

Combats entre mâles chez les couleuvres verte et jaune et de Montpellier : les protagonistes recherchent-ils le contact ?

Male to male combats in whip and Montpellier snakes: do they pick a fight?

Bonnet X.⁽¹⁾, De Haan, C.⁽²⁾, Deso G.⁽³⁾, Ballouard J.M.⁽⁴⁾, Billy G.⁽¹⁾, Brischoux F.⁽¹⁾

⁽¹⁾ CEBC, Centre d'Étude Biologique de Chizé, UMR-7372, CNRS-Université de La Rochelle, 79360 Villiers en Bois

⁽²⁾ 8 route de St-Alban, 34700 LE BOSQ

⁽³⁾ AHPAM- Association Herpétologique de Provence Alpes Méditerranée, F-84100 Orange

⁽⁴⁾ Station d'Observation et de Protection des Tortues et de leurs Milieux, Centre de Recherche et de Conservation des Chéloniens, (SOPTOM-CRCC), 1065 Route du Luc, 83660 Carnoules, France.

Auteur correspondant : Xavier Bonnet - bonnet@cebc.cnrs.fr

Abstract – We report a case where two males of dark green snake (*Hierophis viridiflavus*) disturbed during a ritual combat split away, but shortly after, they were sighted fighting again. Disturbed for a second time, they were rapidly observed fighting for a third time. Mutual biting was not recorded in any round. No female was sighted in the vicinity. This suggests that ritual combats may serve to defend an area to access females, possibly when males follow female's pheromonal tracks. Furthermore, observations of captive and free-ranging Montpellier snakes (*Malpolon monspessulanus*) indicate that some males use their nasal secretions to mark an area (observed in both sexes) but also to keep adult females and to deter rivals. Long-lasting ritual combats are exceptional in this species, a single fierce biting clash possibly producing a winner. Overall, ritual combats and chemical signalling may represent two nonexclusive means used by males to increase their opportunities to access, court, fertilize and keep reproductive females.

Mots-clés : combat rituel, compétition, *Hierophis*, *Malpolon*, *Zamenis*, reproduction

Les grandes « couleuvres » européennes (classées chez les Colubridae et les Lamprophiidae) chez lesquelles le dimorphisme sexuel penche en faveur d'une grande taille chez les mâles ont souvent été observées au cours de combats rituels (Capula & Luiselli 1997 ; Baker *et al.* 2021). Chez les serpents, la victoire procure des avantages pour l'accès aux femelles (Shine 1994). La couleuvre verte et jaune (*Hierophis viridiflavus*) et dans une moindre mesure la couleuvre d'Esculape (*Zamenis longissimus*) sont probablement les espèces chez lesquelles les combats entre mâles sont les plus faciles à observer. Toutefois, malgré l'abondance de témoignages, de photos et de vidéos, les observations complètes et précises sont rares. Un combat peut être confondu avec un accouplement comme le montrent les erreurs d'interprétation (X. Bonnet, obs. pers.), il est parfois difficile de distinguer les plus grandes femelles des mâles sans avoir les animaux en main. Si les individus s'entortillent en tresse dans les deux cas, il existe probablement des différences entre le déroulement des combats et celui des accouplements ; mais ce sujet n'est pas documenté

dans la littérature. En l'absence de photo ou de vidéo de qualité les observations ne permettent pas toujours de reconnaître l'espèce et les sexes. Curieusement, chez la couleuvre de Montpellier (*Malpolon monspessulanus*), espèce chez laquelle les sexes sont faciles à distinguer (y compris sur photos ou vidéos), les observations de combats sont a priori très rares. Par ailleurs, il n'est pas facile de savoir si les rencontres entre mâles sont fortuites, induites par le suivi des pistes phéromonales déposées par les femelles, ou le résultat d'efforts de la part des mâles pour en découdre. Des observations réalisées en captivité, sur le terrain de façon fortuite et par radio-tracking permettent de proposer quelques hypothèses.

Une large partie du mois de mai 2021 a été froide et les premières chaleurs ont entraîné une forte activité sexuelle chez les serpents. Chez la couleuvre verte et jaune et la couleuvre d'Esculape, les mâles ont des taux très élevés de testostérone plasmatique en début de saison des accouplements (vers la mi-mai), ce qui stimule les comportements sexuels (Bonnet *et al.* 1996, obs. pers.). Dès que

les températures ambiantes le permettent, ils s'engagent dans la recherche de femelles en prenant parfois de grands risques (Bonnet *et al.* 1999). Le 28 mai 2021, les conditions météorologiques (temps lourd et chaud) étaient propices, X. Bonnet et G. Billy observaient un combat entre deux grands mâles de couleuvre verte et jaune à Chizé (79170). Inquiétés par les observateurs ils se sont enfuis, le plus petit a été capturé, il mesurait 145cm de longueur totale. Presque au même moment, à 15km de distance à vol d'oiseau (Paizay le Tort, 79500), F. Brischoux a été témoin d'un combat en trois phases particulièrement intéressantes. Les deux serpents entortillés testaient leur force. Ils sont tombés dans l'eau dans un des canaux du jardin (environ 1.2m de profondeur). Cette chute les a séparés et ils sont partis chacun sur une berge différente (Fig. 1). Moins de 10 minutes plus tard, ils se sont retrouvés et étaient à nouveau en combat à environ 50 cm du lieu du premier combat. Dérangés à nouveau, cette fois-ci par l'observateur, ils ont fui dans une anfractuosités de muret de pierres. Environ 10 minutes plus tard, ils étaient une fois de plus en train de se battre, 50 cm plus loin.

Cette séquence suggère que ces deux mâles, peut-être exceptionnellement motivés, recherchaient le contact en dépit d'une première séparation et de la présence d'observateurs humains, au moins pour le deuxième et le troisième combat. Aucune femelle n'a été vue à proximité. En conséquence, les mâles ne défendaient pas l'accès direct à une femelle qui aurait été dans leur champ de vision, comme cela est généralement décrit (Capula & Luiselli 1997 ;

Lillywhite 2014). Les combats pourraient avoir comme fonction de permettre au gagnant d'avoir la priorité pour prospecter les lieux et pour remonter des pistes odoriférantes en vue de courtiser une ou plusieurs femelles plus ou moins dissimulée(s), puis de s'accoupler. Dans ce sens, les mâles de couleuvres verte et jaune défendraient un espace, possiblement réduit et éphémère, mais d'au moins quelques dizaines de mètres carrés. Chez les couleuvres verte et jaune, les pistes phéromonales laissées par les femelles sont détectées par les mâles qui pourraient alors converger vers des points chauds (Fornasiero *et al.* 2007). Les mâles seraient en compétition pour ces espaces flottants sans pour autant délimiter d'aire d'exclusion fixe. En effet, il n'est pas sûr que les mâles de couleuvre verte et jaune délimitent et patrouillent une zone afin d'en exclure systématiquement des rivaux, comme le font de nombreux mammifères et oiseaux y compris en l'absence de femelle reproductrice. C'est pourquoi il est trop tôt pour parler de défense de territoire au sens habituel.

Cependant, chez la couleuvre de Montpellier (*M. monspessulanus*) observée en captivité (de Haan 1999 et obs. pers.), un mâle dominant peut patrouiller une zone précise autour d'une femelle donnée et qui est gardée. Celle-ci cherche d'ailleurs à se faire marquer en se glissant sous lui. Le mâle dépose sur son passage des particules chimiques capables de détourner les rivaux, notamment ceux vaincus au cours d'un combat antérieur (de Haan obs. pers.). Le marquage concernerait alors la partenaire et une zone autour d'elle. Le mâle



Figure 1 - Les rivaux de couleuvre verte et jaune observés par F. Brischoux tombés dans le ruisseau au cours d'un combat sont remontés chacun sur une berge, ils se sont retrouvés pour se battre à nouveau. Dérangé une seconde fois (par l'observateur), ils ont fui dans un muret. Peu après ils étaient en combat une troisième fois.

Figure 1 - Dark green snake rivals pictured by F. Brischoux. They fell in a culvert during a combat. They get out and they were observed fighting again. Disturbed for a second time, they fled and hid into a stone-wall; they came back and fought for the third time.

établirait alors une barrière chimique prévenant l'intrusion de rivaux. Ce type de marquage à l'aide de sécrétions, succédant à un ou plusieurs actes d'auto-frottement, semble un trait typique (et peut-être exclusif) des *Psammophiinae* (de Haan 2003a, b). Les observations minutieuses réalisées en grands terrariums extérieurs (jusqu'à 600m²) montrent que les combats entre mâles sont rares et les rencontres n'entraînent pas systématiquement d'exclusion de l'espace (de Haan 1999). Si de telles séquences comportementales n'ont été observées qu'en captivité, des segments l'ont été dans la nature. Quatre grands mâles (longueur totale de 137cm à 188cm) et un plus petit (120cm), tous adultes et suivis sur le terrain par radio-tracking depuis le mois de mai 2021 partagent une série de gîtes et leurs routes se croisent souvent (G. Deso, obs. pers.), notamment au cours de la période des accouplements (mai-juin). Si l'arrivée d'un grand mâle dans un gîte peut entraîner le départ d'un plus petit, l'espace est largement partagé par les différents mâles et les femelles. Les conflits semblent être réglés autrement que par les combats. Par ailleurs, les suivis par marquage-recaptures ont permis des centaines d'observations d'individus sur le terrain, mais pas de combat (J.M. Ballouard, obs. pers.). Enfin, des vidéos réalisées sur le terrain montrent des comportements de marquage rarement observés, commençant par le spectaculaire auto-frottement grâce auquel le serpent s'enduit méticuleusement ses flancs, le ventre et la queue de sécrétions issues des narines, de l'avant vers l'arrière du corps (Frantz G, <https://www.youtube.com/watch?v=u-o4DXQzTR4>). Il est probable - inévitable en fait - que lors des déplacements (e.g., patrouilles d'un mâle gardant une femelle), le ventre enduit participe au marquage du substrat en délimitant une zone chimique. Même s'il manque encore des observations pour établir les fonctions exactes de ces comportements, on peut avancer l'idée que chez cette espèce le marquage chimique remplacerait partiellement le combat, mais aurait un rôle similaire. Les sécrétions pourraient livrer des informations aux rivaux et aux femelles ; la communication chimique des serpents est en effet complexe (Shine *et al.* 2003). Toutefois, De Pury et Böhme (2013) proposent une explication supplémentaire mais non exclusive : les sécrétions nasales serviraient à enduire le corps d'une couche protectrice contre la dessiccation.

Chez la couleuvre verte et jaune, la couleuvre d'Esculape et la couleuvre de Montpellier les mâles adultes cohabitent régulièrement. Apparemment, seuls les plus grands individus se battent, fréquemment chez les deux premières, rarement

chez la troisième. Des combats et la défense d'une zone localisée autour de femelles ont été observés chez ces trois grandes espèces où les mâles sont plus grands et plus lourds que les femelles. Les couleuvres verte et jaune et la couleuvre de Montpellier partagent la tendance à redresser l'avant du corps pour observer les alentours, pour surveiller des prédateurs, mais peut-être aussi pour localiser des congénères et surveiller leur(s) femelle(s). En somme, malgré la distance phylogénétique (Colubridae vs Lamprophiidae), ces deux espèces se ressemblent sur les plans morphologique (mais pas anatomique ; X. Bonnet et J. M. Ballouard, obs. pers.), sexuel et comportemental et s'éloignent d'espèces cryptiques comme les couleuvres à échelons ou les coronelles par exemple.

Les mœurs sexuelles des plus de 4000 espèces de serpents recensées étant mal documentées, il apparaît difficile de faire des généralisations. Cette note soulève surtout des questions, nos connaissances sur les comportements sexuels des serpents et leur communication sociale dans la nature étant encore très limitées. De nouveaux travaux semblent nécessaires pour tester si chez certaines espèces les mâles défendent un territoire en espérant y attirer des femelles, ou s'ils défendent de façon opportuniste un espace autour de l'endroit où se trouve des femelles. Les cascades comportementales et les facteurs décisionnels n'étant pas les mêmes, les cibles de la sélection naturelle ne seront pas identiques. Dans un cas c'est la capacité du mâle à choisir un territoire qui est la cible de la sélection, dans l'autre cas c'est plutôt la capacité à suivre la piste d'une femelle reproductrice qui l'est. Pour simplifier à l'extrême : décider de s'établir dans un lieu versus partir en quête.

Références

- Baker, M. A. A., Al-Saraireh, M., Amr, Z. S. & Senter, P. J. (2021) Male-male combat in the large whip snake, *Dolichophis jugularis* (Serpentes: Colubridae). *Herpetology Notes*, **14** : 735-744.
- Bonnet, X. & Naulleau, G. (1996) Are body reserves important for reproduction in male dark green snakes (Colubridae: *Coluber viridiflavus*)?. *Herpetologica*, **52**(2) : 137-146.
- Bonnet, X., Naulleau, G. & Shine, R. (1999) The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biological Conservation*, **89** : 39-50.
- Capula M. & Luiselli, L. A. (1997) A tentative review of sexual behavior and alternative reproductive strategies of the Italian colubrid snakes. *Herpetozoa*, **10** : 107-119.
- De Haan, C. (1984) Dimorphisme et comportement sexuel

chez *Malpolon monspessulanus*. Considérations sur la dénomination subsppécifique *insignitus*. *Bulletin de la Société herpétologique de France*, **30** : 19-26.

De Haan, C. (1999) *Malpolon monspessulanus*. In: Böhme W. (Ed.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/IIA: Schlangen 2. Aula-Verlag, Wiebelsheim: 661-756.

De Haan, C. (2003) Extrabuccal infralabial secretion outlets in *Dromophis*, *Mimophis* and *Psammophis* species (Serpentes, Colubridae, Psammophiini). A probable substitute for 'self-rubbing' and cloacal scent gland functions, and a cue for a taxonomic account. *Comptes Rendus Biologies*, **326** : 275-286.

De Pury, S. & Böhme, W. (2013) A contribution to the understanding of the self-rubbing behaviour in psammophiid snakes (Squamata: Psammophiidae). *Salamandra*, **49**(1) : 18-30.

Fornasiero, S., Bresciani, E., Dendi, F. & Zuffi, M. (2007) Pheromone trailing in male European whip snake, *Hierophis viridiflavus*. *Amphibia-Reptilia*, **28** : 555-559.

Lillywhite, H.B. (2014) *How snakes work: structure, function and behavior of the world's snakes*. Oxford University Press.

Shine, R. (1994) Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*, **1994** : 326-346.

Shine, R., Phillips, B., Wayne, H., LeMaster, M. & Mason, R. T. (2003) Chemosensory cues allow courting male garter snakes to assess body length and body condition of potential mates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **54** : 162-166.

Date de soumission : mercredi 24 novembre 2021

Date d'acceptation : samedi 19 février 2022

Date de publication : jeudi 21 juillet 2022