

14. LE CYCLE SEXUEL DES SERPENTS VENIMEUX

H. SAINT GIRONS

Laboratoire d'Ecologie, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

INTRODUCTION

Il existe, éparses dans une littérature abondante, de nombreuses données occasionnelles sur les dates de ponte ou de gestation et de parturition des Serpents femelles, mais bien peu d'études donnent des renseignements complets sur le cycle sexuel d'une espèce particulière; mêmes les observations de dates d'accouplement sont généralement rares. La situation est encore plus mauvaise en ce qui concerne les mâles, puisque l'étude de la spermatogenèse et des caractères sexuels secondaires internes exige la mise en œuvre de techniques histologiques sur des pièces convenablement fixées au préalable.

D'autre part, on ne peut réellement différencier, du point de vue de la reproduction, les COLUBRIDAE des ELAPIDAE. Nous serons donc amené à faire état d'observations concernant le cycle sexuel de Couleuvres.

LE CYCLE SEXUEL DANS LES REGIONS TEMPEREES, A LATENCE HIVERNALE DUE AU FROID

VIPERINAE:

Chez *Vipera berus* (Volsoe, 1944; Smith, 1951) et chez *Vipera aspis* (Rollinat, 1934), dans les conditions normales les femelles commencent à s'accoupler peu après la fin de l'hivernage, le plus souvent durant la deuxième quinzaine de mars et l'activité sexuelle se poursuit durant le mois d'avril. La plus grande partie de la vitellogenèse s'effectue au printemps et l'ovulation a lieu à la fin de mai ou au tout début de juin. La gestation est estivale et les dates de parturition s'étagent, selon l'espèce et la localité, entre le début d'août et la mi-septembre. Chez *Vipera aspis*, il existe une deuxième période d'accouplement à la fin de septembre, à laquelle toutes les femelles ne prennent pas part.

Dans les régions plus ou moins proches de la limite nord de l'aire de distribution de l'espèce, ou en montagne, un pourcentage croissant de femelles présente un cycle sexuel biennal, voir même tri- ou quadriennal (*Vipera berus*: Vainio, 1932; Volsoe, 1944; Saint Girons et Kramer, 1963. *Vipera aspis*: Saint Girons, 1957; Duguy, 1963). Les figures 1 et 2 donnent une idée de ce type de reproduction. Il convient de remarquer que la date de l'ovulation n'est pas modifiée. Au contraire, dans ces zones où les Vipères souffrent d'un déficit thermique, la parturition a lieu nettement plus tard. Dans quelques cas excep-

tionnels, la gestation peut se prolonger jusqu'au printemps suivant. La vitellogénèse a toujours lieu, pour la plus grande part, au printemps de l'année de reproduction.

Le cycle sexuel des mâles est toujours annuel. La spermatogénèse correspond au type dit "mixte", c'est à dire que la spermatocytogénèse a lieu en été et la spermiogénèse au début du printemps, juste avant l'accouplement; l'hiver correspond à une période d'arrêt du développement de la lignée séminale, la majorité des cellules étant au stade de jeunes spermatides. Toutefois, chez *Vipera aspis*, la spermatogénèse tend à être continue, avec deux périodes de vive activité, la plus longue de juillet à octobre, la plus courte en mars et avril. Dans les deux cas, il existe un stade de semi-repos en juin. Chez *Vipera berus*, les caractères sexuels secondaires et notamment le segment sexuel du rein présentent un maximum de développement au moment de l'accouplement vernal, mais ils ne sont atrophiés qu'en juillet. Chez *Vipera aspis*, le stade de grand développement est atteint dès le mois de septembre, lors de l'accouplement automnal.

CROTALINAE:

Aux Etats Unis, bon nombre de Crotales femelles semblent avoir un cycle annuel, analogue à celui qui a été décrit chez les Vipères européennes (voir Klauber, 1956, pour la bibliographie). Toutefois, les observations d'accouplement sont relativement rares et, surtout, difficilement interprétables car elles s'étendent sur la plus grande partie de la vie active, à l'exception du mois de juin. Il existe cependant deux périodes préférentielles, l'une en mars-avril, l'autre en août-septembre. Comme la gestation dure en général jusqu'en septembre, il est probable que beaucoup d'accouplements d'automne sont le fait de femelles ayant un cycle biennal.

En effet, chez plusieurs espèces (*Crotalus viridis viridis*, Rahn, 1942; *C. v. lutosus*, Glissmeyer, 1951; *Crotalus atrox*, Tinkle, 1962), l'étude de populations capturées dans les abris d'hivernage montre que les femelles peuvent se classer en deux catégories, l'une composée de post-parturientes à petits ovules, l'autre d'animaux pourvus de gros ovules et qui ne se sont pas reproduits l'année précédente. Chez *C. v. viridis*, ce dernier groupe a des spermatozoïdes dans le tube vaginal et semble s'être accouplé l'été précédent. Chez *C. v. oreganus* et *C. v. lutosus*, Fitch, 1949 et Glissmeyer, 1951 estiment que la copulation a lieu au printemps seulement. Il en est de même chez *Agkistrodon contortrix* (Fitch, 1960); de plus, l'étude de spécimens capturés durant la saison active prouve que, chez cette espèce comme chez les Vipères européennes, la majeure partie de la vitellogénèse a lieu au printemps qui précède l'ovulation, bien que la fin de l'hivernage soit tardive. Au contraire, chez *Crotalus viridis* et chez *C. atrox*, la vitellogénèse se situe l'été où les animaux ne se reproduisent pas (fig. 2).

Chez les Vipères, comme chez les Crotales, l'étude des corps gras montre que, dans les populations ayant des cycles biennaux, les femelles n'ont pas le temps de reconstituer leurs réserves au cours d'une seule année, sans doute en raison d'une température trop basse qui ralentit la vitesse de la digestion. Certes, l'activité des enzymes digestives à une température donnée est un caractère spécifique, mais à la limite septentrionale ou altitudinale de l'aire de répartition, un point critique est toujours atteint. La baisse de fécondité qui résulte d'une reproduction aussi espacée explique clairement l'un des mécanismes de la limitation de l'habitat d'une espèce.

Il n'existe aucune donnée précise sur l'évolution des caractères sexuels secondaires et de la lignée séminale chez les Crotales. Toutefois, Fitch (1960) signale la présence, durant toute l'année, de spermatozoïdes dans les canaux déférents de *Agkistrodon contortrix*. Il en est de même chez *Vipera aspis*, ce qui est un argument en faveur d'un cycle spermatogénétique voisin.

A u t r e s S e r p e n t s :

Aucun ELAPIDAE ne vit dans les régions tempérées de l'hémisphère boréale. Chez plusieurs COLUBRIDAE d'Europe et des Etats Unis (voir, entre autres, Rollinat, 1934; Blanchard et Blanchard, 1940-41; Carpenter, 1952; Peter-Rousseaux, 1953; Fox, 1952 et 1954), le cycle des femelles et l'évolution des caractères sexuels secondaires des mâles sont analogues à ceux qui ont été décrits chez les Vipères. Mais la spermatogenèse est toujours estivale, de type post-nuptial, les spermatozoïdes étant stockés durant l'hivernage dans les canaux déférents. On connaît également quelques exemples de cycles biennaux chez des espèces vivipares, notamment des *Thamnophis*.

Le problème des ELAPIDAE australiens sera évoqué plus loin.

LE CYCLE SEXUEL DANS LES REGIONS SUBTROPICALES ARIDES, A DOUBLE LATENCE ET RARES PLUIES DE SAISON FROIDE

Le cycle sexuel n'est connu de façon relativement complète que chez une seule espèce saharienne, ovipare, *Cerastes cerastes* (Saint Girons, 1962) et il présente une nette originalité. En effet, il n'existe qu'une seule période d'accouplement, à la fin du printemps (mi-mai à mi-juin); la vitellogenèse est vernale, l'ovulation a lieu fin juillet, la ponte début août, les éclosions en septembre. Les caractères sexuels secondaires des mâles ne sont développés qu'au printemps, d'avril à juillet et la spermatogenèse est de type pré-nuptial; la spermatocytogenèse commence en hiver et s'accélère de février à avril; la spermiogenèse se déroule de mars à juillet. L'été et l'automne correspondent à une période de repos sexuel complet pour les deux sexes, phénomène inconnu chez les autres Serpents.

Il semble bien que le cycle sexuel de *Crotalus cerastes*, hôte des déserts du Sud Ouest des Etats Unis dont l'écologie se rapproche beaucoup de celle de *Cerastes cerastes*, ne diffère guère de celui des Crotales des régions tempérées. Klauber, 1956, cite des accouplements en avril-mai et en septembre-octobre. En captivité, la parturition a lieu à la fin de septembre et en octobre. Le seul point qui pourrait rapprocher ces deux Serpents désertiques est représenté par les dates relativement tardives de l'accouplement vernal de *Crotalus cerastes*. Mais la présence d'une activité sexuelle automnale montre que le cycle des deux espèces est néanmoins très différent.

La plupart des ELAPIDAE australiens ont une vaste répartition incluant, à la fois, des zones tempérées chaudes, des régions subtropicales arides et des régions subtropicales plus ou moins humides. D'après les renseignements dispersés que l'on possède (voir Worrell, 1963), il semble que le cycle sexuel des femelles soit caractérisé par un accouplement et une vitellogenèse vernaless et par une gestation ou une incubation estivales. Quelques prélèvements faits en hiver (observations personnelles inédites), suggèrent que la spermatogenèse peut être estivale

et post-nuptiale, comme chez les Couleuvres d'Europe et des Etats Unis (*Denisonia signata*, à Sydney; *Denisonia suta*, à Alice Spring), ou au contraire hivernale et pré-nuptiale, c'est à dire du même type que chez *Cerastes cerastes*, mais un peu plus précoce (*Pseudechis australis*, à Alice Spring; *Acanthophis antarticus*, dans le Nord Queensland).

LE CYCLE SEXUEL DANS LES REGIONS SUBTROPICALES HUMIDES, A FAIBLE LATENCE D'HIVER ET PLUIES DE SAISON CHAUDE

Dans ces régions (situées dans l'hémisphère nord sur le flanc oriental des continents, alors que les régions subtropicales arides sont localisées aux flancs occidentaux), les Lézards présentent des cycles sexuels particuliers, avec une longue période de reproduction au printemps et en été et une spermatogenèse pré-nuptiale. Aucun Serpent n'a été étudié de façon complète, mais des observations dispersées faites en Floride semblent montrer que la reproduction des Crotales y diffère peu de celle des espèces des zones tempérées voisines. Ce serait notamment le cas de *Crotalus adamanteus* (Klauber, 1956).

REGIONS TROPICALES ET EQUATORIALES

Selon toute vraisemblance, le cycle sexuel des Serpents diffère selon qu'il existe, ou non, une saison sèche accentuée et selon que les pluies tombent en saison froide ou en saison chaude. En Indes, chez *Natrix piscator* (aux environs de Bénarès, par 25°12' Nord), la spermatocytogenèse débute en juillet, la spermiogenèse dès le mois de septembre et une spermatogenèse continue se poursuit jusqu'en janvier (Srivastava et Thapliyal, 1965). Le segment sexuel du rein ne subit pas des variations significatives, mais il y a tout lieu de penser que la reproduction est annuelle, avec un accouplement hivernal ou vernal et des naissances en été, saison des pluies. A Java, beaucoup plus près de l'équateur et où une saison sèche peu marquée dure de juillet à septembre, les observations de Kopstein (1938) et de Bergmann (1960), montrent que les espèces vivipares, comme *Agkistrodon rhodostoma* et *Trimeresurus gramineus*, gardent un cycle annuel, avec une vitellogenèse vernale de septembre à novembre et une gestation estivale, de décembre à mars. Au contraire, les espèces ovipares (des ELAPIDAE et la plupart des COLUBRIDAE), pondent plusieurs fois par an, le nombre des pontes variant de 3 à 10 selon la taille de l'animal. Bien qu'il n'y ait pas de rythme régulier, il existe une diminution très caractéristique du nombre des pontes durant la saison sèche.

Chez la Vipère africaine, *Causus rhombeatus*, dans le sud de la Nigéria, Woodward (1933) a décrit un cycle sexuel à peu près mensuel, lié d'ailleurs au cycle alimentaire et au cycle des mues. Les femelles muent, puis pondent 4 à 5 jours plus tard. Elles s'alimentent ensuite avidement pendant 10 à 12 jours, cessent de se nourrir pendant 11 à 18 jours et muent de nouveau. Ces femelles captives étant isolées des mâles, on ignore à quelle date de ce cycle très curieux se place l'accouplement. Il est assez probable que la spermatogenèse des mâles est continue dans les régions équatoriales sans saison sèche — bien que la longue conservation des spermatozoïdes, soit dans les canaux déférents des mâles, soit dans les voies génitales des femelles, rende ce phénomène non indispensable. Nous avons eu l'occasion d'examiner quelques testicules de Serpents provenant de forêts tropicales humides (Côte d'Ivoire et Madagascar) et tous les éléments de la lignée séminale étaient toujours abondamment représentés.

Le cycle sexuel des HYDROPHINAE présente un certain nombre de particularités (Bergmann, 1954 à 1962). Ces animaux passent toute leur vie dans la mer dont la température ne varie que de 18 à 25° environ; de plus, la haute chaleur spécifique de l'eau limite étroitement les possibilités de thermorégulation par insolation; enfin, la distribution de la plupart des espèces s'étend de part et d'autre de l'équateur. Ces conditions ont pour conséquence une viviparité obligatoire, une gestation de longue durée (puisque le développement des embryons est directement proportionnel à la température) et une indépendance relative par rapport aux saisons. Il semble toutefois que chaque population ait un cycle annuel plus ou moins régulier. Dans une région proche de Java, *Enhydra schistosa* (Bergmann, 1955) présente une vitellogenèse d'avril à juin, une ovulation en juillet et une parturition en novembre. Aux environs de Ceylan (Wall, 1921), la même espèce effectue sa vitellogenèse d'octobre à décembre, l'ovulation a lieu en juin ou juillet, la parturition entre février et mai. Avec d'assez nombreuses exceptions, à Java, chez *Thalassophis anomalus* (Bergmann, 1954), la vitellogenèse se situe d'avril à juin, l'ovulation en juin-juillet et la parturition en novembre. Chez *Hydrophis fasciatus*, dans la même région, Bergmann (1962) signale l'accouplement en juin, l'ovulation en juillet, la parturition en décembre. Il ressort de ces données que les HYDROPHINAE présentent un cycle reproductif annuel, avec d'importantes variations dans le temps en fonction de l'espèce et de l'habitat des différentes populations. Le cycle spermatogénétique des mâles est inconnu.

Chez les LATICAUDINAE (*Laticauda laticaudata* et *L. colubrina*) qui chassent dans l'eau mais passent une bonne partie de leur temps à terre et y pondent, l'hiver correspond à une période de repos sexuel des femelles et d'involution des caractères sexuels secondaires des mâles (Saint Girons, 1964). La vitellogénèse est vernale, la ponte a vraisemblablement lieu entre décembre et février, l'éclosion 2 mois plus tard. La spermatogénèse est soit continue, soit, plus probablement, hivernale et de type pré-nuptial, bien que d'assez longue durée.

FECONDATION RETARDEE ET CONSERVATION DES SPERMATOZOÏDES

Le fait que, chez de très nombreuses espèces, il existe un délai de un à deux mois entre la fin de la période d'accouplement et l'ovulation — donc la fécondation — montre déjà que les spermatozoïdes peuvent survivre quelque temps dans les voies génitales femelles. D'autre part, de multiples observations ont montré que des femelles, séparées des mâles aussitôt après l'accouplement d'automne, peuvent se reproduire normalement l'année suivante. Enfin, les femelles isolées de *Causus rhombeatus*, étudiées par Woodward, ont pu donner jusqu'à 10 pontes fécondes successives, bien que le pourcentage d'œufs embryonnés décroisse régulièrement. Les spermatozoïdes sont stockés dans la lumière de la partie caudale de l'oviducte, ou tube vaginal (Rollinat, 1934; Rahn, 1942) et, peu avant l'ovulation, ils gagnent les glandes spéciales situées dans la trompe (Fox, 1956). Selon les espèces, ces spermatozoïdes disparaissent après la première ponte, ou survivent encore pendant un laps de temps variable. Leur présence dans les voies génitales femelles n'indique donc pas un accouplement récent, ce qui rend plus difficile encore l'étude des cycles sexuels.

Chez les mâles, les spermatozoïdes peuvent être stockés dans les canaux déférents pendant plusieurs mois. C'est ce qui se passe régulièrement chez les es-

pèces dont la spermatogenèse est post-nuptiale. Mais on ne connaît aucun cas où des spermatozoïdes normaux puissent être trouvés en nombre important dans les canaux déférents plus de 9 mois après l'arrêt de la spermiogenèse.

LES FACTEURS EXTRINSEQUES DU CYCLE SEXUEL

La température

Dans les régions tempérées, l'étude comparative des différents cycles sexuels met en évidence l'influence primordiale de la température. Chez chaque espèce, celle-ci est directement responsable de la durée de la gestation. Elle règle aussi la vitesse de la digestion, donc la possibilité de reconstituer les réserves nécessaires à la vitellogenèse. Sans aucun doute, c'est à un déficit thermique qu'est due la présence de cycles reproductifs s'étendant sur plusieurs années, dans les régions les plus froides de l'aire de répartition de chaque espèce. Au contraire, la spermatogenèse, le développement des caractères sexuels secondaires dans les deux sexes et l'accouplement ne dépendent guère de la température — ou tout au moins celle-ci ne joue un rôle qu'à ses degrés extrêmes, alors que toute vie active est devenue impossible au Serpent.

Dans les régions subtropicales arides, tout au moins au Sahara, l'été correspond à une période de repos sexuel complet et, a priori, l'influence des températures élevées ne peut être écartée. On sait d'ailleurs que les hautes températures inhibent la spermatogenèse bien avant d'avoir un effet léthal sur les Reptiles. Chez *Cerastes cerastes*, le développement de la lignée séminale et des caractères sexuels secondaires commence dès le mois de décembre, c'est à dire au moment le plus froid de l'année et durant la courte latence hivernale.

Dans les régions subtropicales humides, l'hiver reste en général une période de repos sexuel, sauf sans doute en ce qui concerne la spermatogenèse. Dans les régions tropicales et équatoriales, l'influence de la température sur le cycle reproducteur semble faible, sauf dans le cas des Serpents marins.

Autres facteurs externes

La lumière ne joue vraisemblablement aucun rôle en tant que facteur quantitatif et les différentes phases du cycle sexuel peuvent se dérouler à n'importe quelle saison lorsque la température le permet. Mais la fréquence des cycles annuels suggère l'influence de la périodicité lumineuse en tant que facteur de "remise au jour".

L'humidité n'agit sans doute pas directement sur le cycle sexuel des Serpents dont on connaît les capacités de survie dans les zones arides. Mais, tout particulièrement dans les régions tropicales, elle joue un rôle important dans l'alimentation. Malgré le peu de données dont nous disposons, la rareté des éclosions ou des parturitions en saison sèche est un fait bien établi. De plus, la sécheresse est souvent associée à des températures élevées.

LES FACTEURS INTRINSEQUES DU CYCLE SEXUEL

Il n'est pas possible de résumer ici, même brièvement, les données acquises en ce qui concerne la physiologie de la reproduction chez les Reptiles. Dans l'ensemble, les corrélations endocrines sont du même type que celles des Mammi-

fères, sauf dans le cas de la gestation; celle-ci s'assimile à une simple rétention des œufs dans les oviductes et seul le mécanisme de la parturition pose de véritables problèmes. Chez les rares espèces où elle a été étudiée (voir Saint Girons et Duguy, 1962, pour la bibliographie), l'évolution des glandes endocrines au cours du cycle annuel suggère l'existence d'un rythme endogène spécifique. Dans les régions tempérées, la stimulation histologique du tissu adrénal et de diverses catégories cellulaires de l'adénohypophyse débute avant la fin de l'hivernage, donc à l'obscurité constante et à une température proche du minimum annuel. La fréquence d'une activité sexuelle automnale chez les Serpents exclut l'hypothèse d'un rôle déclencheur de la lumière, tel que celui qui a été mis en évidence chez beaucoup d'Oiseaux et de Mammifères (voir Benoit, 1953, pour la bibliographie). Il convient également d'insister sur la date très constante, d'une année à l'autre, de l'ovulation, alors que les dates des premières sorties et de la parturition sont sujettes à d'importantes variations. Lors des cycles tri- ou quadrienaux, on constate même que les ovules, s'ils n'ont pas eu le temps d'arriver à maturité au moment voulu, s'atréfont en masse à l'époque normale de l'ovulation.

La périodicité annuelle de la plupart des cycles sexuels, sensible même lorsque la reproduction ne s'effectue que tous les 2 ou 3 ans, indique clairement que des facteurs cosmiques interviennent au moins pour assurer une "remise au jour" qui interdit les décalages progressifs. Mais on ignore la nature de ce stimulus chez les Reptiles et la date à laquelle il agit. Chez *Vipera aspis*, un certain nombre de faits indiquent l'importance du mois d'octobre, plutôt que des premières sorties. Il est probable que des travaux ultérieurs démontreront l'existence, chez les Reptiles comme chez d'autres Vertébrés, de périodes réfractaires des glandes endocrines et de leurs récepteurs, ainsi que de périodes neutres pendant lesquelles les facteurs externes (principalement la température et la lumière) peuvent accélérer ou ralentir l'évolution. C'est ce qui se passe, notamment, durant la deuxième partie de l'hivernage. Mais, dans les conditions naturelles, les grandes lignes du cycle sexuel (spermatogénèse, périodes d'accouplement, date de l'ovulation) sont sans doute déterminées par des facteurs endogènes, innés et spécifiques.

SUMMARY

The sexual cycle of the COLUBROIDEA is only known in some species of the temperate regions. In these zones, the vitellogenesis is generally vernal, the ovulation takes place at the end of the spring and there is a second period of sexual activity in autumn. The secondary sexual characters of the males are developed the whole year, except for a short involution in July. There are two kinds of spermatogenesis, one estival for the COLUBRIDAE and probably among certain ELAPIDAE, and another mixed one among the VIPERINAE. The evolution of the spermatogenesis is unknown for the CROTALINAE.

As to the Snake of Sahara, the sexual cycle is characterized by a late reproduction period, at the end of spring, and by a complete sexual resting period in summer and autumn.

In the tropical regions, the sexual cycle of the viviparous snakes is generally yearly, but the differences between specimens and populations can be quite large. The oviparous species have generally several yearly laying periods, at irregular intervals, but rarely during the dry season. In the humid equatorial forests, *Causus rhombeatus* presents a very interesting monthly cycle, where reproduction, molting, and feeding are joined.

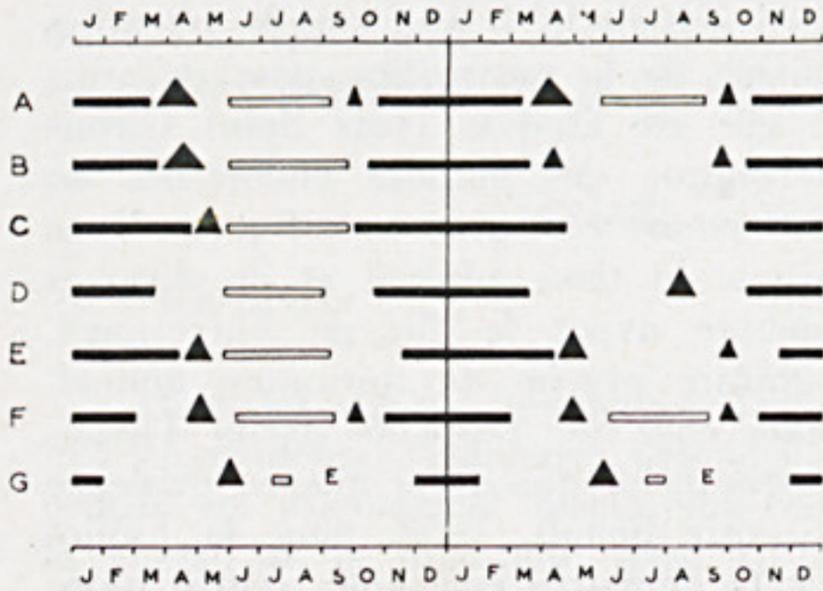


Fig. 1

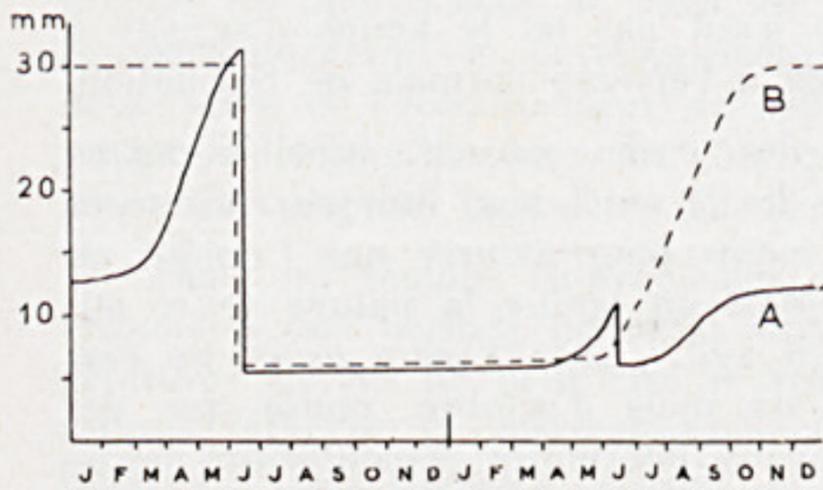


Fig. 2

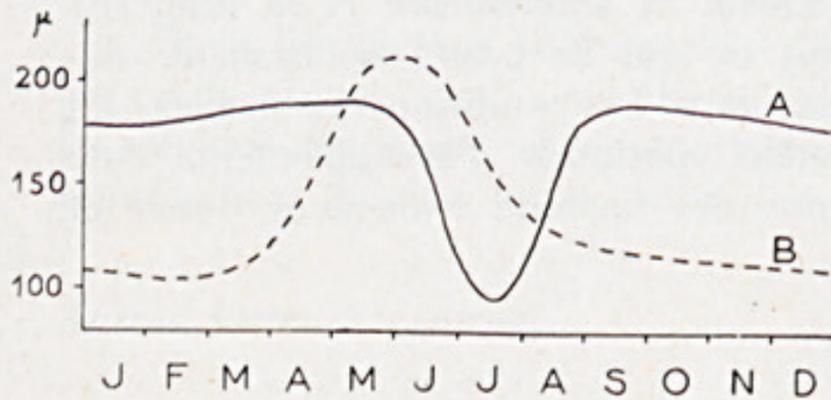


Fig. 3

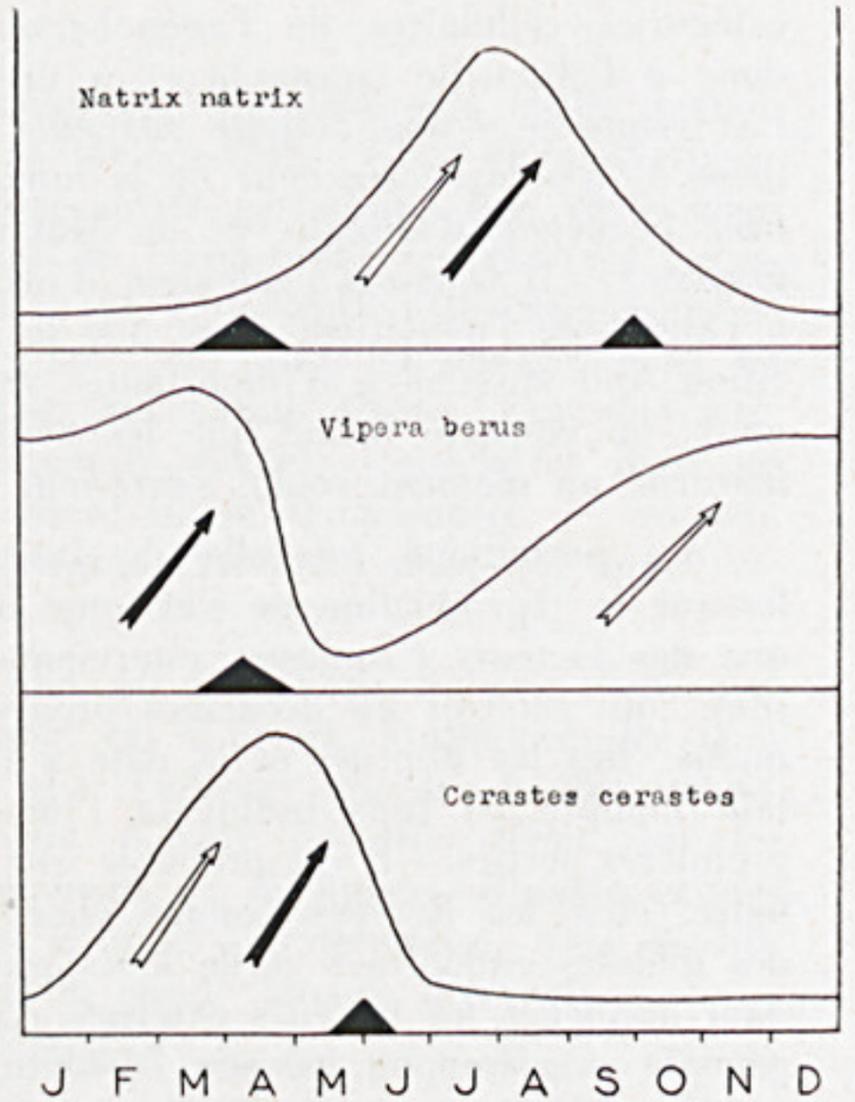


Fig. 4

Fig. 1 — Cycle sexuel des femelles chez divers Serpents venimeux.

A à E: espèces des régions tempérées. F et G: espèces des régions subtropicales arides.

A: *Vipera aspis*. Cycle annuel. C'est le type le plus répandu chez les Serpents vivipares, venimeux ou non, dans les régions tempérées.

B: *Vipera aspis*. Cycle biennal, à la limit Nord de l'aire de répartition de l'espèce.

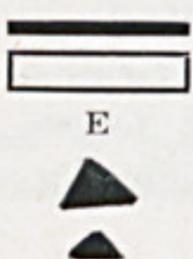
C: *Vipera berus*. Cycle biennal, en montagne.

D: *Crotalus viridis viridis*. Cycle biennal, d'après Rahn (1942).

E: *Agkistrodon contortrix*. Cycle biennal, d'après Fitch (1960).

F: *Crotalus cerastes*. Cycle annuel, en région subtropicale aride à hiver froid.

G: *Cerastes cerastes*. Cycle annuel en région subtropicale très aride (Sahara) et hiver doux.



Durée de l'hivernage.

Durée de la gestation.

E

Date de l'éclosion chez les espèces ovipares.

Période d'accouplement principale.

Période d'accouplement secondaire.

Fig. 2 — Croissance des plus gros follicules ovariens au cours d'un cycle sexuel bien-nal, chez une Vipère et un Crotale.
A: *Vipera aspis*. Vitellogenèse vernale.
B: *Crotalus viridis*. Vitellogenèse estivale.
En abscisses: temps en mois.
En ordonnées: longueur du plus gros follicule, en millimètres.

Fig. 3 — Evolution des caractères sexuels secondaires (ici le segment sexuel du rein) au cours du cycle annuel.
A: *Vipera aspis* (région tempérée).
B: *Cerastes cerastes* (région subtropicale très aride).
En abscisses: temps en mois.
En ordonnées: diamètre du segment sexuel, en μ .

Fig. 4 — Différents types de cycles spermatogénétiques chez les Serpents. Type post-nuptial (*Natrix natrix*), mixte (*Vipera berus*) et pré-nuptial (*Cerastes cerastes*). La flèche blanche correspond à la spermatocytogenèse, la flèche noire à la spermiogenèse, les triangles à la période d'accouplement.
En abscisses: temps en mois.
En ordonnées: poids du testicule et diamètre des tubes séminifères.

BIBLIOGRAPHIE

1. Benoit, J. & Assenmacher, I. — Action des facteurs externes et plus particulièrement du facteur lumineux sur l'activité sexuelle des Oiseaux. Publication des *Annales d'Endocrinologie*, Paris, Masson et Cie. Editeur, 1953.
2. Bergmann, R. A. M. — "*Thalassophis anomalus* Schmidt". Universidad Nacional de Córdoba, Rep. Argentina, 16 p., 1954.
3. Bergmann, R. A. M. — L'anatomie des *Enhydra schistosa* D. *Arch. néerland. Zool.*, 11:127-142, 1955.
4. Bergmann, R. A. M. — The anatomy of some VIPERIDAE (I and II). *Acta Morphol. Neerl.-Scand.*, 4:196-230, 1960.
5. Bergmann, R. A. M. — The anatomy of *Hydrophis fasciatus atriceps*. *Biol. jaarb. Dodonaea*, 30:389-416, 1962.
6. Blanchard, F. N. & Blanchard, F. C. — Factors determining time of birth in the garter snake, *Thamnophis sirtalis sirtalis*. *Pap. Mich. Acad. Sci.*, 26: 161-176, 1940-41.
7. Carpenter, C. C. — Comparative ecology of the common garter snake (*Thamnophis s. sirtalis*), the ribbon snake (*Thamnophis s. sauritus*) and Butler's garter snake (*Thamnophis butleri*) in mixed populations. *Ecol. Monogr.*, 22: 235-258, 1952.
8. Duguay, R. — Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis*. *Vie et Milieu*, 14:311-444, 1963.
9. Fitch, H. S. — Study of Snake population in central California. *Amer. Midl. Nat.*, 41:513-579, 1949.
10. Fitch, H. S. — Autecologie of the copperhead. *Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.*, 13:85-288, 1960.
11. Fox, W. — Seasonal variations in the male reproductive system of pacific coast garter snake. *J. Morphol.*, 90:481-553, 1952.
12. Fox, W. — Genetic and environmental variation in the timing of the reproductive cycle of male garter snake. *J. Morphol.*, 95:415-450, 1954.

13. Fox, W. — Seminal receptacles of snakes. *Anat. Rec.*, 124:519-533, 1956.
14. Glissmeyer, H. R. — Egg production in the great basin rattlesnake. *Herpetologica*, 7:24-27, 1951.
15. Klauber, L. M. — *The Rattlesnakes*. Berkeley, Univ. of Calif. Press, 1956, vol. I.
16. Kopstein, F. — Ein Beitrag zur Eierkunde und zur Fortpflanzung der Malaiischen Reptilien. *Bull. Raffles. Mus. Singapore*, 14:81-167, 1938.
17. Peter-Rousseaux, A. — Recherches sur la croissance et le cycle d'activité testiculaire de *Natrix natrix helvetica* (Lacépède). *La Terre et la Vie*, 100:175-223, 1953.
18. Rahn, H. — Sperm viability in the uterus of the greater snake, *Thamnophis*. *Copeia*, pp. 109-115, 1940.
19. Rahn, H. — The reproductive cycle of the prairie rattler. *Copeia*, pp. 233-240, 1942.
20. Rollinat, R. — *La vie des Reptiles de la France centrale*. Paris, Delagrave, 1934.
21. Saint-Girons, H. — Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* (L.) dans l'Ouest de la France. *Bull. Biol.*, 153:284-350, 1957.
22. Saint-Girons, H. — Le cycle reproducteur de la Vipère à Cornes, *Cerastes cerastes* (L.), dans la nature et en captivité. *Bull. Soc. Zool. France*, 87:41-51, 1957.
23. Saint-Girons, H. — Notes sur l'écologie et la structure des populations des LATICAUDINAE (Serpents, HYDROPHIIDAE), en Nouvelle Calédonie. *La Terre et la Vie*, 111:185-214, 1964.
24. Saint-Girons, H. & Duguy, R. — Données histophysiologiques sur le cycle annuel de l'hypophyse chez *Vipera aspis* (L.). *Zeit. Zellforsch.*, 56:819-853, 1962.
25. Saint-Girons, H. & Kramer, E. — Le cycle sexuel chez *Vipera berus* en montagne. *Rev. Suisse Zool.*, 70:191-221, 1963.
26. Saint-Girons, H. & Saint-Girons, M. C. — Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles (Lézards et Serpents). *Vie et Milieu*, 7:133-226, 1956.
27. Smith, M. — *The British Amphibians and Reptiles*. London, Collins, 1951.
28. Srivastava, P. C. & Thapliyal, J. P. — The male sexual cycle of chequered water snake, *Natrix piscator*. *Copeia*:410-415, 1965.
29. Tinkle, D. W. — Reproductive potential and cycles in female *Crotalus atrox* from northwestern Texas. *Copeia*:306-313, 1962.
30. Vainio, I. — Zur Verbreitung und Biologie der Kreuzotter, in Finnland. *Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn.*, 12:1-19, 1932.
31. Volsoe, H. — Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus*. *Spolia Mus. Zool. Hauniensis*, 5:1-157, 1944.
32. Wall, F. — *The snakes of Ceylon*. Colombo, Cottle, 1921.
33. Woodward, S. J. — A few notes on the persistence of active spermatozoa in the African night-adder, *Causus rhombeatus*. *Proc. Zool. Soc. London*:189-190, 1933.
34. Worrel, E. — *Reptiles of Australia*. Sydney, Angus & Robertson, 1963.