



L'activité et le comportement thermorégulateur du lézard Saharien *Uromastix Acanthinurus* Bell

Claude Grenot, France Loirat

► To cite this version:

Claude Grenot, France Loirat. L'activité et le comportement thermorégulateur du lézard Saharien *Uromastix Acanthinurus* Bell. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, Société nationale de protection de la nature, 1973, pp.435-455. hal-03531459

HAL Id: hal-03531459

<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03531459>

Submitted on 18 Jan 2022

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.

L'ACTIVITE ET LE COMPORTEMENT THERMOREGULATEUR DU LEZARD SAHARIEN *UROMASTIX ACANTHINURUS* BELL.

par Claude GRENOT et France LOIRAT *

Centre de Recherches sur les Zones Arides (C.N.R.S.)

Le comportement thermorégulateur des Sauriens d'Amérique et d'Australie, et en particulier celui des Lézards déserticoles, a fait l'objet de nombreux travaux (Mosauer, 1936 ; Cowles et Bogert, 1944 ; Bogert, 1959 ; Ruibal, 1961 ; Schmidt Nielsen et Dawson, 1964 ; Brattstrom, 1965 ; Heath, 1965, 1970 ; Licht et coll., 1966 a et b ; Hammel et coll., 1967 ; De Witt, 1967 a et b, 1971 ; Bradsham et Main, 1968 ; Mayhew, 1968 ; Myrhe et Hammel, 1969 ; Heatwole, 1970 ; Spellerberg, 1971).

Pour un Reptile donné les comportements de thermorégulation sont en étroite liaison avec les caractéristiques thermiques de l'habitat naturel. Les animaux sont, dans la nature, continuellement sollicités par un ensemble de facteurs externes et internes dont les actions interfèrent. A l'extérieur du terrier leur activité dépend essentiellement de la lumière et de la température. Celle du substrat, en particulier, joue un rôle important dans la régulation de la température interne des Reptiles (Cowles et Bogert, 1944 ; Saint Girons, 1956 ; Bogert, 1959 ; Bostic, 1966).

Pour effectuer sa thermorégulation, l'animal se déplace ou change d'attitude, ce qui a pour effet de modifier la nature des échanges de chaleur entre lui et son environnement. On peut donc parler d'un véritable comportement de thermorégulation. Celui-ci est particulièrement bien développé chez les Lézards déserticoles diurnes.

Après avoir déterminé les facteurs climatiques sur le terrain, étudié les températures d'activité de certains Lézards sahariens diurnes, et suivi l'évolution de leur température interne au cours d'insolations forcées (Grenot, 1967, 1968), il est apparu nécessaire

* Adresse actuelle : Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure, 16, rue d'Ulm, 75005 Paris.

de préciser leur comportement thermorégulateur en laboratoire dans un appareil à gradient thermique.

Pour cette étude préliminaire, nous avons choisi une des plus grandes espèces de Lézards héliophiles du Sahara, *Uromastix acanthinurus* Bell, qui supporte bien les conditions extrêmes du milieu désertique.

I — MATERIEL ET METHODES

A) ANIMAUX UTILISÉS POUR L'EXPÉRIMENTATION. — Le Lézard Fouette-queue, *Uromastix acanthinurus*, est un Agamidé essentiellement déserticole qui vit dans des biotopes pierreux (reg) ou rocheux du Sahara. Il a un régime herbivore nettement polyphage (Dubuis et coll., 1970) et une grande capacité de jeûne pouvant atteindre plus de 6 mois.

Pour effectuer cette étude, nous avons utilisé des individus appartenant à deux populations du Sahara occidental très différentes par leurs types de colorations, l'une provenant du sud-marocain (Ouarzazate) (1), et l'autre du sud-oranais (Beni-Abbès).

Dès leur réception à Paris, les Lézards sont introduits dans des cages où les conditions d'élevage sont homogènes (Grenot et Vernet, 1972).

Les *Uromastix* utilisés sont des adultes pesant entre 320 et 700 g. La distinction des sexes sur des critères externes étant difficile, en hiver en particulier, le sexe des animaux ayant servi aux expériences n'a malheureusement pas pu être précisé dans la plupart des cas.

B) APPAREIL A GRADIENT THERMIQUE. — L'appareil à gradient thermique comprend 4 couloirs de 3,40 m de long sur 0,40 m de large et 0,50 m de haut. Le bâti est constitué d'un assemblage de cornières et de plaques en fibrociment, le dessus restant ouvert. Le chauffage s'effectue uniquement par le sol. L'animal ne peut donc se chauffer que par conduction (Fig. 1).

Deux systèmes de chauffage ont été employés (2) :

1^{er} système : Dans chaque couloir, un cordon chauffant souple de 12 m (composé d'une résistance de 360 W sous gaine incombustible et étanche) est fixé en zig-zag sur une plaque d'amiante. Une plaque d'aluminium destinée à augmenter et à uniformiser la conduction thermique est placée sur la résistance. L'ensemble est recouvert d'une couche de sable épaisse de 2 cm environ.

2^e système : Un couloir est chauffé par-dessous à l'aide de 5 à 10 lampes à infrarouges ou à incandescence, de différentes puis-

(1) Captures et observations de D. HEUCLIN.

(2) Ils furent réalisés avec la collaboration technique de J.L. PENNETIER.

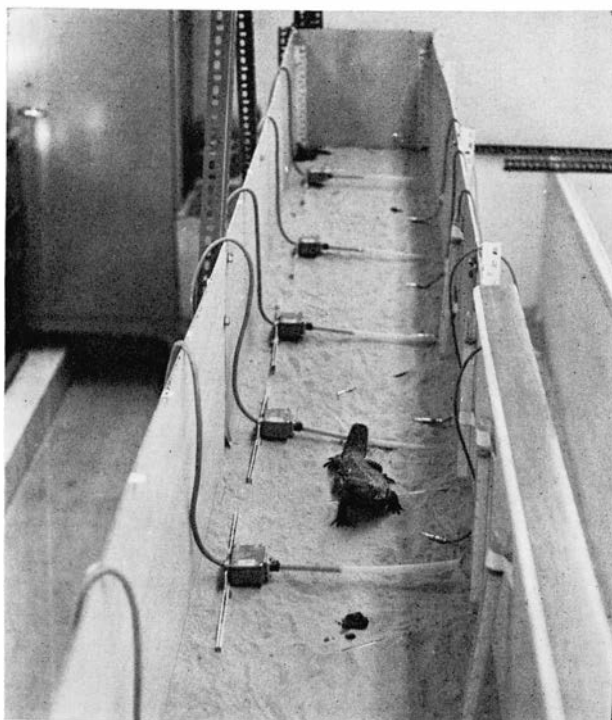


Figure 1. — Couloir à gradient thermique avec thermomètres et contacteurs à pression.

sances, disposées sur un chariot mobile. Ces lampes peuvent être allumées indépendamment les unes des autres.

Cette méthode plus onéreuse a l'avantage cependant de permettre l'obtention de plages de chaleur localisées en différents points du couloir, en plus du gradient à échelle thermique variable.

Seule la lumière ambiante provenant des tubes fluorescents de la pièce éclaire l'appareil à gradient thermique. La température de 23 à 25 °C régnant dans la salle correspond à la température limite inférieure du substrat à l'extrémité la plus froide du gradient. La température limite supérieure à l'extrémité la plus chaude s'élève généralement à 80 °C, tandis que celle de l'air dépasse rarement 25 °C, à 5 cm du sol.

La température du sable et la température cloacale des animaux sont contrôlées à l'aide de thermocouples très fins (5/10 mm) reliés à un enregistreur potentiométrique à 6 voies ou de thermomètres à mercure au 1/5 °C (Grenot, 1968).

L'expérience dure généralement la matinée ; elle est répétée plusieurs jours de suite sur les mêmes animaux.

Lorsque l'on veut étudier plus précisément les déplacements de l'animal au cours d'un cycle complet de 24 h ou pendant plusieurs jours, on dispose dans un couloir 6 contacteurs à pression (distants de 0,50 m) reliés à un appareil enregistreur de type « Mémotop ».

La stabilité thermique du gradient est contrôlée avant chaque expérience. Ces couloirs à gradient thermique permettent de connaître la zone de la température volontairement recherchée par l'animal (Heath, 1970).

II — ETUDE DU COMPORTEMENT THERMOREGULATEUR D'*UROMASTIX ACANTHINURUS*

A) RYTHME NYCTHÉMÉRAL ET TEMPÉRATURE D'ACTIVITÉ DANS LA NATURE.

Uromastix est un animal sédentaire et diurne. Au début du printemps et en automne son activité maximale débute vers 9-10 h (1). Il se chauffe préalablement pendant de longs moments sur le seuil de son terrier en exposant une surface maximale de son corps aux radiations solaires puis se met à la recherche de sa nourriture. Il ne rentre généralement dans son terrier qu'au coucher du soleil.

Pendant plusieurs jours, après la prise de nourriture, il reste sur son territoire réduit à quelques mètres carrés, se tenant le plus souvent au seuil de son terrier. Il règne dans ce dernier une température à peu près constante, voisine de 30 °C. L'animal y trouve un refuge où il se protège des températures élevées et des variations thermiques brutales.

En été, les sorties débutent juste avant le lever du soleil (6 h). L'animal déjà actif n'a pas besoin des radiations solaires directes pour se chauffer. Au milieu de la matinée, il rentre dans son terrier ou dans un abri pour éviter la très grosse chaleur, puis en ressort en fin d'après-midi. L'excès de chaleur peut donc exercer une influence sur le rythme d'activité d'*Uromastix*.

En hiver (décembre et janvier), l'activité est très ralentie. Les sorties sont moins régulières. *Uromastix* ne possède cependant qu'une torpeur hivernale réduite. Dans certaines conditions défavorables (ciel nuageux, forte chaleur estivale, manque de végétation), il peut ne pas sortir pendant plusieurs jours. Son rythme d'activité est en relation étroite avec les conditions climatiques des saisons et le stade physiologique de l'individu.

La température interne relevée chez les *Uromastix* actifs dans leur milieu naturel du Sahara sud-oranais varie avec la saison.

(1) Correspond à l'heure locale : G M T.

Au début de l'hiver (novembre), les températures d'activité se trouvent généralement inférieures à 30 °C et sont le plus souvent comprises entre 21 et 27 °C. En décembre et janvier, les animaux sortent rarement de leur terrier et maintiennent une diapause hivernale plus ou moins prononcée. En février, les températures des *Uromastix* capturés hors de leur terrier sont plus élevées et comprises dans une zone située entre 23 et 37 °C. Les températures les plus fortes correspondent généralement aux individus les plus jeunes. L'hiver, les températures cloacales sont beaucoup plus sujettes aux fluctuations climatiques car elles sont directement liées à la durée de l'ensoleillement et à la masse de l'animal. La température ambiante devient alors un facteur limitant pour l'activité d'*Uromastix*. Dans la nature, les conditions thermiques peuvent être insuffisantes pour permettre aux animaux d'atteindre leur *preferendum* thermique (De Witt, 1967 a).

C'est au printemps et en été que les températures internes sont les plus élevées. En avril elles varient entre 33 et 39 °C et en juin elles sont le plus souvent comprises entre 35 et 42 °C, elles peuvent atteindre le maximum volontairement toléré, voisin de 45 °C.

En automne, les températures des *Uromastix*, bien inférieures à celles de l'été, varient de 27 à 36 °C.

La température des individus capturés au terrier, avant la sortie matinale, est généralement entre 16,5 et 19 °C l'hiver et entre 29 et 34 °C en juin. Ce dernier intervalle thermique correspond à celui d'animaux rencontrés en pleine activité en février.

Les températures internes des individus en activité qui constituent la population d'*Uromastix* du sud-marocain sont à peu près identiques à celles de la population sud-oranaise. Seule la période de diapause hivernale serait plus stricte et plus longue chez les *Uromastix* marocains.

Divers *Uromastix* vivant dans un endroit identique (Monts d'Ougarta) et considérés au même moment, peuvent présenter des écarts de températures cloacales très élevés. Ainsi sur quatre *Uromastix* capturés au cours d'un après-midi d'hiver (5 février 1969), entre 14 h 30 et 15 h 30 (les températures de l'air et du sol sont respectivement voisines de 23 °C et 36 °C), deux juvéniles (pesant respectivement 58 et 92 g) présentaient une température élevée pour la saison 36,6 et 35 °C, tandis que deux adultes (de 380 g et 460 g) n'avaient qu'une température de 16,8 et 17 °C.

Les petits individus se réchauffent passivement plus vite que les gros, ce qui leur permet d'avoir une certaine activité hors de leur terrier. Ainsi en hiver, il peut exister une différence de 20 °C entre les températures cloacales de 2 lézards vivant sur le même lieu au même instant.

B) COMPORTEMENT D'UROMASTIX DANS UN COULOIR A GRADIENT THERMIQUE.

Les *Uromastix* utilisés pour ces expériences vivent dans de grandes cages d'élevage où existe déjà un gradient de lumière et de température (Grenot et Vernet, 1973). Ils disposent tous d'une nourriture identique constituée de salade, de carottes et de graines, sans aucune eau de boisson.

Les expériences sont généralement faites sur les mêmes animaux (mâles ou femelles, adultes ou subadultes) pendant plusieurs jours consécutifs, afin que les lézards puissent être familiers avec leur nouvel habitat et pour que leur comportement ne soit pas trop perturbé. Le poids des animaux est compris entre 110 et 330 g.

Une première série d'expériences d'une durée de quelques heures par jour (de 9 h à 12 h 30) a permis d'étudier le comportement spontané des animaux.

La température cloacale est prise toutes les 15 ou 30 mn au cours de la matinée (avec un thermomètre pour petits animaux gradué de 0 à 50 °C précis à 1/5 °C), environ 1 heure après stabilisation de la température du substrat du couloir à gradient thermique. Une dizaine de mesures sont ainsi effectuées sur chaque individu entre 9 h et 12 h 30. Après chaque lecture de température, les Lézards sont replacés à l'endroit précis où ils se trouvaient.

Au cours d'une exploration, les animaux peuvent percevoir directement la température environnante à l'aide de leur langue (récepteur thermique très sensible à ce niveau) et faire un choix thermique immédiat.

— Une autre série d'expériences effectuée durant 24 heures ou plusieurs jours de suite sur les mêmes animaux a permis d'observer les aspects rythmiques du comportement et de suivre l'évolution de la température cloacale au cours du rythme nycthéméral.

1. — Réactions comportementales aux températures du substrat.

a) *Dans une plage de température élevée (voisine de 70 °C) :*

— *Si l'animal possède une température cloacale inférieure à 28 °C.* La température de l'air avoisine toujours 25 °C à 5 cm du sol. *Uromastix* s'aplatit sur le substrat brûlant, effectue un mouvement ondulant de va-et-vient et étale ses pattes pour avoir la plus grande surface corporelle en contact avec le sable. Ainsi il absorbe le maximum de calories par conduction et atteint sa température optimale dans un minimum de temps. Au bout de 5 à 10 minutes environ l'animal se lève sur ses pattes antérieures et redresse le thorax, puis le corps tout entier. Une polypnée thermique accompagne très souvent cette attitude ; sa fréquence ne dépasse pas 100/mn.

Dans la nature, *Uromastix* présente spontanément ce même phénomène au cours de fortes insulations. C'est un moyen de refroidissement par évaporation bucco-pharyngée, efficace semble-t-il pour abaisser rapidement la température de la tête et également celle du corps dès qu'elles dépassent le maximum critique (Spellerberg, 1960 ; Templeton, 1967 ; Crawford, 1972). Lorsque cette capacité de refroidissement devient insuffisante, *Uromastix* n'augmente pas sa fréquence ventilatoire comme au cours des expérimentations d'insolation forcée (Grenot, 1968), mais il s'enfuit vers une zone de température plus tempérée.

L'animal peut rester ainsi spontanément, pendant un temps plus ou moins long, dans une zone surchauffée qui dépasse 60 °C.

— Si l'animal possède une température interne située entre 34 et 37 °C. Placé sur un sol de 70 °C, le Lézard soulève son corps le plus haut possible sur ses pattes, afin de l'éloigner au maximum du substrat brûlant. Puis il essaie de grimper à plusieurs reprises sur une des cloisons. Il se dresse sur sa queue, plaque sa face ventrale contre la paroi plus fraîche. Enfin, il finit par se diriger vers une zone de température plus faible en explorant la cloison à l'aide de sa langue. Il s'arrête le plus souvent dans une plage de température de 63 à 55 °C, ou bien court immédiatement à la température limite inférieure du couloir.

b) Dans une plage de température inférieure à 50 °C :

L'animal reste à plat, immobile sur le sol, afin d'atteindre une température d'activité (37 à 41 °C).

c) Dans un couloir au départ non chauffé :

L'animal se trouve sur un substrat dont la température est voisine de celle de l'air. Le chauffage du couloir est alors mis en route. L'animal reste immobile, sa température interne augmente progressivement et parallèlement à celle du substrat du couloir (le gradient atteint son équilibre thermique au bout de 1 à 2 h) (fig. 2). Il existe une relation évidente entre l'échauffement du sol et celui de l'animal.

2. — *Obtention et maintien du preferendum thermique.*

Lorsque l'animal a bien exploré son couloir à gradient thermique, il ne séjourne jamais sur un substrat dont la température est supérieure à 63 °C. Cependant, pour élever sa température interne rapidement, il se place volontairement à des températures du substrat supérieures à 55 °C, et pendant un laps de temps assez bref, il s'aplatit sur le sol chaud pour faire corps avec lui.

Dans les conditions normales de l'expérimentation, *Uromastix* n'a pas à rechercher sa nourriture ou à se méfier des prédateurs. Dès qu'il atteint son optimum thermique, il s'arrête dans une plage de température indifférente allant de 40 à 55 °C. Pour lui, celle-ci

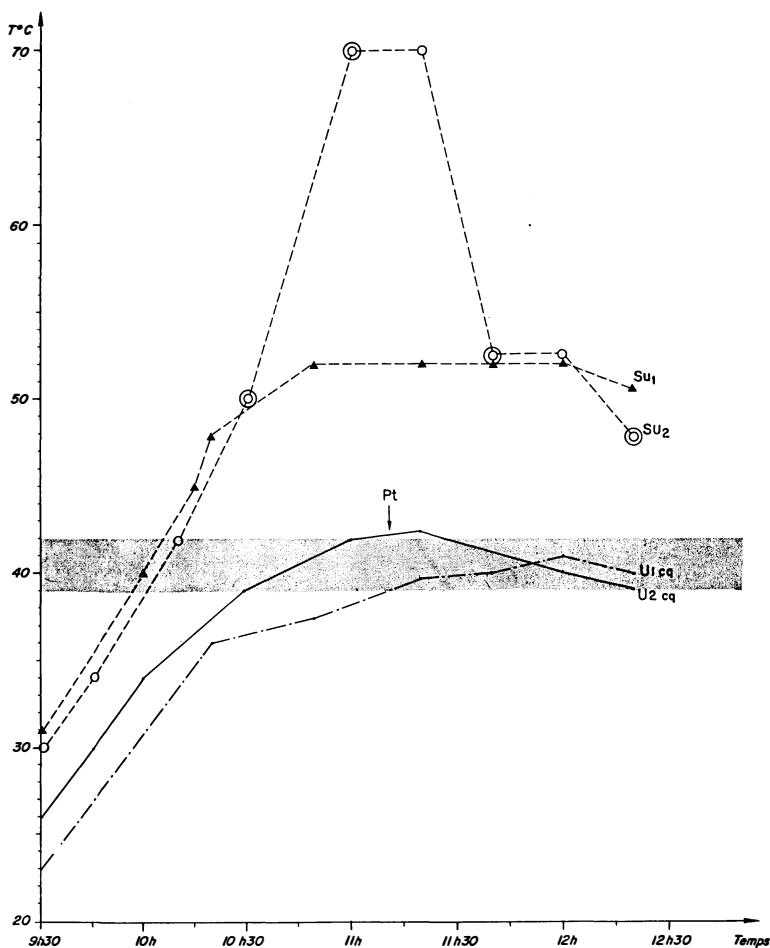


Figure 2. — Evolution de la température cloacale de 2 *Uromastix acanthinurus* d'Algérie (U₁cq et U₂cq) en fonction de l'échauffement du sol (Su₁ et Su₂) :

- à 9 h 30 : mise en route du gradient thermique,
- à 10 h 45 : stabilisation du gradient thermique.

Dans ce cas, le comportement a été différent chez ces 2 animaux appartenant à la même population, et placés dans des conditions expérimentales identiques :

U₁ est resté immobile et spontanément au même endroit tout au cours de la matinée,

U₂ s'est déplacé vers l'extrémité la plus chaude, lorsque le gradient thermique fut stabilisé.

(Pt : Polynée thermique ; la zone en grisé correspond au « Preferendum thermique »).

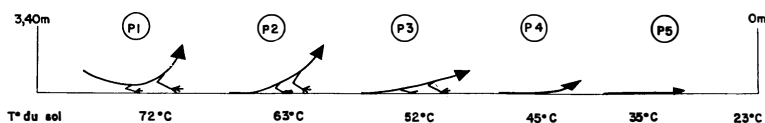


Figure 3 a. — Attitudes successives d'un *Uromastix acanthinurus* actif, en fonction de la température du sol, au cours d'un déplacement dans un gradient thermique (afin de conserver une température cloacale optimale).

P₁ : l'animal est sur l'extrémité de ses pattes et la queue surélevée.

Il ne présente pas de polypnée.

P₂ : il se dresse sur ses pattes antérieures, le train arrière repose alors sur le sol.

P₃ : l'avant du corps s'abaisse.

P₄ : seule la tête est au-dessus du sol.

P₅ : l'animal est totalement à plat sur le sol.

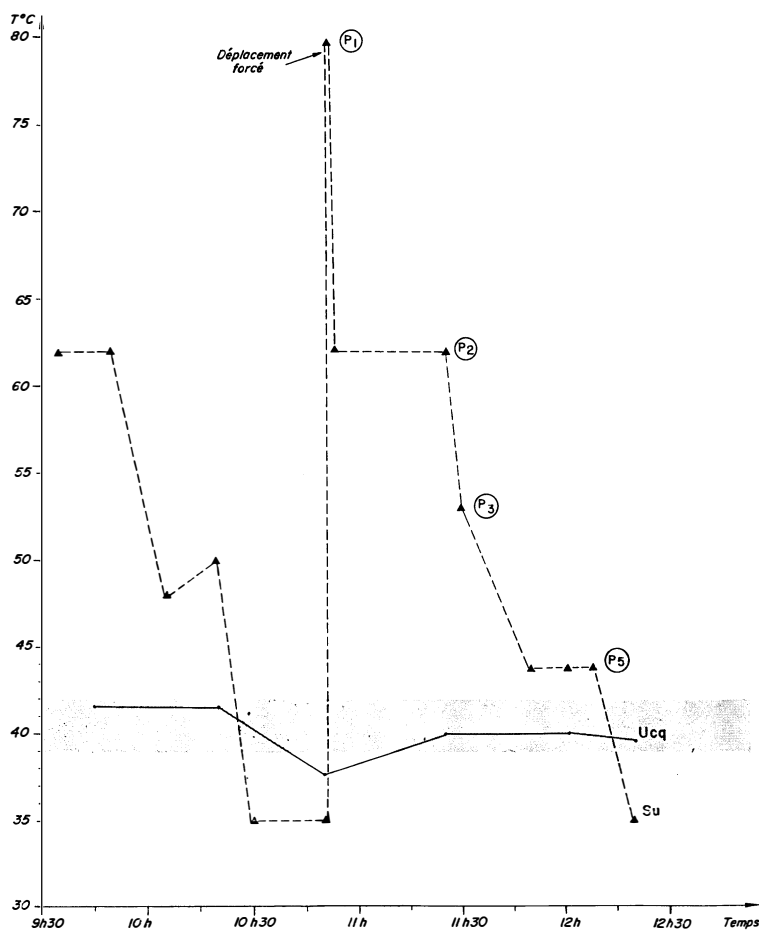


Figure 3 b. — Maintien de la température optimale, d'un *Uromastix acanthinurus* d'Algérie, par son déplacement dans un couloir à gradient thermique (l'animal s'y trouvait depuis 24 h).

Au cours de la matinée, si l'animal possédant une température optimale est placé de force à l'extrémité chaude (température > 75 °C), il revient alors immédiatement dans la zone thermique choisie préalablement (62 °C).

doit moins être une zone d'activité motrice qu'une zone de confort et d'activité physiologique optimale (pour les processus de digestion par exemple). Il peut rester ainsi le corps à plat et immobile pendant longtemps. Chaque fois que l'animal s'éloigne de cette zone (éloignement forcé ou non), il y retourne. En suivant l'évolution de la température cloacale, on constate que l'animal cherche, dans un premier temps, à atteindre le plus rapidement possible son optimum thermique (39 à 42 °C). Dans un deuxième temps, il cherche ensuite à le maintenir, soit en effectuant de légers déplacements vers des plages plus fraîches ou plus chaudes, soit en modifiant sa posture comme l'a décrit Bogert (1949) et comme le montrent les figures 3 a et b. L'animal prend des attitudes caractéristiques, soit pour amener sa température le plus rapidement possible au niveau optimal, soit pour conserver une température interne voisine de 40 °C (fig. 3 a). Pour se chauffer, il s'aplatit sur le substratum chaud ; pour se rafraîchir, il soulève l'avant de son corps sur ses pattes antérieures et présente une polypnée thermique intermittente (fig. 4). Celle-ci permet à l'animal de refroidir plus efficacement et plus rapidement sa tête. Heath (1964, 1966), De Witt (1967 a) et Webb et coll. (1972) ont observé que certains

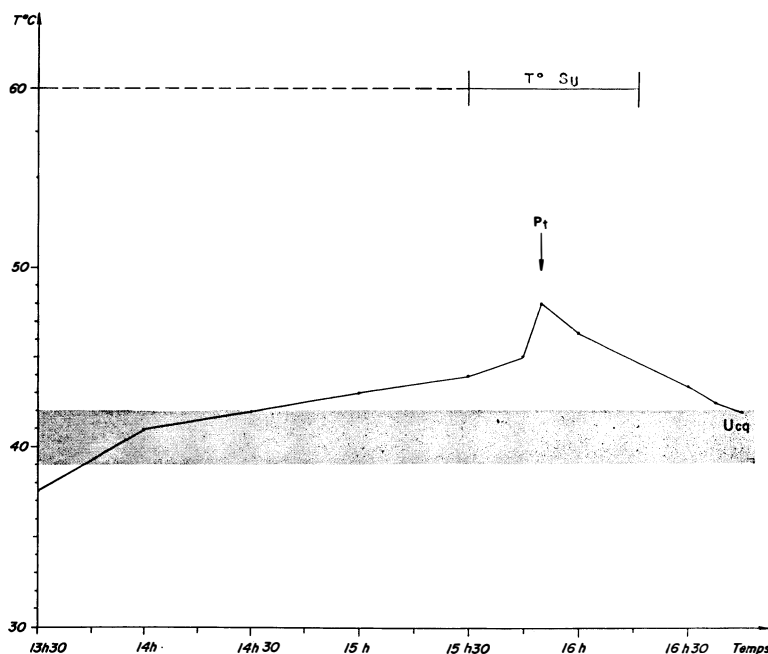


Figure 4. — Un moyen de thermorégulation physiologique chez un *Uromastix acanthinurus* en hyperthermie, la polypnée thermique. La température interne s'abaisse sans déplacement de l'animal. La flèche indique le début de la polypnée thermique (Pt).

Lézards des déserts américains (*Phrynosoma* et *Dipsosaurus*) exposés à une trop grande chaleur avaient la température de la tête inférieure à celle du reste du corps.

Au cours de ces expériences, nous avons observé à plusieurs reprises des *Uromastix acanthinurus* qui, se trouvant dans une zone de température élevée, dressaient tout à coup la tête ; les globes oculaires, soudain animés de mouvements de rotation, deve-

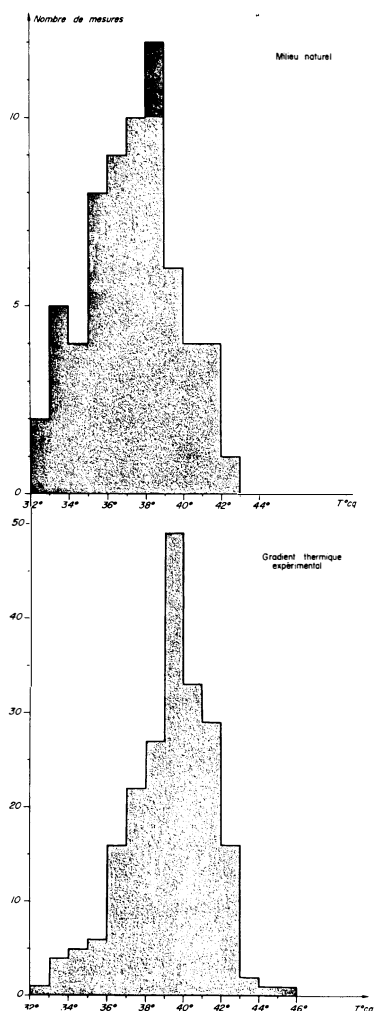


Figure 5. — Distribution des températures cloacales d'une population d'*Uromastix acanthinurus* algériens.

En haut : dans leur milieu naturel, mesures effectuées sur 65 individus actifs.

En bas : dans un couloir à gradient thermique, les 210 mesures ont été relevées sur 10 individus adultes au cours de 30 matinées.

naient très congestionnés. Au cours de la mort hyperthermique d'*Uromastix*, la tête est toujours la dernière partie de l'individu à se paralyser.

Au cours des expériences poursuivies plusieurs jours de suite, les Lézards se déplacent habituellement, en fin de matinée, vers des substrats plus frais (31 à 24 °C) afin d'amener leur température cloacale entre 34 et 27 °C ; ils y restent 1 à 2 h, puis retournent vers une plage thermique plus chaude (45 à 55 °C). Ces allées et venues rappellent un peu la rythmicité de l'activité locomotrice observée dans la nature au cours de la saison chaude.

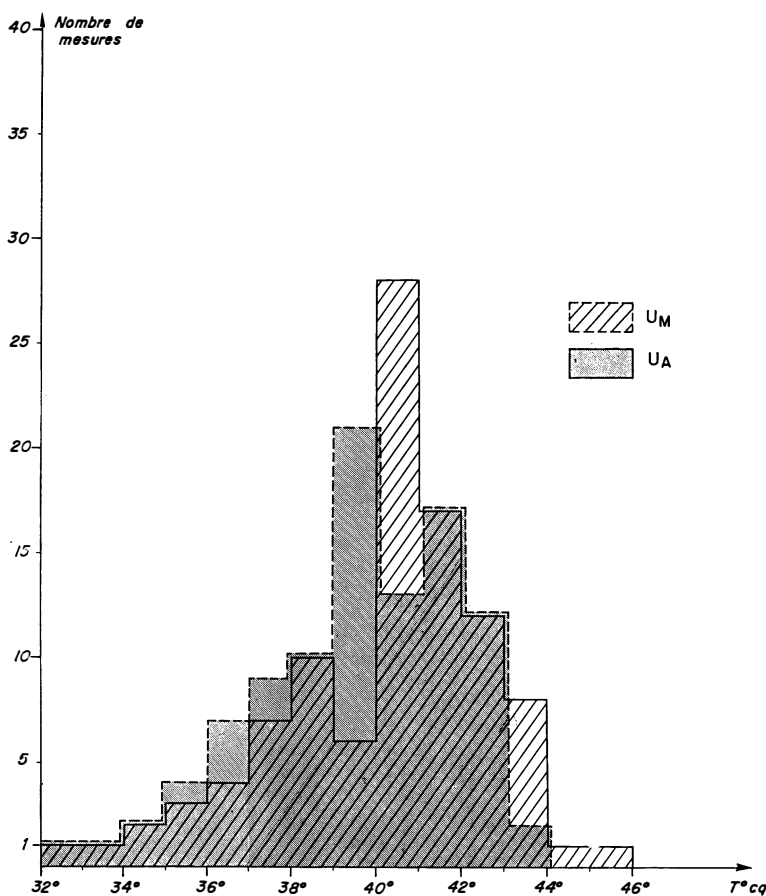


Figure 6. — Distribution des températures cloacales de 2 lots d'*Uromastix acanthinurus*, appartenant à 2 populations différentes, dans un couloir à gradient thermique au cours de la matinée (sur un total de 100 mesures).

U_A : *Uromastix* algériens provenant du sud-oranais.

U_M : *Uromastix* provenant du sud-marocain.

Les deux populations d'*Uromastix* étudiées ont à peu près les mêmes preferendums thermiques dont les limites sont comprises entre 33 et 44 °C. Cependant, la population sud-marocaine semblerait préférer une température moyenne légèrement supérieure (40-41 °C) à celles de la population sud-oranaise (39-40 °C) (fig. 5 et 6). D'après Ruibal (1961), des Lézards taxonomiquement voisins vivant dans des habitats semblables, mêmes très éloignés les uns des autres, montrent généralement un comportement thermorégulateur voisin. La moyenne des températures des animaux actifs capturés dans leur milieu naturel pendant la saison chaude correspond au preferendum thermique des animaux placés dans un gradient thermique expérimental (fig. 6 et Mayhew, 1968). Ces résultats sont voisins de ceux obtenus par Bradshaw et Main (1968) sur des Agamidés australiens du genre *Amphibolorus*, mais diffèrent de ceux de Norris (1953), Mac Ginnis et Dickson (1967) et De Witt (1967 b) sur l'Iguane du désert *Dipsosaurus dorsalis*.

Les essais effectués au cours du mois d'octobre sur des *Uromastix* venant d'être capturés ont donné des résultats quelque peu différents : le preferendum thermique est alors moins élevé. Les températures le plus souvent recherchées sont situées entre 40 et 45 °C et la température cloacale est alors environ de 38 à 39 °C. Ces résultats sont en accord avec la température cloacale relevée sur le terrain à cette époque.

Ceci laisse donc à penser que le preferendum thermique peut varier en fonction de la saison. Le sexe et la taille de l'animal ne semblent pas avoir, par contre, une grande influence sur le comportement thermorégulateur ; cependant, les petits individus atteignent généralement des températures plus élevées ou plus basses que ceux de grandes tailles.

Il existe donc une grande similitude entre les températures internes relevées chez des *Uromastix* placés dans un couloir à gradient thermique et celles des *Uromastix* in natura au cours de la saison chaude, quand les conditions climatiques permettent aux animaux d'atteindre le maximum volontairement toléré.

3. — *Comportement d'Uromastix à différentes intensités lumineuses.*

— En présence de lumière diffuse. La plage de température du sol choisie par les animaux ayant mangé ou à jeun (estomac vide mais cæcum plus ou moins plein) s'étend habituellement de 40 à 55 °C. La température cloacale au cours de la matinée est peu influencée par l'alimentation, mais semble être légèrement supérieure pour les animaux à jeun chez qui elle peut alors atteindre 44 à 45 °C. En fin de matinée, l'animal qui vient de se nourrir s'éloigne d'un sol chauffé à 45-55 °C et se déplace vers une zone moins chaude.

Le jeûne provoque un comportement particulier : l'animal reste dans sa zone de thermopreferendum, inerte et totalement aplati sur le sol ; le plus souvent il paraît sommeiller, mais relève quelquefois légèrement la tête au-dessus du sol.

Les observations suivantes ont été effectuées pendant un mois sur un animal préalablement à jeun depuis plusieurs semaines (Tableau I) :

TABLEAU I

Comportement thermique d'un Uromastix acanthinurus à jeun, suivi au cours d'un mois, dans un couloir à gradient thermique.

Jours	Thermo- preferendum	Température cloacale	Comportement de l'animal
1 ^{er} au 10 ^e	40° à 50 °C	40° à 44 °C	le plus souvent à plat sur le col
11 ^e au 15 ^e	40° à 52 °C	40° à 43 °C	» »
16 ^e au 22 ^e	40° à 52 °C	39° à 40 °C	» »
23 ^e au 30 ^e	48 °C	38° à 40 °C	tête relevée le plus souvent

— L'adjonction d'une source lumineuse mobile (lampe à incandescence de 150 W) dans le gradient ne modifie pas le comportement de l'animal, qui reste au niveau de son preferendum thermique.

— Lorsque la luminosité est faible, le comportement thermorégulateur des *Uromastix* n'est pas modifié.

— Dans une obscurité artificielle complète, les animaux présentent un comportement différent : dès que la lumière est éteinte, les *Uromastix*, qu'ils soient nourris ou non, se placent toujours dans une zone de température basse située entre 31 °C et l'extrémité la plus froide, et leurs déplacements sont alors pratiquement inexistants (fig. 7). S'ils sont placés de force à des températures plus élevées (par exemple 63 °C) ils retournent vers la zone plus fraîche (Regal, 1967). La température cloacale se maintient aux environs de 35 °C. L'animal garde ici un comportement identique à celui qu'il a dans la nature en fin de journée, lorsqu'il rentre dans son terrier. Quand la lumière est allumée à nouveau, les animaux se déplacent immédiatement vers l'extrémité chaude du couloir.

Les réactions aux variations de lumière et de température d'*Uromastix acanthinurus*, Lézard strictement diurne, paraissent donc beaucoup plus simples que celles de *Cerastes cerastes*, Serpent

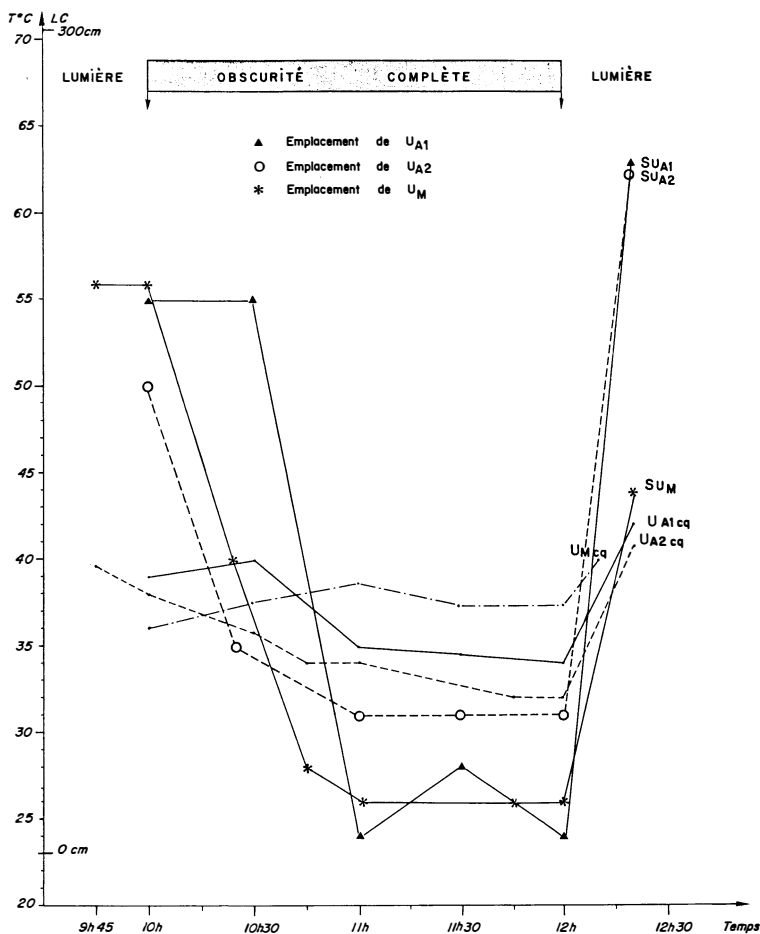


Figure 7. — Influence d'une phase obscure (de 2 h) sur le comportement d'*Uromastix acanthinurus* dans un couloir à gradient thermique. U_A : *Uromastix* sud oranais. U_M : *Uromastix* sud-marocain. (U_{A2} : individu à jeun depuis 15 jours).

essentiellement nocturne vivant dans le même biotope (Saint-Girons, 1971).

Il semble donc que le seuil inférieur d'éclairement permettant un début d'activité d'*Uromastix* dans un couloir à gradient thermique soit bas, du moins lorsque l'animal dispose de températures du sol élevées, ce qui est à rapprocher d'observations faites dans la nature. En effet, à plusieurs reprises au cours des nuits chaudes et très claires (pleine lune), nous avons remarqué qu'*Uromastix* montrait une certaine activité locomotrice au seuil de son terrier. L'intensité lumineuse ne paraît pas être un facteur déterminant

pour l'orientation de l'animal dans un gradient thermique. En revanche, l'obscurité complète et la lumière (même atténuée) sont respectivement des facteurs déterminant son déplacement vers les températures plus basses pour le premier cas et vers les températures plus élevées pour le second. Il faut signaler que les Agamidés australiens du genre *Amphibolorus* (Bradshaw et Main, 1968) ont un comportement nocturne tout à fait différent, opposé à celui d'*Uromastix*.

4. — *Autres réactions comportementales.*

L'émission des fèces par les animaux s'est produite à plusieurs reprises, généralement en fin de matinée vers 11 h - 11 h 30, et lorsque la température de l'animal était voisine de son optimum, mais le plus souvent à une température de 41 °C. Les animaux maintenus à de fortes températures émettent fréquemment un liquide clair par le cloaque. Heath (1965) a observé ce même phénomène sur *Phrynosoma coronatum* et l'interprète comme un mécanisme de refroidissement.

L'absorption d'aliments très hydratés tels que la salade fraîche a été observée chez des animaux ayant une température de 35 à 41 °C, même dans une très forte pénombre. La vitesse de l'absorption de la nourriture est fonction de la température de l'animal.

Citons un cas curieux : un *Uromastix* avec une température cloacale de 26,5 °C seulement, se trouvant dans un couloir non chauffé et en semi-obscurité, nourri la veille, a pourtant mangé les feuilles de salade qui lui étaient présentées.

5. — *Evolution de la température d'Uromastix au cours de plusieurs jours, dans un couloir à gradient thermique fonctionnant en continu (24 h/24 h).*

Un thermocouple fixé à demeure dans le cloaque de l'animal est relié par un cordon à un enregistreur potentiométrique (Grenot, 1968). L'animal peut ainsi contrôler sa température en se déplaçant dans le couloir. On constate dans ces conditions que :

a) A partir de 8 h la température cloacale augmente jusqu'aux environs de midi où elle atteint 40 °C, une diminution passagère de 2 °C pouvant se produire en fin de matinée ou en début d'après-midi.

b) On assiste ensuite généralement à une nouvelle poussée thermique qui atteint ou dépasse même 40 °C. Cette température est maintenue jusqu'à 17 h et même quelquefois plus (19 h).

c) Enfin la température cloacale diminue progressivement jusqu'à un minimum voisin de 22 °C atteint vers 4 h du matin ; cette température correspond à celle du substrat à l'extrémité la plus froide du gradient.

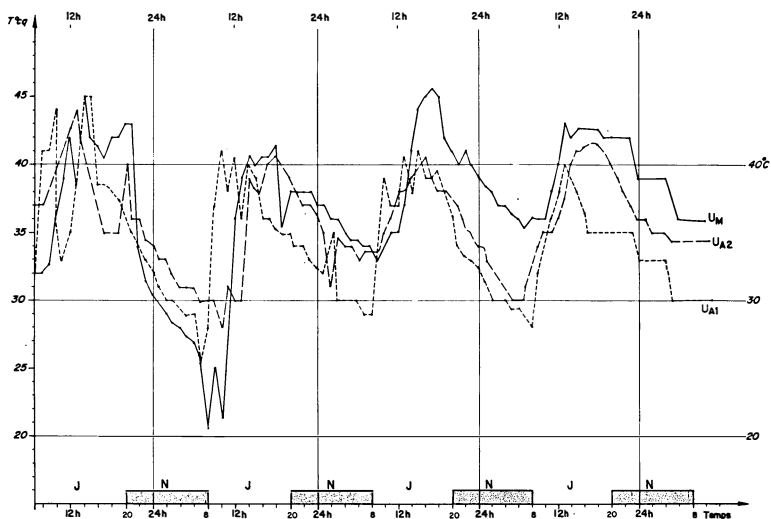


Figure 8. — Evolution du cycle journalier de la température de 3 *Uromastix acanthinurus*, placés dans un couloir à gradient thermique individuel fonctionnant en continu 24 h sur 24.

L'amplitude journalière des températures internes est habituellement supérieure à 10 °C et peut même dépasser 20 °C. Ceci peut s'expliquer par le fait que les températures ambiantes élevées accélèrent probablement, en dehors de l'activité locomotrice, certains processus physiologiques tels que la digestion (Regal, 1966). Celle-ci est quasi permanente chez *Uromastix* ; un animal à jeun depuis un mois, même dans des conditions d'hyperthermie extrême, a toujours son cæcum plus ou moins rempli d'aliments végétaux.

Ce cycle thermique correspond le plus souvent à celui observé dans la nature (fig. 8 et 9).

D'autres comportements ont été observés :

— Certains *Uromastix immobiles* séjournent volontairement à l'extrémité la plus chaude de leur zone de preferendum. Ils conservent ainsi au cours de la journée une température interne élevée qui peut ne pas tomber au-dessous de 37 °C au cours de la nuit (fig. 9).

— A d'autres moments, les *Uromastix* restent inactifs de jour comme de nuit, immobiles dans leur abri pendant plusieurs journées consécutives, comme ils le font dans la nature.

— Par ailleurs, le choix de températures élevées par les *Uromastix* au cours de la journée n'est pas constant.

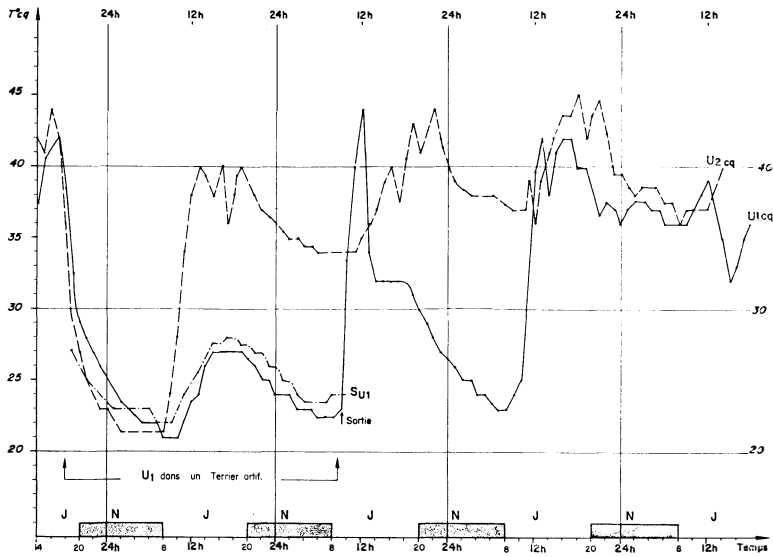


Figure 9. — Comportement thermique différent de 2 *Uromastix acanthinurus* dans un couloir à gradient thermique où les conditions expérimentales sont identiques. Amortissement de l'amplitude thermique journalière : l'animal U_1 reste dans une zone froide dans un terrier artificiel au cours de la première journée ; l'animal U_2 séjourne plusieurs jours dans une zone chaude.

L'activité physique des Lézards paraît, en général, assez indépendante de la température extérieure lorsque celle-ci se trouve comprise dans la zone thermique préférée (Lee et Badham, 1963). L'activité locomotrice peut apparaître à une température très basse (13 °C) et devenir nulle au *preferendum* thermique. Ainsi des *Uromastix* ayant une température élevée de 41 °C resteront à plat sur le substrat, immobiles et les yeux fermés, tandis que d'autres, dont la température interne est voisine de 20 °C, montreront une activité motrice certaine et seront même dans certains cas capables de se nourrir. Certains comportements essentiels tels que la prise de nourriture peuvent s'effectuer à une température bien inférieure au *preferendum* thermique de l'animal. Suivant leur état physiologique, des *Uromastix* ayant une température identique peuvent donc avoir des réactions différentes.

III — CONCLUSION

L'activité et le comportement thermorégulateur du Lézard saharien *Uromastix acanthinurus* dans un appareil à gradient thermique sont assez voisins de ceux observés dans la nature. Les températures internes des animaux actifs capturés dans leur milieu

naturel à la saison chaude correspondent bien au *preferendum* thermique (compris entre 33 et 44 °C) de ceux placés dans un appareil à gradient thermique. En dehors de la saison chaude, en revanche, les températures d'activité peuvent ne pas correspondre au *preferendum* thermique : en hiver, *Uromastix* ne peut pas atteindre la température optimale (maximum volontairement toléré) comme c'est le cas en été.

Selon les conditions d'éclairement (luminosité ou obscurité), *Uromastix* choisit spontanément des zones thermiques différentes :

a) dans un gradient thermique éclairé, l'animal se déplace ou séjourne le plus souvent dans une zone thermique comprise entre 35 et 65 °C afin de conserver une température interne correspondant à son optimum. Dans la nature, il peut ainsi se déplacer sur un sol surchauffé ;

b) la nuit, il recherche les températures basses, inférieures à la zone thermique volontairement tolérée le jour.

Lorsqu'il sort le jour, l'animal maintient une température d'activité s'approchant le plus possible de l'optimum, tandis que la nuit ou dans l'obscurité complète (que ce soit dans la nature ou en captivité), il devient spontanément inactif et recherche une zone plus fraîche.

SUMMARY

Uromastix acanthinurus is an heliothermic lizard living in the Sahara desert. Its activity and its behavioural thermoregulation in a temperature gradient in the laboratory are shown to be similar to those recorded in the field. Its experimental thermal preferences closely correspond with its activity temperatures in its natural environment.

According to external conditions (light or darkness), *Uromastix acanthinurus* may choose a given temperature range within the gradient. At night this lizard is inactive and its body temperature usually falls to that of the environment. *Uromastix acanthinurus* seems to deliberately seek out a cold environment to spend the night, though a warmer area may be available.

BIBLIOGRAPHIE

- BOGERT, C.M. (1949). — Thermoregulation in Reptiles, a Factor in Evolution. *Evolution*, 3 : 195-211.
- BOGERT, C.M. (1959). — How Reptiles regulate their body temperature. *Scient. Amer.*, 200 : 105-120.
- BOSTIC, D.L. (1966). — Thermoregulation and hibernation of the Lizard. *Cnemidophorus hyperythrus beldingi* (Sauria : Teiidae). *Southwest Nat.*, 11 : 275-289.

- BRADSHAW, S.D. and MAIN, A.R. (1968). — Behavioral attitudes and regulation of temperature in *Amphibolorus* Lizards. *J. Zool. Lond.*, 154 : 193-221.
- BRATTSTROM, B.H. (1965). — Body temperature of Reptiles. *Amer. Midl. Nat.*, 73 : 376-422.
- COWLES, R.B. and BOGERT, C.M. (1944). — A preliminary study of the thermal requirements of desert Reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 83 : 261-296.
- CRAWFORD, E.C. (1972). — Brain and body temperatures in a panting Lizard *Science*, 177 : 431-433.
- DE WITT, C.B. (1967 a). — Precision of thermoregulation and its relation to environmental factors in the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Physiol. Zool.*, 40 : 49-66.
- DE WITT, C.B. (1967b). — Behavioral thermoregulation in the Desert Iguana. *Science*, 158 : 809-810.
- DE WITT, C.B. (1971). — Postural mechanisms in the behavioral thermoregulation of a desert Lizard, *Dipsosaurus dorsalis*. *J. Physiol.*, 63 : 242-245.
- DUBUIS, A., FAUREL, L., GRENOT, Cl., VERNET, R. (1971). — Sur le régime alimentaire du Léopard saharien *Uromastix acanthinurus* Bell., *C.R. Acad. Sc. Paris*, 273 : 500-503.
- GRENOT, Cl. (1967). — Observation physio-écologiques sur la régulation thermique chez le Léopard saharien *Uromastix acanthinurus* Bell., *Bull. Soc. Zool. France*, 92 : 51-66.
- GRENOT, Cl. (1968). — Etude comparative de la résistance à la chaleur d'*Uromastix acanthinurus* et de *Varanus griseus*. *Terre et Vie*, 22 : 390-409.
- HAMMEL, H.T., CALDWELL, F.T. and ABRAMS, R.M. (1967). — Regulation of body temperature in the Blue Tongued Lizard. *Science*, 156 : 1260-1262.
- HEATH, J.E. (1964). — Reptilian thermoregulation : evaluation of field studies. *Science*, 146 : 784-785.
- HEATH, J.E. (1965). — Reptilian thermoregulation. *Science*, 148 : 1251.
- HEATH, J.E. (1965). — Temperature regulation and diurnal activity in Horned Lizards. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 64 : 97-136.
- HEATH, J.E. (1966). — Venous shunts in the cephalic sinuses of Horned Lizards. *Physiol. Zool.*, 39 : 30-35.
- HEATH, J.E. (1970). — Behavioral regulation of body temperature in Poikilotherms. *The Physiologist*, U.S.A., 13 : 399-410.
- HEATWOLE, H. (1970). — Thermal ecology of the Desert Dragon *Amphibolorus inermis*. *Ecol. Monogr.*, 40 : 425-457.
- LEE, A.K. and BADHAM, J.A. (1963). — Body temperature, activity and behavior of the Agamid Lizard, *Amphibolorus barbatus*. *Copeia*, 1963 : 387-394.
- LIGHT, P., DAWSON, W.R., SHOEMAKER, V.H. and MAIN, A.R. (1966 a). — Observations on the thermal relations of Western Australian Lizards. *Copeia*, 1966 : 97-110.
- LIGHT, P., DAWSON, W.R. and SHOEMAKER, V.H. (1966 b). — Heat resistance in some Australian Lizards. *Copeia*, 1966 : 162-169.
- MAC GINNIS, S.M. and DICKSON, L.L. (1967). — Thermoregulation in the Desert Iguana *Dipsosaurus dorsalis*. *Science*, 156 : 1757-1759.
- MAYHEW, W. (1968). — Biology of desert Amphibians and Reptiles. In : *Desert Biology* (G.M. BROWN, ed.), vol. I, pp. 185-356. Academic Press, New York and London.
- MYRHE, H. et HAMMEL, H.T. (1969). — Behavioral regulation of internal temperature in the Lizard *Tiliqua scincoides*. *Amer. J. Physiol.*, 217 : 1490-1495.

- MOSAUER, W. (1936). — The reptilian fauna of the sand dune areas of the Vizcaino desert and of Northwestern Lower California. *Occ. Papers Mus. Zool., Univ. Mith.*, 329 : 1-21.
- NORRIS, K.S. (1953). — The ecology of the desert Iguana *Dipsosaurus dorsalis*. *Ecology*, 34 : 265-287.
- REGAL, P.J. (1966). — Thermophilic response following feeding in certain Reptiles. *Copeia*, 1966 : 588-590.
- REGAL, P.J. (1967). — Voluntary hypothermia in Reptiles. *Science*, 155 : 1551-1553.
- RUIBAL, R. (1961). — Thermal relations of five species of tropical Lizards. *Evolution*, 15 : 98-111.
- SAINT GIRONS, H. (1971). — Quelques facteurs du rythme circadien d'activité chez les Lépidosauriens (Reptiles). *Bull. Soc. Zool. France*, 96 : 317-330.
- SAINT GIRONS, H. et SAINT GIRONS, M.C. (1956). — Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles (Lézards et Serpents). *Vie et Milieu*, 7 : 133-226.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. and DAWSON, W.R. (1964). — Terrestrial animals in dry heat : Desert Reptiles. In : *Handbook of Physiology*. Sect. 4 : *Adaptation to the Environment*. D.B. Hill, ed., pp. 467-480. Williams and Wilkins, Baltimore, Maryland.
- SPELLERBERG, I.F. (1960). — Respiration and water loss at the higher temperatures in the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Physiol. Zool.*, 33 : 136-145.
- SPELLERBERG, I.F. (1971). — Temperature tolerances of Southeast Australian Reptiles examined in relation to Reptile thermoregulatory behaviour and distribution. *Oecologia*, 9 : 23-46.
- TEMPLETON, J.R. (1967). — Panting and pulmonary inflation, two mutually exclusive responses in the Chuckwalla, *Sauromalus obesus*. *Copeia*, 1967 : 224-225.
- TEMPLETON, J.R. (1970). — Reptiles. In : *The Comparative Physiology of Thermoregulation*. (G.C. Whittow, ed.), pp. 167-221. Academic press, New York.
- WEBB, G.J.W., JOHNSON, C.R. et FIRTH, B.T. (1972). — Head-body temperature differences in lizards. *Physiol. Zool.*, 45 : 130-142.