion n'a été que de 28,92 °C, l'animal a profité au maximum de l'ensoleillement un peu plus fort de l'après-midi; de 11 h 15 à 15 h 30 sa température moyenne a été de 33,42 °C, soit plus que la température préférée des deux premiers jours de la digestion. Dans ce cas, l'impression qui prévaut est celle d'un « rattrapage », efficace d'ailleurs puisque la température moyenne de 7 h 45 à 15 h 30 est de 31,45 °C, chiffre correspondant bien à la température préférée au 3<sup>e</sup> jour de la digestion.



UTILISATION DES DIFFÉRENTS MICRO-MILIEUX ET TEMPÉRATURE  
OBTENUE AU COURS DU NYCTHÉMÈRE.

Il ressort des observations faites en même temps que les enregistrements que les différents micro-milieus présents dans les enclos sont utilisés dans des conditions assez précises et constantes. Les écorces servent en début de matinée et, souvent, durant toutes les journées fraîches à soleil intermittent, c'est-à-dire toutes les fois que les animaux se trouvent en déficit thermique et que l'apport de chaleur est dû uniquement aux radiations. Pour des raisons qui tiennent à l'exposition, les Vipères se tiennent en début de matinée sur l'écorce nord-ouest, puis sur les écorces sud-est. Les deux souches sont utilisées soit après les écorces, lorsque l'animal a atteint sa température préférée mais à un stade où l'insolation est encore nécessaire, soit, en ce qui concerne la souche sud, en fin de journée puisque c'est l'endroit le plus longtemps exposé au soleil. De façon très nette, la grande pierre plate centrale est surtout occupée le soir, lorsque l'ombre a gagné tout l'enclos, les Vipères utilisant alors par conduction la chaleur stockée dans ce matériau. Les pierres surmontant l'entrée de l'abri jouent le même rôle, mais un peu plus tard encore et les Vipères s'installent alors sous ces pierres et non au-dessus. On peut aussi les y trouver lors des journées très chaudes, dès que la température de ce milieu particulier devient suffisante. L'abri lui-même est regagné encore plus tard le soir.

Les plages de sol nu ou sablé sont, comme les souches, utilisées après les écorces, lorsque le substratum s'est réchauffé. C'est souvent le cas en milieu de matinée par beau temps et dans l'après midi des journées fraîches à soleil intermittent. Enfin, par les journées chaudes et ensoleillées, les Vipères se tiennent soit à la pénombre dans l'herbe suffisamment haute, soit plus ou moins dissimulées sous les arbustes, une partie du corps éventuellement exposée au soleil. Au cours des périodes de thermorégulation, les Vipères grimpent parfois dans les arbustes — un petit Pin et un Sapin plus épais. Cela se produit notamment après une pluie, ou en milieu de matinée, ou bien encore le soir et dans ce cas l'animal peut y rester toute la nuit.

Du point de vue de la thermorégulation des Vipères, l'efficacité des différents micro-milieus n'a pu être chiffrée de façon suffisamment précise. En effet, la mesure de la température du substratum pose le difficile problème des températures de surface et une amélioration de nos techniques s'avère nécessaire.

Le tableau III, qui résume les données concernant le temps passé par les Vipères aux différents emplacements, d'une part lors



TABLEAU III

Pourcentage du temps passé dans les différents micro-biotopes, selon les espèces et les types de temps, entre la première sortie matinale et 18 h

Nombre de jours	Journées chaudes et ensoleillées				Jours de déficit thermique			
	10	4	2	2	1	6	2	3
Espèces	<i>ammod.</i>	<i>aspis</i>	<i>berus</i>	<i>seoan.</i>	<i>ammod.</i>	<i>aspis</i>	<i>berus</i>	<i>seoan.</i>
	%				%			
Sur les écorces	3	10	7		29	33	21	42
Sur le sol nu	7	32	7			17	12	7
Dans les arbustes	4			13	21			8
Sur les souches	2	10	4	14	4	16	44	9
Dans les herbes	31	23	69	69		2		17
Parmi les pierres	31	12	11	4		11	12	2
Dans l'abri	22	13	2		52	21	11	15

des journées plus ou moins chaudes et ensoleillées, d'autre part pendant les jours à ciel couvert ou à insolation très intermittente, mais sans pluie, montre bien l'importance des différences spécifiques. Par temps chaud, si tous les animaux se tiennent fréquemment dans les herbes, cette tendance est particulièrement accentuée chez *Vipera berus* et *V. seoanei*. Au contraire, *V. ammodytes* séjourne tout aussi souvent à l'ombre des pierres surmontant l'entrée de l'abri, tandis que *V. aspis* assure fréquemment sa thermorégulation sur le sol nu, à l'ombre d'un arbuste. Notons enfin qu'en été *V. berus* et *V. seoanei* ne rentrent que tardivement, ou pas du tout, dans l'abri. Par temps frais, toutes les espèces utilisent largement les écorces, mais *V. berus* passe encore plus de temps sur les souches, tandis que *V. ammodytes* se tient fréquemment sur les arbustes — tous emplacements qui isolent du sol froid. Il faut aussi noter le temps considérable que *V. ammodytes* passe dans l'abri.

Il ne convient pas, sous prétexte qu'elles sont numériques, d'attacher trop d'importance à ces données qui ne portent finalement que sur un petit nombre d'individus et de journées. Mais les nombreuses observations faites dans la nature, ou dans les divers enclos au cours de ces quatre dernières années, confirment ces résultats. D'une façon générale, *Vipera ammodytes* montre une nette prédilection pour les biotopes rocheux et partiellement clos et passe beaucoup de temps dans l'abri ou sous les pierres qui le surmontent.



Dans d'autres enclos, de grandes souches creuses sont utilisées de la même manière que les amas de pierres. Au contraire, *V. berus* et *V. seoanei* fréquentent surtout les biotopes plus ou moins découverts — herbes les jours chauds, écorces et sommet des souches les jours frais — et montrent une forte tendance à ne pas rentrer dans l'abri. *V. aspis* utilise des biotopes variés, mais plus que d'autres le sol nu lorsqu'il est abrité sous un arbuste. Enfin *V. ammodytes* et, à un degré moindre, *V. seoanei*, diffèrent nettement des autres espèces par leur tendance à grimper dans les arbustes et les buissons.

Dans le cadre de ces variations spécifiques, il existe aussi de nettes différences individuelles. Par exemple, telle Vipère s'expose toujours au soleil le matin sur l'écorce nord-ouest, alors que telle autre, de la même espèce et du même sexe, ira dans les mêmes conditions sur le sommet de la souche nord. De même, toujours dans l'enclos d'expérience, le jeune mâle *Vipera ammodytes* ne grimpait que dans le Pin, alors que la femelle *V. ammodytes* et le couple *V. seoanei* utilisaient exclusivement le Sapin. Mais ces variations individuelles du comportement sortent en partie du cadre de cet article et seront traitées ultérieurement.

La position que prend un Reptile participe également de la thermorégulation écologique. Le phénomène le plus caractéristique est l'aplatissement dorso-ventral de *Vipera berus* lorsque cette espèce s'expose au soleil le matin ou durant les journées fraîches. Cette attitude, que l'on retrouve chez *V. ursinii*, est tout à fait exceptionnelle chez *V. seoanei* et n'a jamais été observée chez les autres espèces, y compris *V. latastei*, sans qu'on sache si cette impossibilité est due à des causes anatomiques, physiologiques ou purement éthologiques.

Lors de l'insolation par temps frais — en général sur une écorce ou une souche — les Vipères peuvent être presque complètement allongées, ou plus souvent repliées une fois, en forme de J ou de U. C'est également la position qu'elles prennent en fin d'après midi, lorsqu'elles cherchent à bénéficier par conduction d'un substratum resté chaud. Le reste du temps les attitudes varient beaucoup. L'animal peut être en S, en 8, ou bien enroulé à plat en cercles concentriques, la tête reposant sur le dos. Cette dernière position est fréquemment adoptée, dans la nature, par les Vipères qui profitent d'une petite flaque de soleil atteignant le sol au milieu de la végétation. Les Vipères ne sont jamais « lovées » comme un cordage, en formant des anneaux superposés. Toutefois, il n'est pas rare qu'une moitié environ du corps repose sur l'autre. Cette attitude correspond le plus souvent au séjour dans un milieu proche de la température préférée, par exemple à la pénombre par journée chaude, mais elle se manifeste également juste avant que



l'animal ne quitte un emplacement qui devient trop chaud. En diminuant la surface exposée aux radiations, la Vipère limite ainsi provisoirement l'augmentation de température.

Lorsqu'une Vipère assure sa thermorégulation en plaçant une partie de son corps au soleil et l'autre à l'ombre, c'est généralement le milieu du corps qui se trouve au soleil. Ce phénomène est particulièrement net lorsqu'il s'agit d'un animal qui vient d'avaler une grosse proie, la zone correspondant à l'estomac dilaté étant presque toujours au soleil.

Durant la nuit, comme au cours des jours de pluie, la thermorégulation écologique devient fort peu efficace. Seul l'abri est un peu plus chaud que l'environnement extérieur. Toutefois, ainsi que nous l'avons déjà signalé, en été certaines espèces restent fréquemment au dehors durant tout le nyctémère, ce qui augmente sans doute leurs chances de capturer des proies puisque celles-ci sont principalement nocturnes. Dans tous les cas, sauf par temps de pluie, la répartition des températures internes au cours du nyctémère présente l'aspect d'une courbe bimodale, avec deux zones thermiques particulièrement bien représentées : l'une correspond aux températures nocturnes de l'abri ou du milieu extérieur, l'autre aux températures préférées — ou, par temps plus frais, aux températures maximales que l'animal peut atteindre. La figure 6 illustre cette répartition des températures dans un cas où, la Vipère n'étant pas rentrée dans l'abri, l'enregistrement a pu porter sur 24 heures. Bien entendu, les valeurs absolues peuvent varier d'un jour à l'autre, mais l'allure générale de la répartition des températures

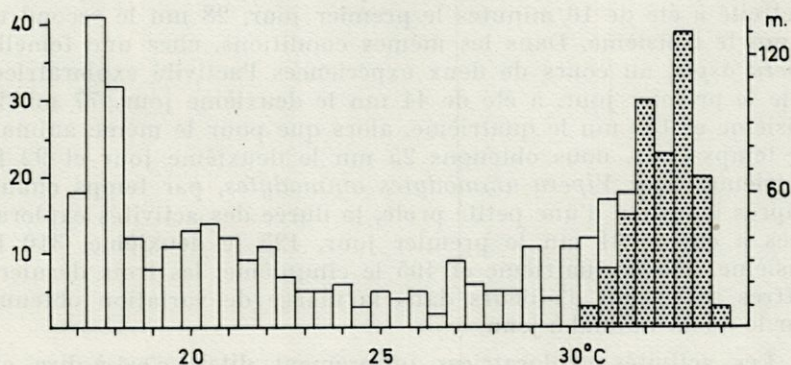


FIG. 6. — Temps passé à chaque température au cours d'un nyctémère, du 15 août 8 h au 16 août 8 h. *Vipera berus* femelle, deuxième jour de la digestion. L'animal n'est pas rentré dans l'abri pendant la nuit.

En abscisses : température stomacale en °C; en ordonnées : nombre de relevés (à gauche) et temps en minute (à droite). Il a été fait un relevé toutes les 3,31 minutes. En pointillés, les relevés faits entre 9 h 15 et 16 h 30. La température préférée correspondante =  $32,48 \text{ } ^\circ\text{C} \pm 0,78$ .



internes au cours du nycthémère reste la même. Comme on s'en rend compte immédiatement, la température moyenne subie par une Vipère en 24 heures a fort peu de signification, sinon à titre comparatif.

#### CYCLE D'ACTIVITÉ ET THERMORÉGULATION.

La thermorégulation n'est pas le seul facteur qui intervienne dans le rythme circadien de l'activité. Par exemple, le matin les Vipères sortent fréquemment de bonne heure pour boire les gouttes de rosée — leur seule source d'eau habituelle aussi bien dans les enclos que dans la nature. Or ces sorties s'effectuent peu après le minimum thermique quotidien et à l'ombre le plus souvent, donc sans aucune tentative de thermorégulation.

D'autre part, au cours de la journée les Vipères font montre d'une certaine activité exploratrice, toute différente des brefs déplacements liés à la thermorégulation. La durée de cette activité dépend évidemment de nombreux facteurs, notamment l'état sexuel et, compte tenu du petit nombre d'expériences, nous ne pouvons pas établir de moyenne représentative pour chaque cas possible. Toutefois, il est manifeste que la durée des périodes d'activité exploratrice est d'autant plus longue que la digestion est plus avancée, ou la proie plus petite et que la température est plus élevée. Par exemple, chez un mâle *Vipera ammodytes montandoni* ayant avalé une grosse proie, par temps chaud la durée des périodes d'activité a été de 10 minutes le premier jour, 28 mn le second et 45 mn le troisième. Dans les mêmes conditions, chez une femelle *Vipera aspis*, au cours de deux expériences l'activité exploratrice, nulle le premier jour, a été de 44 mn le deuxième jour, 77 mn le troisième et 150 mn le quatrième, alors que pour le même animal, par temps frais, nous obtenons 25 mn le deuxième jour et 92 le quatrième. Chez *Vipera ammodytes ammodytes*, par temps chaud et après ingestion d'une petite proie, la durée des activités exploratrices a été de 91 mn le premier jour, 123 le deuxième, 310 le troisième, 335 le quatrième et 405 le cinquième, les trois derniers chiffres se situant d'ailleurs dans la marge de variation obtenue pour le même animal à jeun.

Les activités exploratrices proprement dites, c'est-à-dire en excluant la recherche matinale de la rosée, ont généralement lieu après que l'animal ait atteint pendant un certain temps une température suffisamment élevée. Elles sont particulièrement fréquentes avant le dernier et l'avant-dernier maximum thermique de la journée, c'est-à-dire dans l'après-midi. De toute façon, ces déplacements



correspondent à un arrêt provisoire de la thermorégulation. Le plus souvent la température de la Vipère baisse de façon sensible; elle peut aussi s'élever assez rapidement, les journées chaudes, si l'animal circule au soleil. Lorsque les variations par rapport à la température de départ atteignent 2 à 3 °C en plus ou en moins, la Vipère regagne un milieu plus favorable. S'il y avait excès de chaleur, elle continue généralement à se déplacer à l'ombre; dans le cas contraire, elle s'immobilise au soleil pour une nouvelle période de thermorégulation. Comme nous l'avons vu, ces périodes d'activité exploratrice ont lieu même les jours où les Vipères ne peuvent pas atteindre leur température préférée. Elles sont alors plus courtes et ne cessent complètement que par temps réellement froid, ou lorsqu'il pleut.

Notons enfin qu'en période de déficit thermique, la thermorégulation entre clairement en conflit avec le désir de couvert et de la proximité d'un abri. L'emplacement choisi par l'animal résulte d'un compromis entre ces diverses nécessités. Ce phénomène n'est pas toujours évident dans les enclos, aménagés justement pour que les Vipères se trouvent dans des conditions favorables, mais on l'observe fréquemment dans la nature. De ce point de vue, il existe d'ailleurs des différences spécifiques et *Vipera berus* accorde beaucoup plus d'importance à la thermorégulation que les autres espèces, notamment au début du printemps. On peut alors voir des individus s'exposer au soleil à plus d'un mètre du couvert le plus proche.

## DISCUSSION

Au cours de ce travail nous avons fréquemment utilisé le terme de « température préférée ». Nous entendons par là la température moyenne obtenue par un Serpent non perturbé durant les heures de la journée où il a réellement le choix. La température préférée ne correspond donc pas à la moyenne des températures corporelles durant le temps passé hors de l'abri et, bien souvent, elle n'est atteinte que pendant un bref laps de temps, voire pas du tout les jours sans ensoleillement. Cette température préférée, qui semble très constante pour un état physiologique donné, se situe dans une « zone de températures préférées » dont les limites varient quelque peu d'un individu ou d'un jour à l'autre, mais ne recouvrent qu'une faible partie de la zone thermique d'activité normale. Bien qu'elle varie selon l'état physiologique, il est très probable que la température préférée ne correspond nullement à la température optimale pour une fonction physiologique donnée, mais à un compromis entre des besoins divers et peut-être contradictoires.



D'autre part, il ne faut pas oublier qu'un Reptile de région tempérée meurt en quelques semaines ou mois s'il est maintenu constamment à la température préférée de son espèce. Les animaux placés en cage dans un gradient thermique constant présentent d'ailleurs des variations circadiennes de leur température interne (REGAL, 1967; GEHRMAN, 1971; SPELLERBERG, 1974) et les espèces diurnes recherchent, pendant la nuit, des températures nettement inférieures à la température préférée durant la journée. C'est pourquoi nous avons évité d'employer le terme d'optimum écologique. Il n'est pas exclu que le niveau de la température préférée dépende dans une certaine mesure de l'intensité du refroidissement nocturne et, effectivement, les Serpents des forêts intertropicales semblent avoir une température préférée relativement peu élevée. Toutefois, dans nos expériences, nous n'avons trouvé aucune corrélation significative entre la température nocturne d'une Vipère et sa température préférée le lendemain.

La thermorégulation des Serpents a été étudiée à l'aide de méthodes variées, ce qui rend souvent difficile la comparaison des résultats obtenus par différents auteurs.

Dans leur grande majorité, les données correspondent à des températures cloacales prises dans la nature (voir BRATTSTROM, 1965, pour la bibliographie, ainsi que STEWART, 1965; CUNNINGHAM, 1966; HIRT et KING, 1969; DUGUY, 1972; VITT, 1974), parfois aussi dans des enclos extérieurs (COWLES et BOGERT, 1944). Lorsque les relevés sont assez nombreux, on obtient une bonne idée de la zone thermique d'activité normale de l'espèce considérée et la moyenne des températures cloacales peut être utilisée pour comparer entre elles deux espèces sympatriques, ou bien pour comparer les résultats obtenus sur la même espèce à des époques ou dans des localités différentes. Malheureusement, certains auteurs ont tendance à confondre cette moyenne des températures cloacales, prises dans la nature au hasard des rencontres, avec la température préférée ou la température optimale. C'est une erreur manifeste car, comme on peut s'en rendre compte sur les figures 1, 4 et 5, la moyenne des températures relevées au cours des heures passées hors de l'abri est toujours inférieure, et parfois de beaucoup, à la température préférée.

L'évaluation de la température d'un Serpent d'après les conditions du milieu a été faite dans la nature par KLAUBER (1939, 1956) et c'est la méthode que nous avons utilisée autrefois en enclos extérieurs (SAINT GIRONS, 1954). Dans ce cas, la moindre précision des mesures est compensée par le fait que l'animal n'est pas perturbé et que tous les moments de la journée peuvent être représentés dans l'échantillon.



L'observation ou l'expérimentation en cage, dans des conditions artificielles bien définies, apportent des renseignements d'un autre ordre (HERTER, 1940; STEWART, 1965; MYRES et EELLS, 1968; REGAL, 1966, 1967; KITCHELL, 1969; MCGINNIS et MOORE, 1969; JACOBSON et WHITFORD, 1970, 1971; WEBB et HEATWOLE, 1971; SPELLERBERG, 1972; NAULLEAU et MARQUES, 1973; BROWN *et al.*, 1974). Dans ces conditions, s'il est difficile et parfois impossible d'évaluer les maxima et les minima volontairement tolérés, on peut définir les températures critiques et létales, ainsi — mais seulement chez les espèces qui supportent très bien la captivité — que la température préférée, en fonction éventuellement de la photopériode, de l'état physiologique de l'animal, etc...

La biotélémetrie permet maintenant d'enregistrer, sans le perturber, la température interne d'un Serpent placé dans un enclos extérieur (JOHNSON, 1972) et même, lorsqu'il s'agit de grandes espèces, dans la nature (MCGINNIS et MOORE, 1969; OSGOOD, 1970). C'est évidemment le meilleur moyen d'étudier les méthodes de thermorégulation et leurs résultats dans un milieu naturel ou semi-naturel, notamment les conditions dans lesquelles un individu peut se maintenir à sa température préférée.

Il se trouve que *Vipera aspis* a été étudié à l'aide de presque toutes ces méthodes et il n'est pas inintéressant de comparer les résultats ainsi obtenus.

On voit nettement que la moyenne des températures cloacales dans la nature est très inférieure aux températures préférées et que les températures élevées sont si mal représentées que le maximum volontairement toléré est loin d'être atteint. Ceci s'explique en partie par le fait qu'une Vipère ayant atteint sa température

TABLEAU IV

*Quelques niveaux de l'échelle thermique de Vipera aspis, obtenus par des méthodes différentes*

Mnvt : minimum volontairement toléré. M : moyenne des températures cloacales. T.P. : températures préférées. MxVt : maximum volontairement toléré.

Méthodes	MnVt °C	M °C	T P °C	MxVt °C	Auteurs
T° cloacales dans la nature	11,5	23,7	—	32,0	DUGUY, 1963, 1971
T° d'après l'environnement	11,0	—	29,0	37,0	SAINT GIRONS, 1956
T° stomacale en cage chauffée	—	—	31,0 à 33,5	35,5	NAULLEAU <i>et al.</i> , 1973
T° stomacale en enclos extérieurs	—	—	30,5 à 32,5	34,5	Ce travail



préférée a tendance à se mettre à couvert et échappe ainsi à la vue. Toutefois, un autre phénomène pourrait également jouer un rôle à cet égard. WEBB et HEATWOLE (1971) ont montré qu'il pouvait exister d'importantes différences de température entre les différentes parties du corps d'un Serpent vivant, en fonction notamment de l'emplacement de la source de chaleur. Le protocole de ces auteurs ne nous indique nullement quelles sont, dans la nature, les variations respectives de la température stomacale et de la température cloacale, mais la possibilité d'une différence notable existe. Il en est d'ailleurs de même chez les Lézards (SPRAY et BELKIN, 1973). Et comme les Serpents en cours de digestion ont tendance à placer au soleil — ou de façon bien plus nette encore sous la lampe chauffante, comme cela a été montré par REGAL (1966) — la partie de leur corps contenant la proie, il y a de fortes chances pour que les températures cloacales soient souvent plus basses que les températures stomacales. D'autre part, il n'est pas absolument exclu qu'au cours de la digestion le début de putréfaction de la proie, ou l'action des enzymes digestives, ne dégagent une certaine quantité de chaleur. A l'air libre, la différence de température entre deux Souris éviscérées, l'une fraîchement tuée, l'autre en cours de décomposition, est imperceptible. Mais nous n'avons aucune information sur ce qui se passe dans l'estomac de la Vipère.

Le maximum de 37 °C obtenu d'après la température de l'environnement est probablement excessif, ce qui n'a rien d'étonnant puisque la marge d'erreur de la méthode est de l'ordre de  $\pm 2$  °C. Il est également possible que la température préférée de 29 °C pour des Vipères souvent à jeun soit un peu faible, mais ce n'est pas certain. Enfin, les résultats obtenus par biotélémetrie sont assez voisins les uns des autres. Les légères différences qui apparaissent ne sauraient surprendre, puisque les Vipères étaient placées dans des conditions fort différentes. Ajoutons que dans une cage à gradient thermique HERTER (1940) a trouvé une température préférée de 33 °C pour *Vipera berus*.

Pour des raisons pratiques, les grands Boidae ont été utilisés en priorité lors des études de thermorégulation utilisant les méthodes biotéléométriques. Chez deux jeunes *Boa constrictor* placés dans des enclos extérieurs, MCGINNIS et MOORE (1969) trouvent que la température moyenne pendant la journée varie entre 30,5 et 31,6 °C chez un individu, entre 32,8 et 34,5 °C chez un autre. Les résultats des deux jours d'enregistrement obtenus chez un adulte en liberté sont plus difficilement interprétables, mis à part le fait que pendant la nuit la température interne de l'animal est constamment plus élevée que celle de l'air et celle du substratum, ce qui correspond probablement à un retrait dans un abri.



D'une façon générale, la thermorégulation ne semble jouer qu'un rôle modéré chez cette espèce tropicale non héliophile. Chez *Morelia spilotes*, en enclos extérieurs, JOHNSON (1972) constate que la température préférée se situe entre 30,7 et 32,0 °C (moyenne = 31,3 °C). Les méthodes de thermorégulation écologique de cette espèce sont, dans l'ensemble, analogues à celles que nous avons observées; toutefois, les Pythons se lovent souvent en anneaux superposés pour lutter contre la chaleur, au lieu de se déplacer. Il est vrai qu'ils disposaient de micro-milieus moins abondants que les nôtres, l'auteur étudiant principalement le rôle de différents substratums dans la thermorégulation.

OSGOOD (1970) a étudié deux Colubridae semi-aquatiques (*Natrix fasciata* et *N. taxispilota*) en zone tempérée, aussi bien dans la nature que dans des enclos extérieurs. Dans une note malheureusement trop brève, l'auteur ne fournit qu'une faible partie de ses résultats. Il signale cependant que, durant les périodes d'insolation, la température de *Natrix fasciata* se maintient la plupart du temps entre 26 et 31 °C et que le maximum volontairement toléré des femelles gestantes est plus faible que celui des femelles non gestantes.

Assez curieusement, ce sont les résultats obtenus par STEBBINS et BARWICK (1968) chez le Lézard *Varanus varius*, qui se rapprochent le plus des nôtres. Leur sujet, suivi pendant 5 jours dans la nature, sort vers 7 h 30. A ce moment, sa température est minimale (15 à 22 °C selon les jours), mais en moins d'une heure il atteint la température normale d'activité. Le soir, à une heure plus variable, le Varan rentre dans un arbre creux, peu après un maximum thermique corporel. Durant toute la période d'activité, soit près de 11 heures, sa température moyenne varie fort peu d'un jour à l'autre et se situe entre 35,0 et 36,2 °C. D'après les figures des auteurs, au cours de ces périodes d'activité la température de l'animal reste comprise entre 33 et 38 °C environ, marge de variation très faible pour un Reptile beaucoup plus actif que les Vipères et qui doit se déplacer constamment à la recherche de ses proies.

D'après les résultats préliminaires, il semble que les températures préférées soient les mêmes pour les quatre espèces étudiées ici. Ce fait est quelque peu surprenant, puisque *Vipera berus* est répandu de 45° de latitude nord jusqu'au cercle polaire, alors que les trois autres espèces ont une répartition beaucoup plus méridionale, *V. seoanei* dans le nord-ouest de la péninsule ibérique, *V. aspis* dans les deux tiers méridionaux de la France et l'Italie, *V. ammodytes* dans les Balkans et en Asie mineure. Il est difficile de comparer des résultats obtenus par des méthodes différentes, mais quelques auteurs ont également étudié plusieurs espèces du même genre. Chez trois *Thamnophis*, CARPENTER (1956) trouve dans



la nature des températures cloacales moyennes très voisines pendant l'ensemble de la période de vie active (25,6 à 26,1 °C), mais les chiffres obtenus durant l'été seulement diffèrent davantage : 26,8 °C pour *T. sauritus*, 28,4 °C pour *T. sirtalis* et 29,5 °C pour *T. butleri*. Chez *Thamnophis sirtalis* et *T. ordinoides*, STEWART (1965) obtient dans les mêmes conditions et en été une température moyenne de 28,1 et 26,6 °C; toutefois, dans une cage à gradient thermique, les températures moyennes sont, respectivement, 28,0 et 27,6 °C. S'il est difficile de tirer une conclusion précise de ces données, il semble cependant que les différences entre espèces du même genre, lorsqu'elles existent, sont généralement faibles. Mais le fait que la température préférée soit voisine, ou même identique, ne signifie nullement que ces espèces se trouvent placées dans des conditions thermiques identiques. Dans la nature, elles n'occupent pas la même niche écologique et assurent en général leur thermorégulation dans des biotopes différents. Nous avons de bonnes raisons de penser qu'au printemps et durant les journées d'ensoleillement intermittent, *Vipera berus* atteint sa température préférée plus souvent que *V. aspis* et a une température diurne moyenne nettement plus élevée. Il en est d'ailleurs de même à l'automne pour les femelles gestantes de toutes les espèces, qui n'hésitent pas à s'exposer au soleil à découvert, alors que leurs congénères restent plus ou moins dissimulés. L'enregistrement simultané de plusieurs individus, dans le même enclos, devrait apporter des précisions à cet égard.

Les différences sont plus sensibles lorsqu'on compare des espèces appartenant à des genres différents, surtout quand leur répartition géographique diffère également. Dans des cages à gradient thermique, KITCHELL (1969) trouve des températures moyennes de 28,03 °C pour *Natrix sipedon*, 29,29 °C pour *Thamnophis sirtalis*, 31,50 °C pour *Coluber constrictor* et 31,76 °C pour *Heterodon platyrhinos*, JACOBSON et WHITFORD (1971) une température moyenne de 33 °C pour *Salvadora exalepis*. Chez deux Viperidae sabulicoles de zones désertiques, la température préférée se situe entre 31 et 32 °C pour *Crotalus cerastes* (MOSAUER, 1936; COWLES et BOGERT, 1944), entre 32 et 34 °C pour *Cerastes cerastes* (SAINT GIRONS et SAINT GIRONS, 1956). Compte tenu de la diversité des méthodes employées, les données utilisables actuelles ne sont pas assez nombreuses pour qu'il soit possible de comparer la température préférée dans les différents groupes systématiques, en fonction de la répartition géographique et du mode de vie. En première approximation, on peut toutefois admettre que la température préférée de Serpents terrestres à jeun se situe vers 29 à 31 °C dans les zones tempérées, 30 à 32 °C dans les forêts intertropicales et 32 à 35 °C dans les déserts chauds. La température préférée des espèces semi-aquatiques semble généralement plus faible, de l'ordre



de 28 à 29 °C dans les zones tempérées, 30 °C chez *Laticauda colubrina* durant les séjours à terre (SAINT GIRONS, 1964).

Dans notre matériel, les températures préférées sont les mêmes pour les mâles et les femelles non gestantes. A cet égard, les résultats obtenus dans la nature par divers auteurs sont variables et difficiles à interpréter. Dans un gradient thermique en cage, STEWART (1965) trouve des différences significatives de la température moyenne chez *Thamnophis sirtalis* et *T. ordinoides* : respectivement 26,9 et 26,7 °C pour les mâles, 28,6 et 27,9 °C pour les femelles non gestantes, 29,2 et 28,9 °C pour les femelles gestantes. De même, FITCH (1960) constate que les femelles gestantes de *Ancistrodon contortrix* s'exposent davantage au soleil et ont généralement des températures corporelles plus élevées que celles de leurs congénères. Mais, par biotéléométrie, OSGOOD (1970) obtient une relation inverse en ce qui concerne le maximum volontairement toléré de *Natrix fasciata* (32,5 °C pour les femelles non gestantes, 29,0 °C pour les femelles gestantes) et de *N. taxispilota* (37 °C pour un mâle, 36 °C pour les femelles gestantes). Toutefois, l'abaissement du maximum volontairement toléré ne signifie pas nécessairement l'abaissement de la température moyenne et de nouvelles recherches s'avèrent nécessaires. Nous n'avons malheureusement pas encore de données sur des femelles gestantes, celles-ci se nourrissant peu.

Il n'existe, à notre connaissance, que très peu de travaux sur les variations éventuelles de la température préférée en fonction du stade de la digestion, bien que REGAL (1966) ait clairement démontré l'existence de ce phénomène. Dans une cage à gradient thermique, KITCHELL (1969) constate que durant la journée suivant un repas la température moyenne de *Natrix sipedon*, *Thamnophis sirtalis* et *Heterodon platyrhinos* est supérieure de, respectivement, 0,74-1,27 et 1,41 °C à la température moyenne à jeun. Cette différence est du même ordre de grandeur que celle que nous trouvons entre les deux premiers jours de la digestion et les 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> jours, soit en moyenne 1,19 °C, mais inférieure à celle (1,67 °C) observée entre les deux premiers jours de la digestion et le moment, au 5<sup>e</sup> jour, où une grande Vipère n'avait certainement plus dans l'estomac que l'émetteur.

## RÉSUMÉ

L'étude biotéléométrique de la thermorégulation, dans des conditions semi-naturelles, de 4 espèces de Vipères au cours de différents stades de la digestion, apporte les résultats suivants :



1. — La température préférée (c'est-à-dire la moyenne des températures stomacales enregistrées durant les heures de la journée où la Vipère peut à son gré choisir sa température interne), se situe entre 32,41 et 32,59 °C durant les deux premiers jours de la digestion d'une proie représentant de 17 à 26 % du poids de la Vipère. Dans ces conditions, le maximum volontairement toléré varie, selon les jours, entre 33,9 et 35,2 °C.

2. — La température préférée se situe entre 31,13 et 31,61 °C durant les 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> jours de la digestion d'une grosse proie et durant toute la digestion d'une proie représentant de 5 à 8 % du poids de la Vipère. Dans ces conditions, le maximum volontairement toléré varie de 32,9 à 33,7 °C.

3. — La température préférée d'une Vipère de grande taille, ayant achevé sa digestion et n'ayant plus dans l'estomac que l'émetteur, est de 30,84 °C, chiffre probablement peu supérieur à la température préférée d'une Vipère non gestante à jeun.

4. — Pour un même stade de la digestion, la température préférée n'a pas varié entre le 15 mai et le 24 août. Il n'y a pas non plus de différences spécifiques, sexuelles ou individuelles. Toutefois, les femelles gestantes n'ont pas été étudiées.

5. — Le cas échéant, une Vipère est capable de maintenir durant plus d'une heure sa température interne à un niveau constant, à 0,1 °C en plus ou en moins. Cependant, lorsqu'elles peuvent choisir leur température interne, les Vipères ne se maintiennent pas constamment à un niveau très proche de la température préférée. La courbe des températures stomacales est constituée, soit de plateaux successifs situés à des niveaux différents, soit de sinusoïdes dont la valeur moyenne varie également à plusieurs reprises.

6. — Durant les journées fraîches à ensoleillement discontinu, l'utilisation judicieuse des différents micro-climats présents dans les enclos permet aux Vipères d'atteindre pendant plusieurs heures une température moyenne proche de la température préférée, alors même que la température de l'air ne dépasse pas 20 à 25 °C.

7. — Les méthodes de thermorégulation sont fondamentalement les mêmes pour toutes les espèces. Toutefois, parmi les différents micro-milieus présentant les mêmes caractéristiques thermiques, il existe un choix spécifique, lié à la nature du substratum. En outre, seules *Vipera ammodytes* et *V. seoanei* grimpent fréquemment dans les arbustes.

8. — La durée des périodes d'activité exploratrice, nulle le premier jour de la digestion d'une grosse proie, est d'autant plus longue que la digestion est plus avancée, la proie plus petite et la température de l'animal plus proche de la température préférée. Toutefois ces activités exploratrices, comme d'ailleurs l'ensemble



du rythme circadien des Vipères, ne dépendent pas uniquement de la thermorégulation et de la digestion.

9. — Le fait que la température préférée par un individu varie en fonction de son état physiologique laisse à penser qu'il n'existe pas, sur le plan thermique, un optimum écologique spécifique et constant. D'autre part, la température préférée ne peut s'assimiler ni à la moyenne des températures corporelles durant la période active, ni à l'optimum physiologique pour une fonction donnée.

### ZUSAMMENFASSUNG

Eine biotelemetrische Studie, durchgeführt unter halbnatürlichen Bedingungen, über die Thermoregulation von 4 Viperarten zu verschiedenen Zeitpunkten der Verdauung, zeigt uns folgende Resultate :

1. — Die Vorzugstemperatur (das heisst, die mittlere Magentemperatur jener Tagesstunden, in denen die Viper ihre innere Temperatur wählen kann), liegt zwischen 32,41 und 32,59 °C während den ersten zwei Tagen der Verdauung einer Beute, die 17 bis 26 % des Gewichtes der Viper ausmacht. Unter diesen Bedingungen schwankt das freiwillig ertragene Maximum je nach Tagen zwischen 33,9 und 35,2 °C.

2. — Die Vorzugstemperatur liegt zwischen 31,13 und 31,61 °C während dem 3. 4. und 5. Tag der Verdauung einer grossen Beute und während der ganzen Verdauung einer Beute, die etwa 5 bis 8 % des Gewichtes der Viper ausmacht. Unter diesen Bedingungen schwankt das freiwillig tolerierte Maximum zwischen 32,9 und 33,7 °C.

3. — Die Vorzugstemperatur einer grossen Viper, die ihre Verdauung beendet hat und die nichts mehr als den Sender im Magen hat, liegt bei 31,84 °C. Dies ist ein Wert, der wahrscheinlich wenig über der von einer nichttragenden nüchternen Viper bevorzugten Temperatur liegt.

4. — Zum gleichen Zeitpunkt des Verdauungsvorganges hat sich die Vorzugstemperatur nicht geändert zwischen dem 15. Mai und dem 24. August. Ausserdem zeigen sich keine spezifischen geschlechtlichen oder individuellen Unterschiede. Allerdings wurden tragende Weibchen nicht untersucht.

5. — Gegebenenfalls ist eine Viper fähig, während mehr als einer Stunde ihre innere Temperatur konstant zu halten, auf  $\pm 1$  °C. Wenn die Vipern jedoch ihre innere Temperatur wählen können, so halten sie sie nicht ständig sehr nahe im Bereich der Vorzugstemperatur. Die Kurve der Magentemperaturen zeigt ent-



weder eine Abfolge von Konstanten in verschiedenen Höhen oder Sinusoide, deren Mittelwert ebenfalls mehrmals wechselt.

6. — Während kühleren Tagen mit unterbrochenem Sonnenschein erlaubt die gute Ausnutzung von verschiedenen Mikroklimata, die in ihrem Wohngebiet vorhanden sind, den Vipern über mehrere Stunden eine mittlere Temperatur zu erreichen, die nahe der Vorzugstemperatur liegt, sogar dann, wenn die Lufttemperatur nicht 20 bis 25 °C übersteigt.

7. — Die Methoden zur Thermoregulierung sind grundsätzlich dieselben für alle Arten. Allerdings, bei Vorhandensein von verschiedenen Mikromilieus mit gleichen thermischen Eigenheiten kommt es zu einer vom Substrat her bestimmten spezifischen Auswahl. Ferner klettern nur *Vipera ammodytes* und *Vipera soanei* häufig ins Gebüsch.

8. — Die Dauer auskundschaftender Aktivität, null am ersten Tag der Verdauung einer grossen Beute, ist umso länger als die Verdauung fortgeschritten ist, die Beute kleiner ist und je näher die Körpertemperatur des Tieres im Bereich der Vorzugstemperatur liegt. Jedenfalls hängen diese auskundschaftenden Aktivitäten, wie übrigens der gesamte circadische Rythmus der Vipern, nicht allein von der Wärmeregulation und der Verdauung ab.

9. — Die Tatsache, dass die Vorzugstemperatur eines einzelnen Tieres in Abhängigkeit von seinem physiologischen Zustand schwankt, lässt vermuten, dass in thermischer Hinsicht kein spezifisches und konstantes oekologisches Optimum existiert. Andererseits entspricht die Vorzugstemperatur weder dem Mittel der Körpertemperaturen während einer aktiven Phase noch einem physiologischen Optimum während einer gegebenen Funktion.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALEKSIUK, M., 1970. The effects of *in vivo* light and temperature acclimation on *in vitro* responses of heart rate to temperature in a cold-climate reptile, *Thamnophis sirtalis parietalis*. *Can. J. Zool.*, **48** : 1155-1161.
- BRATTSTROM, B.H., 1965. Body temperatures of reptiles. *Am. Midl. Nat.*, **73** : 376-442.
- BROWN, W.S., W.S. PARKER & J.A. ELDER, 1974. Thermal and spatial relationship of two species of colubrid snakes during hibernation. *Herpetologica*, **30** : 32-38.
- BUI Ai, H. OLIVIER, L. AMBID & H. SAINT GIRONS, 1974. Enregistrement continu par biotélémetrie de la température interne de Reptiles et de Mammifères hibernants de petite taille. *C. r. hebd. Seanc Acad. Sci., Paris*, **280** : 1015-1018.



- CARPENTER, C.C., 1956. Body temperatures of three species of *Thamnophis*. *Ecology*, **37** : 732-735.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L., 1971. The temperature and water relations of reptiles. Merrow Technical Library, Watford, 159 p.
- COWLES, R.B. & C.M. BOGERT, 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **83** : 261-296.
- CUNNINGHAM, J.D., 1966. Field observations on the thermal relations of rattlesnakes. *SWest. Nat.*, **11** : 140-141.
- DUGUY, R., 1958. Le comportement de printemps chez *Vipera aspis*. *Vie Milieu*, **9** (2) : 200-210.
- DUGUY, R., 1972. Notes sur la biologie de *Vipera aspis* dans les Pyrénées. *Terre Vie*, **26** : 98-117.
- FITCH, H.S., 1960. Autecology of the copperhead. *Univ. Kans. Publs Mus. nat. Hist.*, **13** : 85-288.
- GEHRMANN, W.H., 1971. Influence of constant illumination on thermal preference in the immature water snake, *Natrix erythrogaster transversa*. *Physiol. Zool.*, **44** : 84-89.
- HERTER, K., 1940. Über Vorzugstemperaturen von Reptilien. *Z. vergl. Physiol.*, **28** : 105-141.
- HIRT, H.F. & A.C. KING, 1969. Body temperatures of snakes in different seasons. *J. Herpetol.*, **3** : 101-105.
- JACOBSON, E.R. & W.G. WHITFORD, 1970. The effect of acclimation on physiological responses to temperature in the snakes, *Thamnophis proximus* and *Natrix rhombifera*. *Comp. Bioch. Physiol.*, **35** : 439-449.
- JACOBSON, E.R. & W.C. WHITFORD, 1971. Physiological responses to temperature in the patch-nosed snake, *Salvadora exalepis*. *Herpetologica*, **27** : 289-295.
- JOHNSON, C.R., 1972. Thermoregulation in pythons. I. Effect of shelter, substrate type and posture on body temperature of the Australian carpet python, *Morelia spilotes variegata*. *Comp. Bioch. Physiol.*, **43** : 271-278.
- KITCHELL, J.F., 1969. Thermophilic and thermophobic responses of snakes in a thermal gradient. *Copeia*, 1969 : 189-191.
- KLAUBER, L.M., 1939. Studies of reptile life in the arid south-west. *Bull. zool. Soc. S. Diego*, **14** : 1-100.
- KLAUBER, L.M., 1956. The rattlesnakes. Univ. of Calif. Press, Berkeley. 2 vol., 1476 p.
- MCGINNIS, S.M. & R.G. MOORE, 1969. Thermoregulation in the boa constrictor, *Boa constrictor*. *Herpetologica*, **25** : 38-45.
- MOSAUER, W., 1936. The toleration of solar heat in desert reptiles. *Ecology*, **17** : 56-66.
- MYRES, B.C. & M.M. EELLS, 1968. Thermal aggregation in *Boa constrictor*. *Herpetologica*, **24** : 61-66.
- NAULLEAU, G. & M. MARQUES, 1973. Etude biotélémetrique préliminaire de la thermorégulation de la digestion chez *Vipera aspis*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **276** : 3433-3436.



- OSGOOD, D.W., 1970. Thermorégulation in water snakes studied by telemetry. *Copeia*, 1970 : 560-570.
- REGAL, P.J., 1966. Thermophilic response following feeding in certain reptiles. *Copeia*, 1966 : 588-590.
- REGAL, P.J., 1967. Voluntary hypothermia in reptiles. *Sciences*, 155 : 1551-1553.
- SAINT GIRONS, H., 1954. Le cycle d'activité et ses facteurs chez *Vipera latastei*. *Vie Milieu*, 5 (4) : 513-528.
- SAINT GIRONS, H., 1964. Notes sur l'écologie et la structure des populations des Laticaudinae (Serpents, Hydrophidae) en Nouvelle Calédonie. *Terre Vie*, 1964 : 185-214.
- SAINT GIRONS, H. & M.C. SAINT GIRONS, 1956. Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles (Lézards et Serpents). *Vie Milieu*, 7 (2) : 133-226.
- SPELLERBERG, I.F., 1972. Temperature tolerance of southeast australian reptiles examined in relation to reptile thermoregulatory behaviour and distribution. *Æcologia*, 9 : 23-46.
- SPELLERBERG, I.F., 1974. Influence of photoperiod and light intensity on lizard voluntary temperatures. *Br. J. Herpet.*, 5 : 412-420.
- SPRAY, D.C. & D.B. BELKIN, 1973. Thermal pattern in the heating and cooling of *Iguana iguana* and *Ctenosaura hemilopha*. *Comp. Bioch. Physiol.*, 44 : 881-892.
- STEBBINS, R.C. & R.E. BARWICK, 1968. Radiotelemetric study of thermoregulation in a lace monitor. *Copeia*, 1968 : 541-547.
- STEWART, G.R., 1965. Thermal ecology of the garter snakes *Thamnophis sirtalis concinnus* (Hallowell) and *Thamnophis ordinoides* (Baird and Girard). *Herpetologica*, 21 : 81-102.
- TEMPLETON, J.R., 1970. Reptiles, in "Comparative physiology of thermoregulation", Vol. I, Causey Withthow ed., Academic Press, New York, pp. 167-221.
- VITT, L.J., 1974. Body temperatures of high latitude reptiles. *Copeia*, 1974 (1) : 255-256.
- WEBB, G. & H. HEATWOLE, 1971. Patterns of heat distribution within the bodies of some Australian pythons. *Copeia*, 1971 : 209-220.

Reçu le 18 décembre 1974.