

Effets de la température sur la ventilation chez *Lacerta vivipara* (Reptilia, Lacertidae)

par

Yann VOITURON et Claude GRENOT

*Ecole Normale Supérieure, Laboratoire d'Ecologie, U.M.R. 7625,
46 rue d'Ulm, 75230 Paris cédex 05 (France).*

Résumé – *Lacerta vivipara* est un reptile des zones tempérées qui fait face, dans les différents biotopes humides qu'il colonise, à des températures relativement froides tout au long de l'année. Les variations de différents paramètres ventilatoires comme la ventilation pulmonaire (V_E), la fréquence respiratoire (F_R), le volume courant (V_T) et les temps de pause (P) sur une gamme de température allant de 2 à 30°C. F_R et V_E augmentent de façon linéaire avec la température tandis que V_T présente une corrélation linéaire négative avec la température. En dessous de 10°C, un mécanisme ventilatoire très différent apparaît (les pauses ventilatoires augmentent et des phases de polypnées, appelées "bursts", apparaissent). Ce changement radical constitue le reflet d'un seuil physiologique pour *Lacerta vivipara* qu'il est possible de corréler avec l'efficacité du comportement prédateur de cette espèce.

Mots-Clés : Ecophysiologie. Adaptations ventilatoires. Reptile. Température. Mécanisme respiratoire.

Summary – The effects of temperature on the breathing pattern of *Lacerta vivipara* (Reptilia, Lacertidae). *Lacerta vivipara* is a temperate region reptile that must cope with cold temperature throughout the year in the humid biotopes that it inhabits. The variations in various parameters of ventilation such as pulmonary ventilation (V_E), breathing frequency (F_R), tidal volume (V_T) and non ventilatory period (P) over a temperature range of 2-30°C. F_R and V_E show a positive linear correlation with temperature, whilst V_T exhibits a negative linear correlation with temperature. Below 10°C, a new ventilatory pattern appears (characterized by an increase of non ventilatory period and the appearance of ventilatory bursts). This radical change reflects the occurrence of a physiological switch for *Lacerta vivipara*, that may be correlated with the predatory behaviour of this species.

Key-words : Ecophysiologie. Ventilatory adaptations. Reptile. Temperature. Breathing mechanism.

I. INTRODUCTION

Le faible métabolisme des reptiles leur permet d'utiliser peu d'oxygène et évite à ces animaux une respiration continue. De nombreuses études descriptives de l'appareil respiratoire reptilien (Drummond 1946) et de sa mécanique (Boelaert 1941, Serfaty & Peyraud 1960, Jammes & Grimaud 1976) ont été réalisées. Plusieurs paramètres de la ventilation ont été définis : la fréquence respiratoire (F_R), le volume courant (V_T), la ventilation pulmonaire (V_E) défini comme étant la résultante de $F_R \times V_T$ et les pauses respiratoires

(P). Pour chaque température, il existe une combinaison particulière de V_T et F_T permettant un travail mécanique minimum de l'appareil ventilatoire (Milsom 1984) afin de répondre aux besoins métaboliques de l'animal. Deux types de mécanismes respiratoires ont été mis en évidence chez ces animaux (Milsom 1988). Le premier consiste en des respirations régulières et espacées de périodes d'apnée, le second en des inspirations-expirations groupées pour former ce que l'on appelle des "bursts". Si beaucoup de travaux ont tenté de mettre en évidence l'effet de la température sur ces phénomènes de régulation ventilatoires (Nielsen 1961, Jackson 1971, Bennett 1973, Cooper & Veale 1986), la gamme thermique utilisée ne couvrait que les températures d'activité et restait donc restreinte. Seules quelques études ont été effectuées en dessous de 10°C (De Vera Porcelle & Gonzalez 1986). Cependant différentes espèces comme *Lacerta vivipara* survivent dans les régions arctiques et sub-arctiques où ils sont régulièrement confrontés à des basses températures. Le lézard vivipare (*Lacerta vivipara* Jacquin) a développé deux mécanismes de tolérance au froid : la congélation et la surfusion (Grenot & Heulin 1993, Costanzo *et al.* 1995, Grenot *et al.* 1996). Cette capacité unique d'utiliser deux stratégies de tolérance au froid permet d'expliquer en partie sa vaste répartition géographique qui s'étend de l'Ecosse aux îles Sakhaline et du Nord de l'Espagne jusqu'au cercle polaire Arctique.

Il nous a paru intéressant d'étudier la ventilation de cette espèce dans une gamme de températures incluant des températures basses voisines de celles qu'il rencontre fréquemment même pendant les périodes d'activité dans les différents biotopes qu'il colonise.

Par quantification de différents paramètres de la ventilation entre 2°C et 30°C sur des individus non immobilisés - ceci pour éviter un stress qui pourrait affecter le pattern respiratoire (Glass *et al.* 1983) -, nous apportons des éléments pour mieux comprendre comment cette espèce répond aux conditions thermiques si différentes dans son biotope.

II. MATERIELS ET METHODES

Les expériences ont été conduites sur 16 individus (10 mâles et 6 femelles ; masse moyenne $3,9g \pm 0,3$) capturés au mois d'avril dans les tourbières de l'Est de la France (Frasne, Doubs; Latitude : 46°48'7 N ; Longitude : 6°11'1 E ; Altitude: 850 m). Cette région est caractérisée par un climat très rigoureux (Pernot-Visenti 1978) où des températures négatives sont fréquemment relevées au cours des nuits, même pendant l'été (observations personnelles).

Pendant les 4 jours précédant les expérimentations, les lézards étaient maintenus en terrarium avec de l'eau *ad libitum* mais sans nourriture, assurant ainsi un métabolisme équivalent pour chaque individu lors de l'étude.

Nous avons mesuré, par pléthysmographie barométrique différentielle (méthode de Drorbaugh), le volume courant (V_T) et la fréquence respiratoire (F_R) dans une gamme de température allant de 2 à 30°C. Le matériel utilisé

lors de ces expérimentations est celui décrit par Jammes & Grimaud (1976) et Longepierre & Grenot (1998).

Chaque animal est placé dans une cellule où il peut se déplacer. Cette cellule communique par un orifice réduit avec une chambre de référence. Chaque chambre est connectée à un électromanomètre (Schlumberger, précision ± 2 mbar) qui détecte les variations de pression et les convertit en variations de volumes. Les informations sont ensuite envoyées à un enregistreur (Dynograph Beckman). Il est possible d'installer, en série après l'électromanomètre, un système Résistance-Capacitance (RC) qui permet d'éliminer le "bruit de fond" et ainsi d'obtenir un tracé plus net.

Le pléthysmographe est immergé dans un bain thermostaté à la température déterminée pour l'expérience. Pour chaque série de mesures, la calibration de l'appareil est directe et se réalise par injection de 50 μ l d'air grâce à une microseringue Hamilton. Avant tout enregistrement, la température de la chambre est stabilisée et l'animal est laissé 60 minutes au repos afin d'atténuer les perturbations dues à sa manipulation.

L'ensemble des données a été traité avec le logiciel de statistique SAS (SAS 1994). Le test de Kolmogorov-Smirnov permet de vérifier la distribution normale et unimodale pour chaque paramètre étudié. Avant les analyses, les variables sont transformées en logarithme népérien puis traitées par des méthodes de régression linéaire ou courbe de tendance. Les valeurs des facteurs de corrélation, des probabilités, ainsi que les équations sont précisées pour chaque paramètre. Si aucune transformation ne permet l'obtention de la normalité des données, un test non-paramétrique de corrélation (test de Wilcoxon) est alors utilisé.

III. RESULTATS

Les tracés obtenus par la pléthysmographie montrent parfaitement le mouvement triphasique (fig. 1) de la respiration des Sauriens décrit par Nielsen (1961), Jammes & Grimaud (1976) et Cragg (1978): une première phase expiratoire appelée E1 suivie d'une phase inspiratoire appelée I puis d'une seconde phase expiratoire appelé E2.

Les effets de la température sont multiples et affectent les différentes paramètres impliqués dans la ventilation des lézards. Il est important de noter que chaque point présent dans les différentes régressions linéaires correspond à une moyenne sur 5 minutes d'enregistrement par individu.

L'augmentation de la fréquence respiratoire avec celle de la température se corrèle également bien avec une régression linéaire (fig. 2). Les valeurs à 30°C sont plus de 30 fois supérieure de celles à 2°C (respectivement 1.09 ± 0.19 et 34.50 ± 3.22 inspirations.minute⁻¹).

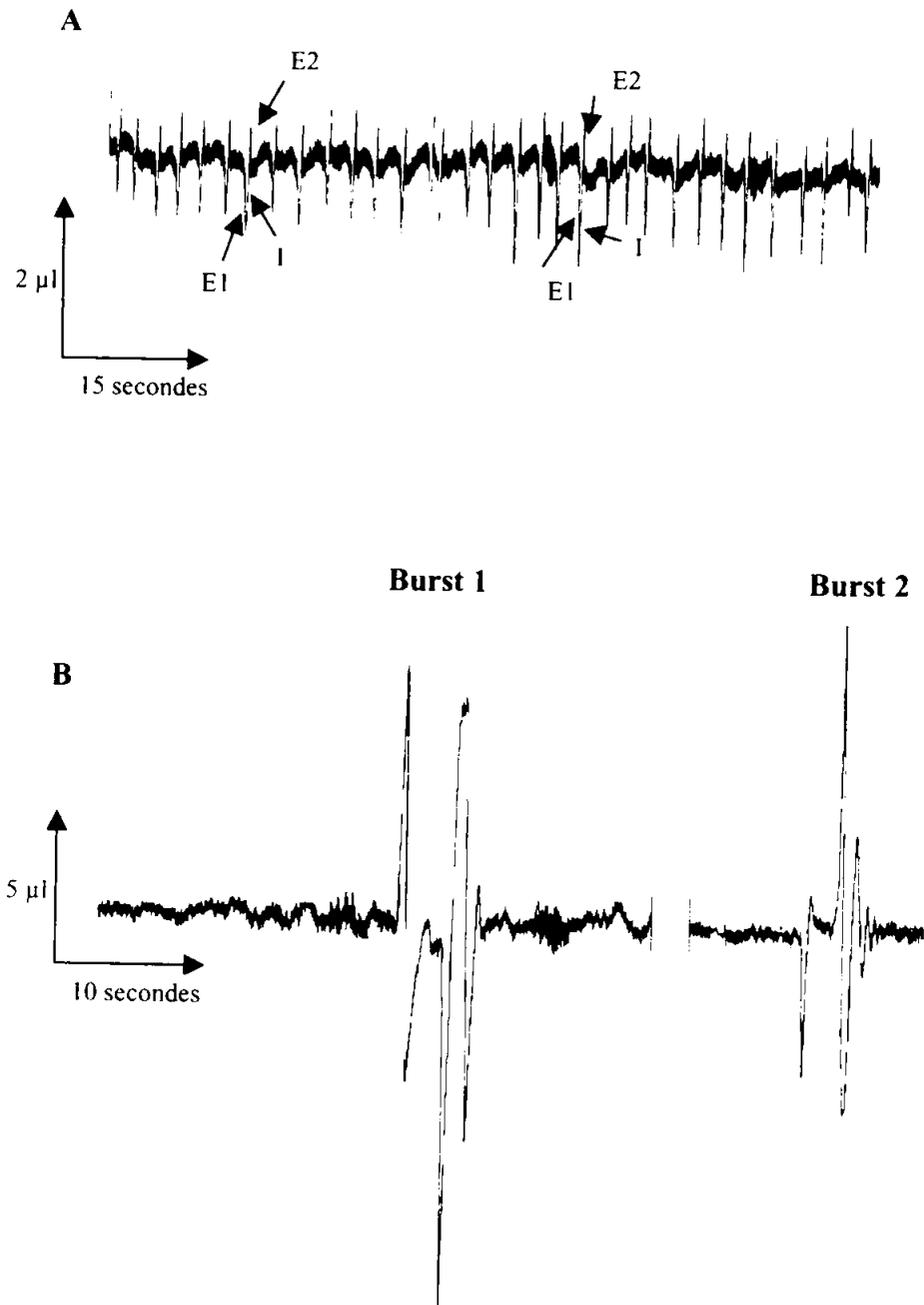


Figure 1 : A : Exemple de réponse ventilatoire d'un lézard vivipare (*Lacerta vivipara*) maintenu à 25°C. E1 = Phase expiratoire, I = Phase inspiratoire, E2 = Phase expiratoire. B: Exemple de réponse ventilatoire d'un lézard vivipare (*Lacerta vivipara*) maintenu à 2°C. Pour des raisons pratiques, l'échelle du temps a été interrompue (l'apnée entre les deux "bursts" respiratoires dure plus d'une minute).

ln (Fréquence respiratoire) en insp.min⁻¹

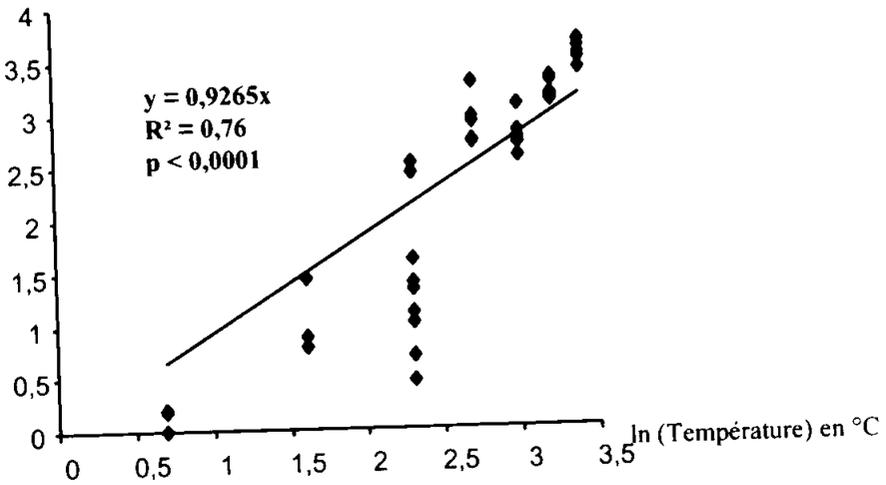


Figure 2 : Evolution de la fréquence respiratoire (exprimé en nombre d'inspirations minute⁻¹) en fonction de la température chez *Lacerta vivipara*.

Le volume courant présente une corrélation linéaire négative avec la température (fig. 3). Les moyennes s'échelonnent entre $1,95 \pm 0,28 \mu\text{l}$ à 30°C et $6,67 \pm 1,52 \mu\text{l}$ à 2°C .

ln (Volume courant) en μl d'air

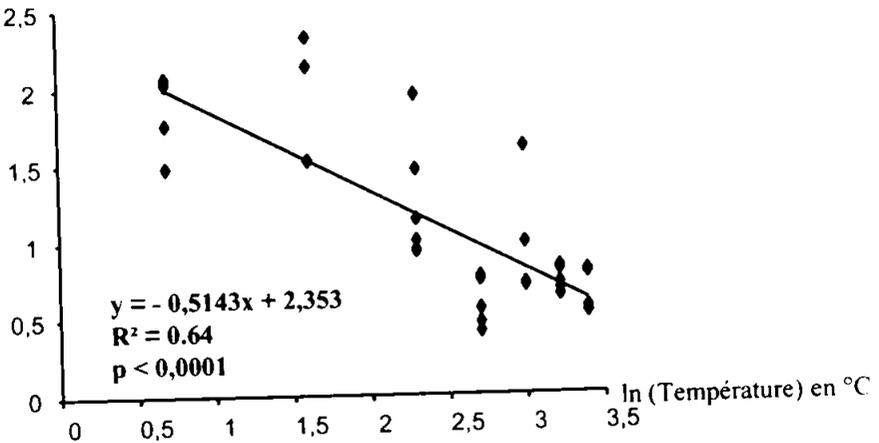


Figure 3 : Variation du volume courant en fonction de la température chez *Lacerta vivipara*.

La gamme de température permet de montrer une augmentation linéaire de V_E en fonction de la température (voir fig. 4). Un facteur 8 existe entre les moyennes à 2°C et à 30°C (respectivement $2,72 \pm 0,17$ et $20,97 \pm 2,93 \mu\text{l}\cdot\text{min}^{-1}$).

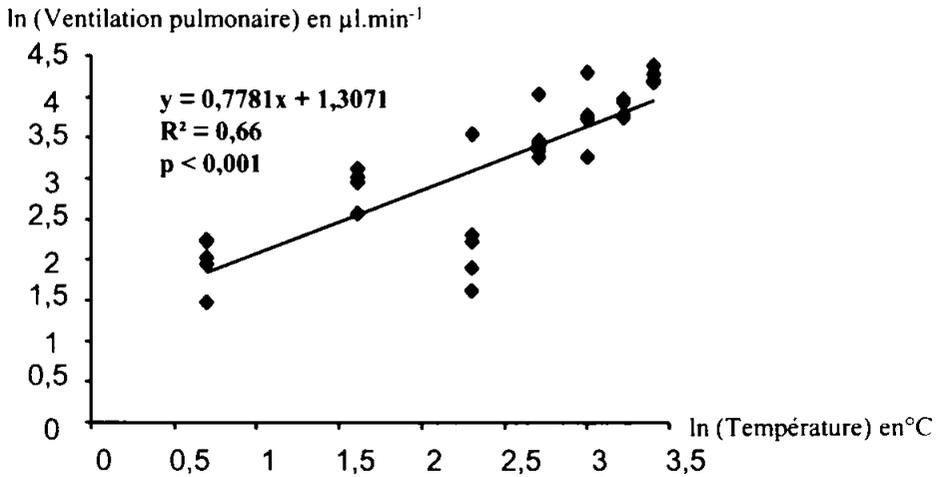


Figure 4 : Evolution de la ventilation pulmonaire (V_E) en fonction de la température chez *Lacerta vivipara*.

L'effet de la température sur les temps d'apnée est très important (valeur minimale à 30°C : 1.2s et valeur maximale à 2°C : 336s). La normalité n'ayant pas été obtenue par les différentes transformations possibles, le graphique présenté sur la figure 5 ne fait que représenter les variations des temps Pauses respiratoires (s)

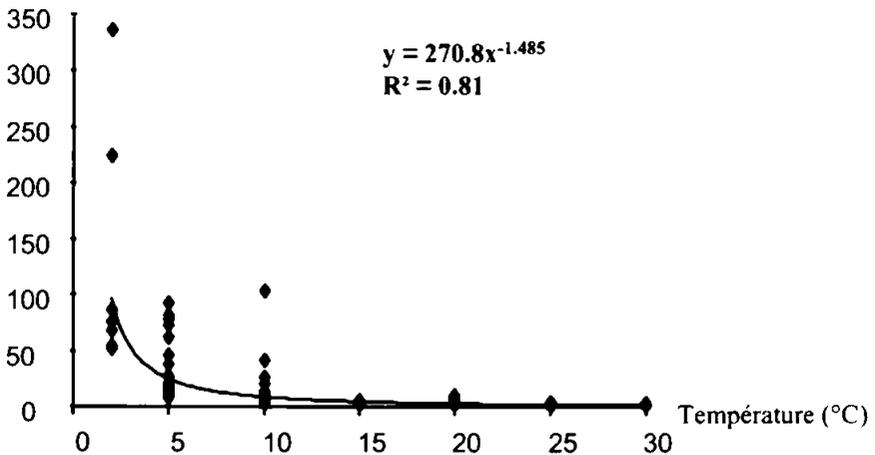


Figure 5 : Evolution de la durée des pauses respiratoires en fonction de la température chez *Lacerta vivipara*.

d'après en fonction de la température mais n'a pas de valeur statistique. Le test de Wilcoxon détecte une différence extrêmement significative (CHISQ = 203,18; DF = 6; $p < 0,0001$).

De façon générale, les valeurs suivent une loi exponentielle avec un décrochement en dessous de 10°C (fig. 5). C'est d'ailleurs à cette même température que le mécanisme ventilatoire se modifie avec l'apparition de "bursts" respiratoire (fig.1). Cette tendance s'accroît lorsque la température diminue.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

L'approche statistique par les courbes de tendance permet de montrer qu'il existe une régulation continue des mécanismes ventilatoires pour chaque température chez le lézard vivipare. Nos résultats confirment une corrélation positive entre la température et la ventilation pulmonaire souvent décrite chez les lézards (Glass & Wood 1983). De plus, le fait que la ventilation pulmonaire suive la même tendance que celle de la fréquence respiratoire (régression linéaire positive) semble indiquer que cette dernière constitue la principale voie de régulation (Nielsen 1961). Les autres mécanismes (régulation du volume courant et des temps de pauses) seraient alors des mécanismes plus fins probablement utiles en cas de faibles températures. Il est tout à fait intéressant de noter que le lézard vivipare peut présenter, en théorie, une valeur nulle en fréquence respiratoire. En effet, pendant les phases de congélation (Costanzo *et al.* 1995) en période hivernale, les poumons sont gelés comme tous les organes à l'exception du cerveau. Le fait que la droite de régression coupe l'axe des abscisses n'est donc pas impossible. En revanche, le choix de la faire passer par le point zéro est tout à fait arbitraire.

L'augmentation significative des pauses respiratoires aux alentours de 10°C s'accompagne de la perte de la régularité des mouvements respiratoires et l'apparition des "bursts". Même le mouvement triphasique caractéristique de la respiration des reptiles est modifiée (fig. 1). Ce changement radical dans le mécanisme ventilatoire à cette température pourrait constituer le reflet d'un seuil physiologique pour le lézard vivipare. Il est d'ailleurs possible de corréler cette température avec un élément écologique qui est l'efficacité du comportement prédateur chez cette espèce. En effet, Avery *et al.* (1982) et Avery & Mynott (1990) montrent, par l'intermédiaire de deux caractéristiques (le "Handling time" et le "Successful feeding"), qu'un lézard vivipare ne se nourrit quasiment plus en dessous de 10°C. On peut donc penser qu'en dessous de cette température, plus aucun gain énergétique n'étant possible (plus de thermorégulation ni de nourrissage possible), le lézard entre dans un état physiologique de torpeur qui se traduit par un changement du mécanisme respiratoire. Malheureusement, le manque de données sur les patterns respiratoires en dessous de 10°C rend les comparaisons difficiles.

Nielsen (1961) ne trouvait aucune différence significative pour les volumes courants entre 10°C et 30°C chez *Lacerta sicula* et *Lacerta viridis* et pensait que la fréquence respiratoire suivait une loi exponentielle. *Lacerta vivipara* répond lui aux variations thermiques via la régulation continue de la fréquence et le volume courant. Cette régulation du volume courant n'a pas été montrée chez d'autres lézards (Crawford & Kampe 1971) et pourrait expliquer en partie pourquoi et comment le lézard vivipare peut survivre au-delà du cercle polaire arctique.

Dans une gamme de températures où l'animal est actif (entre 20°C et 30°C), le volume courant atteint une valeur faible (autour de 0,4 $\mu\text{l.g}^{-1}$). On peut penser qu'il n'augmente pas de façon significative avant le seuil d'halètement ("panting threshold") observé chez beaucoup d'espèces (Chong *et al.* 1973, Crawford & Kampe 1971).

Il est pourtant important de préciser les limites de ces expérimentations. En effet, la régulation des phénomènes respiratoires s'opère sur 4 plans :

- 1) la régulation de la respiration externe et transfert de l'O₂ de l'air au sang.
- 2) régulation des propriétés de transport de l'O₂ par le sang.
- 3) régulation de la circulation sanguine.
- 4) régulation au niveau des tissus et organes.

Or, avec l'appareillage utilisé, on ne détecte que les régulations qualifiées de "rapides" (1 et 3) probablement mises en place lors des nuits de printemps et d'automne où les amplitudes thermiques sont importantes. Les autres régulations, plus lentes à se mettre en place car nécessitant des synthèses biochimiques, n'apparaissent pas dans ces expérimentations mais sont probablement présentes lors de l'hivernage de l'animal.

De plus, des phénomènes plus fins tels que la capacité sanguine en O₂ ou l'extraction de l'O₂ qui varient en fonction de la température (Pough 1980) ne sont pas prises en compte car considérés négligeables.

Il est évident que les mesures de la fréquence respiratoire, du volume courant et de ventilation pulmonaire ne suffisent pas pour une description complète de l'adaptation métabolique du lézard vivipare face à un changement d'environnement thermique. En effet, les reptiles possèdent de grandes capacités vis-à-vis du métabolisme anaérobie et il est parfaitement envisageable que cette autre voie de production d'énergie augmente avec l'abaissement de la température. Les besoins énergétiques moindres ajoutés au métabolisme anaérobie pourraient expliquer l'extraordinaire chute de ventilation pulmonaire observée lors de cette étude.

Il est maintenant nécessaire de pratiquer des expériences similaires sur des espèces sympatriques au lézard vivipare telles que *Vipera berus* ou *Rana temporaria* qui subissent les mêmes conditions climatiques. Ces expériences mettraient probablement en évidence une convergence physiologique entre ces espèces.

Remerciements : Nous tenons à remercier le Pr. Yves Jammes pour nous avoir permis de réaliser les expériences dans son laboratoire de physiopathologie respiratoire à Marseille. Par ailleurs, un grand merci au Dr. B. Heulin pour ses nombreuses informations.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Avery R.A., Bedford J.D. & Newcombe C.P. 1982 - The role of thermoregulation in lizard biology : predatory efficiency in a temperate diurnal basker. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11 : 261-267.
- Avery R.A. & Minott A. 1990 - The effect of temperature on prey handling time in *Lacerta vivipara*. *Amphibia-Reptilia*, 11 : 111-122.
- Bennett A. 1973- Ventilation in two species of lizard during rest and activity. *Comp. Biochem. Physiol.*, 46A : 653-671.
- Boelaert R. 1941 - Sur la physiologie de la respiration de lacertiens. *Archs int. Physiol.*, 51 : 379-436.
- Chong G., Heatwole H. & Firth B. 1973 - Panting thresholds of lizards. Diel variation in the panting threshold of *Amphibolurus muricatus*. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 46(4): 827-829.
- Cooper K.E. & Veale W.L. 1986 - Effect of temperature on breathing. In : The respiratory system. Cherniak N.S. & Widdicombe J.G. (eds). Vol 2. American Physiologist Society, Bethesda, Md. 691 p.
- Costanzo J.P., Grenot C. & Lee R.E. 1995 - Supercooling, ice inoculation and freeze tolerance in the European common lizard, *Lacerta vivipara*. *J. Comp. Physiol. B*, 165 : 238-244.
- Cragg P. 1978 - Ventilatory patterns and variables in rest and activity in the lizard, *Lacerta*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 60A : 399-410.
- Crawford E. & Kampe G. 1971 - Physiological responses of the lizard *Sauromalus obesus* to changes in ambient temperature. *Am. J. Physiol.*, 220 : 1256-1260.
- De Vera Porcell L. & Gonzalez J. 1986 - Effect of body temperature on the ventilatory responses in the lizard *Gallotia galloti*. *Resp. Physiol.*, 65 : 29-37.
- Drummond F. 1946 - Pharyngeo-oesophageal respiration in the lizard *Trachysaurus rugosus*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 116 : 225-228.
- Glass M. & Wood S. 1983 - Gas exchange and control of breathing in reptiles. *Physiol. Rev.*, 63 : 232-260.
- Grenot C. & Heulin B. 1993 - Emploi de radioisotopes pour la localisation de *Lacerta vivipara* et l'étude de son métabolisme au cours de l'hivernage. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 307 (3) : 307-310.
- Grenot C., Garcin L. & Tséré-Pagès H. 1996 - Cold-hardiness and behavior of the European Common Lizard, *Lacerta vivipara*, from French populations during the winter. In : Adaptations to the Cold. Tenth International Hibernation Symposium, Geiser, F., Hulbert, A. J., & Nicol, S. C. (eds). pp. 115-121. Univ. New England Press, Admidale.
- Jackson D. 1971- The effect of temperature on the ventilation in the turtle *Pseudemys scripta elegans*. *Resp. Physiol.*, 12: 131-140.
- Jammes Y. & Grimaud Ch. 1976 - Ventilation, pulmonary and cutaneous gas exchange in the awake lizard *Lacerta viridis*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 55A : 279-285.
- Longepierre S. & Grenot C. 1998 - Etude préliminaire de la réponse ventilatoire à différentes températures de *Testudo hermanni hermanni* (Chéloniens, Testudinidae). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 87-88 : 63-70.

- Nielsen B. 1961- On the regulation of respiration in reptiles. *J. Exp. Biol.*, 39 : 107-117.
- Milsom W. 1984 - The interrelationship between pulmonary mechanics and the spontaneous breathing pattern in the Tokay lizard, *Gekko gecko*. *J. Exp. Biol.*, 133 : 203-214.
- Milsom W. 1988 - Control of arrhythmic breathing in aerial breathers. *Can. J. Zool.*, 66 : 99-108.
- Pernot-Visentin O. 1978 - Climatologie et microclimatologie de quelques biotopes caractéristiques de la région de Bonnevaux-Frasne-Bouverans. *Publ. Du CUER*, n° 2 : 67-107.
- Pough F.H. 1980 - Blood oxygen transport and delivery in reptiles. *Am. Zool.*, 20 : 173-185.
- SAS 1994 - SAS-User's Guide. Vols 1 & 2. Language and procedure. Vols 1 & 2. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Serfaty A. & Peyraud C. 1960 - La mécanique respiratoire chez les reptiles et sa régulation. *Bull. Soc. Nat. Toulouse*, 95 : 145-170.

Manuscrit accepté le 26 octobre 1999