

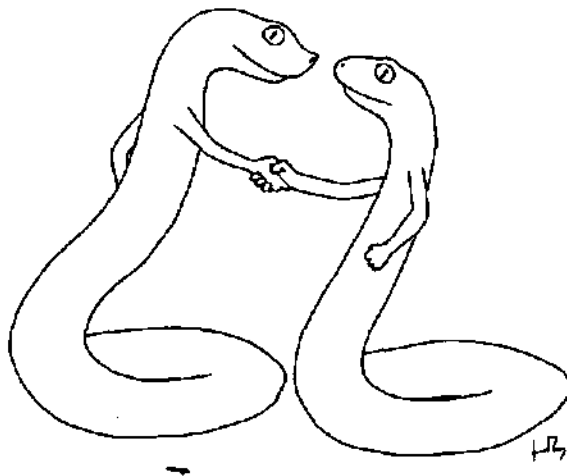
1339 / 1

UNIVERSITE DE NEUCHATEL

INSTITUT DE ZOOLOGIE

**BIOLOGIE COMPAREE DE *VIPERA ASPIS* L. ET DE
VIPERA BERUS L. (REPTILIA, OPHIDIA, VIPERIDAE) DANS
UNE STATION DES PREALPES BERNOISES**

par Jean-Claude Monney
licencié en biologie



THESE DE DOCTORAT
présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel

18 décembre 1996

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Biologie comparée de *Vipera aspis* L. & de
Vipera berus L. (Reptilia, Ophidia, Viperidae)
dans une station des Préalpes bernoises.

de M. Jean-Claude Monney

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
FACULTÉ DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de
Neuchâtel sur le rapport des membres du jury,

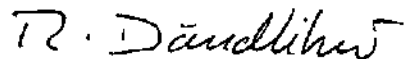
Messieurs C. Mermod (directeur de thèse),
L.-F. Bersier, V. Mahnert (Genève),
G. Naulleau (Chizé, France), H. Saint-Girons (Paris)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 7 janvier 1997

Le doyen:

R. Dändliker



**Je dédie cette publication à Angèle et Ludovic
qui m'ont fidèlement accompagné sur le terrain
tout au long de mes recherches**

Remarques préliminaires

1) Une partie des données exposées dans cette thèse a été publiée dans des revues de sciences naturelles. Les textes concernant ces chapitres ont été repris de ces articles, ce qui explique la redondance de certaines informations.

MONNEY, J.-C., 1994. Comparaison des cycles annuels d'activité de *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans une station de l'Oberland bernois (Ouest de la Suisse). Bull. Soc. Herp. France 71-72: 49-61.

MONNEY, J.-C., 1994a. Note sur la reproduction et la taille des nouveau-nés chez la vipère aspic (*Vipera aspis*) et la vipère péliade (*Vipera berus*) dans l'Oberland bernois. Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 83:61-74.

MONNEY, J.-C., 1995. Comparaison du régime alimentaire de *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans l'Oberland bernois. Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 84:105-141.

MONNEY, J.-C., LUISELLI, L. and CAPULA, M. 1995. Correlates of melanism in a population of adders (*Vipera berus*) from the Swiss Alps and comparisons with other alpine populations. Amphibia-Reptilia 16: 323-330.

MONNEY, J.-C., LUISELLI, L. and CAPULA M., 1996. Taille et mélanisme chez *Vipera aspis* dans les Préalpes suisses et en Italie centrale et comparaison avec différentes populations alpines de *Vipera berus*. Rev. Suisse Zool. 103:81-100.

2) Le mulot alpestre (*Apodemus alpicola* Heinrich 1952) a été reconnu en tant qu'espèce après le début de nos travaux. Sa présence sur notre terrain d'étude n'est pas exclue en raison de sa grande ressemblance morphologique avec *Apodemus flavicollis* et *A. sylvaticus*.

STORCH, G. und LUETT, O., 1989. Artstatus der Alpenwaldmaus, *Apodemus alpicola* Heinrich 1952. Z. Säugetierk. 54:337-346.

TABLE DES MATIERES

I. INTRODUCTION	1
1.1. Présentation des espèces	1
1.2. But du travail et approche envisagée	3
2. AIRE D'ETUDE	3
2.1. Situation générale	3
2.2. Situation locale	8
2.3. Végétation	8
2.4. Faune des vertébrés	11
3. CYCLES ANNUELS D'ACTIVITE	12
3.1. Introduction	12
3.2. Matériel et méthodes	13
3.3. Résultats	13
3.3.1. Période d'activité	13
3.3.2. Mues	15
3.3.2.1. Mâles péliades	15
3.3.2.2. Mâles aspics	15
3.3.2.3. Femelles péliades	16
3.3.2.4. Femelles aspics	16
3.3.3. Reproduction	16
3.3.3.1. Activités sexuelles	16
3.3.3.2. Parturition et gestation	17
3.3.3.3. Cycles de reproduction	17
3.4. Discussion	17
4. REPRODUCTION ET TAILLE DES NOUVEAU-NES	22
4.1. Introduction	22
4.2. Matériel et méthodes	22
4.3. Résultats	23
4.3.1. Nombre, longueur, poids, sex-ratio et écaillage des nouveau-nés	23
4.3.2. Taille des femelles et taille des portées et des nouveau-nés	25
4.4. Discussion	27

5. TAILLE ET MELANISME	31
5.1. Introduction	31
5.2. Matériel et méthodes	32
5.3. Résultats	33
5.3.1. Comparaison interspécifique	33
5.3.2. Comparaison intraspécifique	36
5.3.2.1. <i>Vipera aspis</i>	36
5.3.2.2. <i>Vipera berus</i>	40
5.3.3. Le mélanisme chez les jeunes vipères et chez les adultes	41
5.4. Discussion	42
6. REGIME ALIMENTAIRE	48
6.1. Introduction	48
6.2. Matériel et méthodes	49
6.3. Résultats	52
6.3.1. Variation intraspécifique de régime	53
6.3.2. Variation interspécifique de régime	55
6.3.3. Régime alimentaire et lieu de capture de la vipère	59
6.3.4. Périodes d'alimentation	61
6.3.5. Variations annuelles et saisonnières de régime	61
6.3.6. Piégeages de micromammifères	65
6.3.7. Régime alimentaire et abondance des proies	67
6.3.8. Biomasse ingérée	68
6.3.9. Densité de vipères et pression de prédation	68
6.4. Discussion	70
7. DISTRIBUTION, DEPLACEMENTS ET OCCUPATION DES HABITATS	79
7.1 Introduction	79
7.2. Matériel et méthode	79
7.2.1. Distribution spatiale des deux espèces	79
7.2.2. Distribution spatiale des individus	80
7.2.3. Abondance des proies	80
7.2.4. Durée de l'ensoleillement théorique	80
7.2.5. Déplacements individuels et dimension des espaces vitaux	82
7.2.6. Analyse comparative de l'habitat	83
7.3. Résultats	84
7.3.1. Distribution spatiale des deux espèces	84
7.3.2. Distribution spatiale des individus	89

7.3.3. Abondance des proies	97
7.3.4. Ensoleillement théorique	98
7.3.5. Répartition des deux espèces de vipères et abondance des proies	100
7.3.6. Déplacements individuels et espaces vitaux	101
7.3.6.1. <i>Vipera berus</i> mâles	101
7.3.6.1.1. Secteur A	101
7.3.6.1.2. Secteur B	106
7.3.6.2. <i>Vipera berus</i> femelles	106
7.3.6.2.1. Secteur A	106
7.3.6.2.2. Secteur B	112
7.3.6.3. <i>Vipera aspis</i> mâles	114
7.3.6.3.1. Secteur A	114
7.3.6.3.2. Secteur B	117
7.3.6.4. <i>Vipera aspis</i> femelles	118
7.3.6.4.1. Secteur A	118
7.3.6.4.2. Secteur B	125
7.3.6.5. Comparaison interspécifique	125
7.3.6.6. Déplacement des vipères et abondance des proies	126
7.3.6.7. Dimension des espaces vitaux	126
7.3.6.7.1. Comparaison interspécifique	126
7.3.6.7.2. Comparaison intraspécifique	128
7.3.7. Analyse comparative de l'habitat	129
7.3.7.1. Comparaison en mode univarié	129
7.3.7.2. Comparaison en mode multivariée	134
7.4. Discussion	138
8. DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION	145
9. RESUME - SUMMARY - ZUSAMMENFASSUNG	151
10. REMERCIEMENTS	159
11. BIBLIOGRAPHIE	161
12. ANNEXES	173

Liste des figures et des tableaux

Figure No	Page No	Figure No	Page No	Tableau No	Page No
1	4	32	94	1	20
2	5	33	95	2	24
3	6	34	96	3	24
4	9	35	99	4	29
5	10	36	100	5	34
6	14	37	102	6	38
7	26	38	102	7	47
8	26	39	103	8	54
9	27	40	103	9	55
10	35	41	105	10	58
11	35	42	105	11	60
12	37	43	109	12	60
13	37	44a,b	110	13	63
14	39	44c,d	111	14	63
15	40	45	113	15	67
16	51	46	115	16	69
17	56	47	115	17	82
18	57	48	116	18	85
19	57	49	116	19	89
20	62	50	122	20	90
21	64	51	122	21	90
22	64	52	123	22	97
23	65	53	124	23	98
24	81	54	124	24	100
25	86	55	128	25	106
26	86	56	128	26	107
27	87	57	132-133	27	112
28	87	58	134	28	118
29	88	59	135	29	119
30	92	60	135	30	120
31	93	61	140	31	125
		62	142-143-144	32	127
				33	129
				34	130
				35	136
				36	136
				37	137

1. INTRODUCTION

1.1. Présentation des espèces

La vipère aspic (*Vipera aspis*) et la vipère péliade (*Vipera berus*) sont deux serpents venimeux appartenant à la famille des vipéridés. Ces deux espèces, dont la longueur totale excède rarement 70 ou 80 cm, sont vivipares et se nourrissent surtout de lézards et de petits mammifères (Saint Girons, 1952; Arnold et Burton, 1978). En Suisse, on distingue une seule sous-espèce de vipère péliade (*Vipera berus berus* Linnaeus 1758) et trois sous-espèces de vipères aspics: (*Vipera aspis aspis* Linnaeus 1758, *Vipera aspis atra* Meisner 1820 et *V. aspis francisciredi* Laurenti 1768 (Kramer, 1971; Mertens, 1972).

Assez proches morphologiquement, *V. aspis* se distingue de *V. berus* essentiellement par son nez retroussé et la segmentation plus importante de ses plaques céphaliques (Saint Girons, 1978). Le dimorphisme sexuel est nettement plus marqué chez *V. berus*, les mâles de cette espèce étant plus petits et différemment colorés des femelles. Ces dernières ont un zigzag dorsal brun foncé et une couleur de fond brunâtre, alors que les mâles sont gris avec un zigzag noir. Au printemps, après la mue pré-nuptiale, cette couleur grise est particulièrement vive et contraste fortement avec le dessin dorsal noir. La coloration de *V. aspis* est beaucoup plus variable que celle de *V. berus*.

Sur notre terrain d'étude, la majorité des vipères aspics (*Vipera aspis atra*) ont une couleur de fond grisâtre, parfois légèrement brunâtre, avec un marquage dorsal noir et relativement fin. Seuls quelques individus sont rougeâtres avec de larges dessins dorsaux, coloration fréquemment rencontrés dans les Préalpes fribourgeoises. Le mélanisme est présent chez les deux espèces, mais son taux est plus élevé chez *V. berus*. La maturité sexuelle est tardive. Les femelles des deux espèces se reproduisent pour la première fois à l'âge de 5 ou 6 ans, lorsqu'elles atteignent une longueur totale de 47.9 ± 1.7 cm pour *V. berus* (N = 16) et 50.4 ± 2.2 cm pour *V. aspis* (N = 16). Les mâles manifestent des activités sexuelles à l'âge de 4 ou 5 ans, lorsqu'ils atteignent la longueur de 40 à 45 cm pour *V. berus* et 45 à 50 cm pour *V. aspis*.

V. aspis est une espèce para-méditerranéenne centrale dont l'aire de répartition comprend le nord de l'Espagne, les deux tiers méridionaux de la France, l'Italie jusque en Sicile, l'Ouest et le Sud de la Suisse, ainsi qu'une localité relictuelle au Sud de la Forêt Noire, en Allemagne (Saint Girons, 1989; Klemenz et Lehnert, 1993). L'aire de répartition de *V. berus* est beaucoup plus vaste. C'est une espèce nord-eurasiatique, largement répandue dans la zone des forêts froides et fraîches, de l'Atlantique au Pacifique et des Alpes au Cercle polaire (Saint Girons, 1980). En Suisse, la vipère aspic occupe la partie méridionale du pays (Tessin et Sud des Grisons), le Sud-Ouest du pays (Vallée du Rhône, Bassin lémanique), les régions alpines du centre de la Suisse

(Cantons du Valais, de Vaud, de Fribourg et de Berne), ainsi que la chaîne jurassienne, de Genève à la région de Brugg. La vipère péliade est très rare dans la Chaîne jurassienne et restreinte à sa partie romande, au-dessus de 1000 m d'altitude. Dans les Alpes, elle n'est largement répandue qu'à l'Est du pays, sa répartition à l'Ouest étant morcelée. La limite altitudinale, pour les deux espèces, varie d'une région à l'autre et peut dépasser 2000 mètres dans les Alpes (Kramer et Stemmler, 1986).

V. aspis et *V. berus* ont fait l'objet de nombreuses études systématiques, éco-éthologiques et histophysiologiques, si bien qu'elles font partie des serpents les mieux connus au monde (Saint Girons, 1980).

En France, *V. aspis* a surtout été étudiée en plaine, dans l'Indre (Rollinat, 1934), en Loire-Atlantique (Saint Girons, 1947, 1952, 1957, 1975; Naulleau, 1966, 1969), et en Vendée (Duguy, 1963), mais également en montagne, dans les Pyrénées (Duguy, 1972; Saint Girons, 1972-73). En Italie, c'est également en plaine que l'espèce est la mieux connue (Dolce *et al.*, 1982; Luiselli et Agrimi, 1991), alors qu'en Suisse, elle a été essentiellement étudiée dans le Jura (Moser *et al.*, 1984; Flatt et Dummermuth, 1993; Droz, 1994) et les Préalpes (Naulleau, 1973; Monney, 1990, 1990a, 1992, 1993), et dans une moindre mesure en plaine, dans les cantons de Genève (Berger, 1975) et de Vaud (Perret-Gentil et Estoppey, 1977). Les travaux concernant *V. berus* sont encore plus nombreux. Cette espèce a essentiellement été étudiée en plaine, au Danemark (Volsoe, 1944), en France (Saint Girons, 1952, 1975; Naulleau, 1981), en Finlande (Viitanen, 1967), en Angleterre (Prestit, 1971), en Pologne (Pomianowska-Pilipiuk, 1974), en Suède (e.g. Andren et Nilson, 1981, 1983; Forsman, 1991, 1991a; Forsman et As, 1987; Madsen et Stille, 1988; Madsen et Shine, 1992, 1992a, 1992b, 1993, 1994, 1994a; Madsen *et al.*, 1992, 1993), et en Allemagne (e.g. Schiemenz, 1987; Biella et Völkl, 1987, Biella *et al.*, 1993; Völkl et Biella, 1993), mais également en montagne, en Suisse (Saint Girons et Kramer, 1963; Neumeyer, 1984; Moser, 1988) et en Italie (e.g. Luiselli, 1992, 1993; Luiselli et Anibaldi, 1991; Zuffi, 1992).

Ces nombreux travaux ont mis en évidence des facultés adaptatrices importantes chez ces deux espèces. Suivant le climat de la région, la durée de la période active et le cycle sexuel des femelles présentent des variations très importantes. Il en est de même pour le régime alimentaire des vipères qui varie en fonction des ressources du milieu. Parmi ces travaux, seul Saint Girons (1975) a comparé la biologie des deux espèces en situation de parapatrie générale, voir de syntopie, à la limite Nord-Ouest de l'aire de répartition de *V. aspis*. Une telle situation, peu fréquente en montagne, demeurerait jusqu'ici mal connue, ce qui nous a incité à effectuer ce travail.

1.2. But du travail et approche envisagée

L'aire de répartition générale de *V. aspis* et *V. berus* est parapatrique ou allopatrique. Saint Girons (1975, 1980) explique cette répartition sur la base de l'histoire évolutive de ces espèces et de leur grande similitude écologique. En Loire-Atlantique, à la limite Nord-Ouest de l'aire de répartition de *V. aspis*, ces deux espèces entrent en compétition et s'éliminent mutuellement. Le but de notre recherche est de vérifier si la situation est semblable en montagne et, si tel est le cas, d'évaluer les modalités de cette compétition en comparant qualitativement et quantitativement l'écologie de ces deux serpents.

Ne connaissant pas de zones de contact avant de débiter notre recherche, nous avons parcouru dès 1987 une petite vallée des Préalpes bernoises connue des naturalistes pour abriter les deux espèces de vipères. Nous avons constaté que la zone de chevauchement entre *V. aspis* et *V. berus* était étroite, ce qui nous a permis de délimiter notre terrain d'étude. Dans cette zone de contact, nous avons évalué la similitude des niches écologiques des deux espèces en étudiant comparativement leurs cycles annuels d'activité, les caractéristiques de leur reproduction, la taille des animaux, le phénomène du mélanisme, leur régime alimentaire et finalement leur occupation spatio-temporelle du milieu. Pour évaluer les effets d'une éventuelle compétition interspécifique, nous avons comparé l'habitat des deux espèces en zone de contact, puis en situation allopatrique (Rosenzweig, 1981; Schöner, 1986). Cette approche circonstancielle était la seule que nous puissions envisager étant donné les difficultés de manipuler une population de vipères en montagne pour une approche expérimentale.

2. AIRE D'ÉTUDE

2.1. Situation générale

Le terrain d'étude est situé dans l'Oberland bernois, dans les Préalpes de Suisse occidentale (Coordonnées: 46° 24' 30" de latitude Nord, 7° 13' 30" de longitude Est) (Fig. 1). Il se trouve dans la vallée du Tschärzis où coule un petit affluent de la Sarine, le Tschärzibach. Sur la rive droite de cette vallée reliant le lac d'Arnon (Arnensee) au village de Feutersoey, la pente est relativement douce, complètement boisée et exposée au Nord-Ouest. La rive gauche est plus escarpée, les sommets plus élevés et de nombreux couloirs à avalanches et torrents parsèment son flanc. Ce versant, exposé au Sud-Est, s'élève au-dessus de la limite altitudinale des forêts. Outre les dépôts quaternaires, la roche est constituée de flysch grésocalcaire et grésoschisteux d'âge crétacé, de la nappe de Niesen (Labhart, 1992). L'utilisation du sol par l'homme comprend l'exploitation forestière et l'élevage de bétail, essentiellement les bovidés.

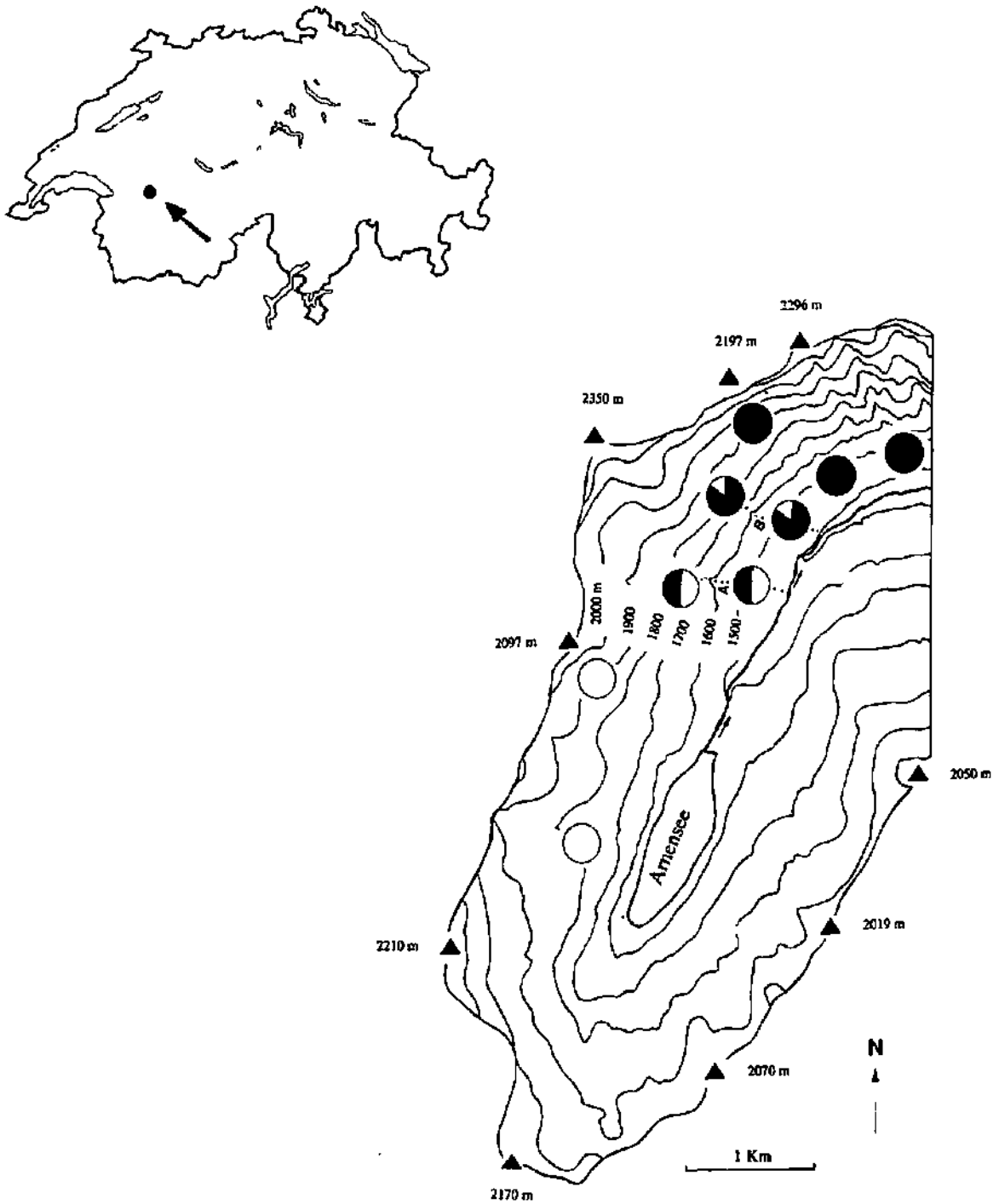


Figure 1: Situation géographique de la vallée du Tschärz. Les cercles indiquent la proportion de *V. aspis* (en noir) et de *V. berus* (en blanc) (N total = 373). A et B situent le torrent du secteur A et le torrent du secteur B du terrain d'étude (voir figures 3, 4 et 5). Les triangles noirs sont les points culminants de la ligne de crête. Noter le changement progressif de l'orientation du versant occupé par les vipères.

La température annuelle moyenne est inférieure à 5°C et la hauteur moyenne des précipitations annuelles est supérieure à 1600 mm (Imhof, 1965; Kirchhofer, 1982, 1984; Kirchhofer et Sevrak, 1992). Le climatogramme pour la région du Tschärzis est présenté sur la figure 2. Il est basé sur les précipitations et les températures mensuelles moyennes calculées sur la période 1931-1970. On constate que les mois de janvier, juin, juillet et août sont les plus humides, les mois de mars, avril, septembre, octobre et novembre étant les plus secs.

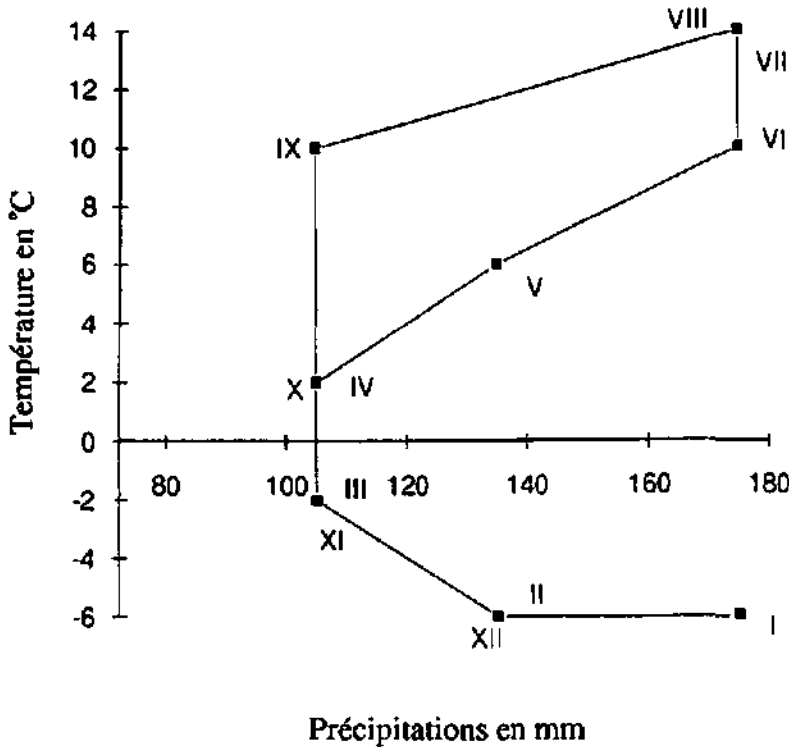


Figure 2: Climatogramme pour la région du Tschärzis. Données de la station météorologique de Gstaad (1085 m d'altitude), de 1931 à 1970. Gstaad est situé à 7 Km à vol d'oiseau du terrain d'étude. Les mois sont représentés en chiffres romains (D'après Cavin, 1992).

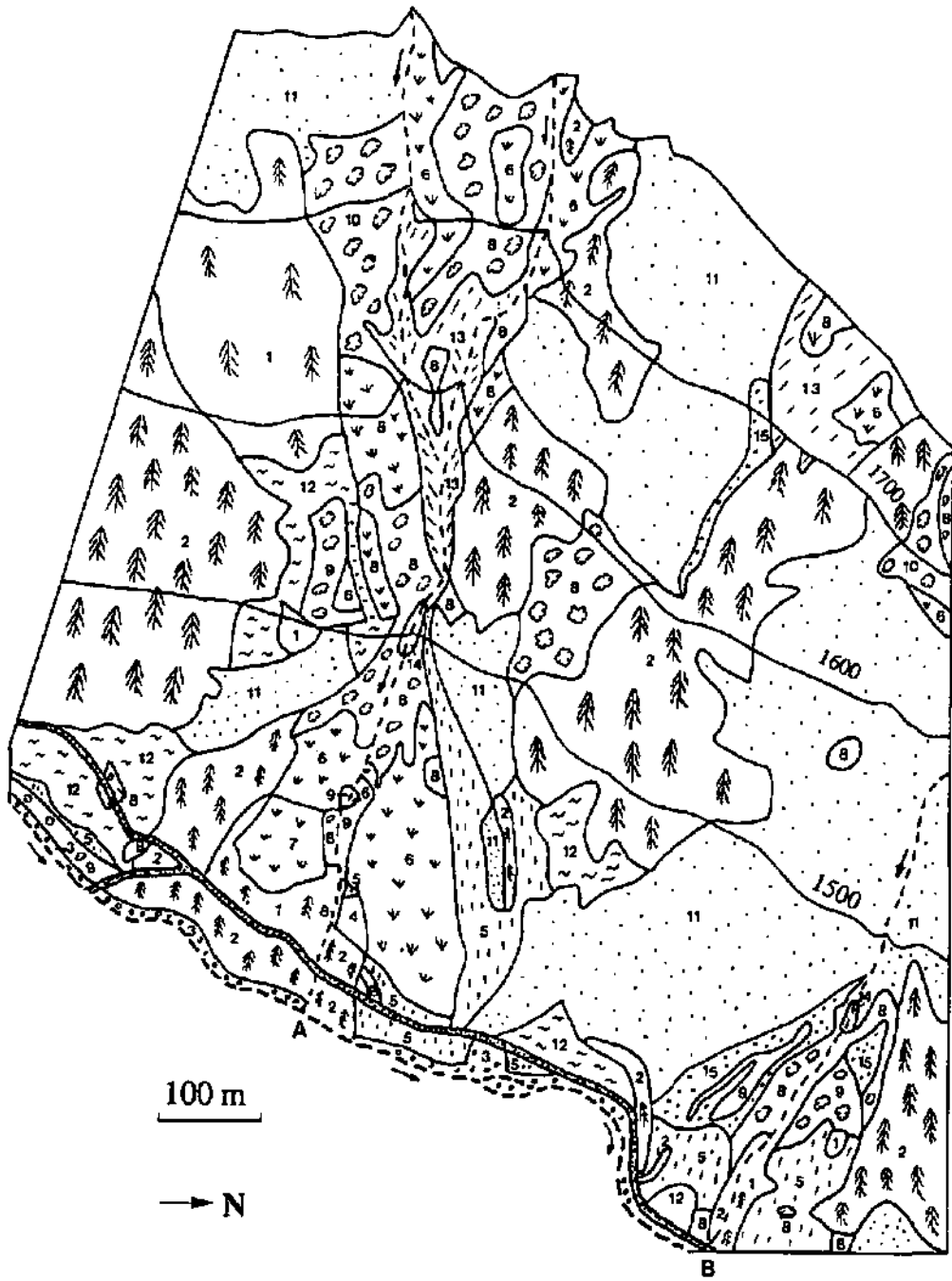


Figure 3. Carte de la végétation du terrain d'étude. Etat en 1990. Relevée par J.-P. Theurillat, J.-C. Monney et L. Cavin. Établie sur la base de la carte topographique 1:5000 et d'une photographie aérienne. A et B situent les embouchures du torrent du secteur A et du torrent du secteur B dans la rivière (voir figure 4 et 5).

Légende de la carte de végétation

- ▲ 1. Forêt claire d'épicéas avec *Picea abies*, *Acer pseudoplatanus*, *Alnus incana*, *Sorbus aucuparia*, *Carex ferruginea*, *C. sempervirens*, *C. flacca*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis varia*, *Melica nutans*
- ▲ 2. Forêt dense d'épicéas
- ⋮ 3. Forêt riveraine avec *Alnus incana*, *Salix appendiculata*, *S. nigricans*, *S. eleagnos*
- ||| 4. Zone à *Epilobium angustifolium*
- ||| 5. Zone à *Petasites hybridus*, avec *Cirsium oleraceum*, *Carex flacca*
- ∨ ∨ 6. Zone à *Calamagrostis varia*, avec *Picea abies*, *Tussilago farfara*, *Trifolium medium*, *Vicia cracca*, *Lotus corniculatus*, *Epipactis helleborine*, *Gymnadenia conopsea*, *Traunsteinera globosa*, *Solidago virgaurea*, *Knautia dipsacifolia*, *Laserpitium latifolium*, *Potentilla erecta*, *Astrantia major*, *Heracleum sphondylium*, *Thesium pyrenaicum*, *Angelica sylvestris*, *Lathyrus pratensis*, *Crepis pyrenaica*, *Silene vulgaris*, *Petasites hybridus*, *C. flacca*, *Polystichum lonchitis*
- ∨ ∨ 7. Zone à *Calamagrostis varia* et *Vaccinium myrtillus*
- ⊙ ⊙ 8. Aulnaie, saulaie et érable dense, avec *Alnus incana*, *Salix appendiculata*, *S. nigricans*, *S. eleagnos*, *S. purpurea*
- ⊙ 9. Aulnaie, saulaie et érable claires
- ⊙ ⊙ 10. Aulnaie à *Alnus viridis*, avec *Acer pseudoplatanus* et *Salix sp.*
- ∴ ∴ 11. Cynosurion, avec *Cynosurus cristatus*, *Dactylis glomerata*, *Gentiana lutea*, *Trallius europaeus*, *Thymus serpyllum*, *Origanum vulgare*, *Aconitum napellus*, *Hippocrepis comosa*, *Phyteuma orbiculare*, *Centaurea montana*, *Rhinanthus alectorolophus*, *Geranium pratense*
- ~ ~ 12. Molinion, avec *Malinia caerulea*, *Epipactis palustris*, *Dactylorhiza majalis*, *Equisetum palustre*, *Eriophorum sp.*, *Pinguicula vulgaris*, *Bartsia alpina*
- /// 13. Affleurement rocheux et éboulis
14. Blocs alluvionnaires et végétation pionnière, avec *Salix sp.*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*, *Epipactis atrorubens*, *Linaria alpina*, *Tussilago farfara*, *Epilobium angustifolium*
- ∴ ∴ 15. Pâturage (Cynosurion) riches en murgiers et bosquets buissonnants et arbustifs, avec *Cynosurus cristatus*, *Salix sp.*, *Alnus incana*, *Acer pseudoplatanus*, *Prunus padus*, *Lonicera alpigena*, *L. xylosteum*, *Sambucus racemosa*, *Sorbus aucuparia*, *Thymus serpyllum*, *Origanum vulgare*, *Euphorbia cyparissias*, *Cerintho glabra*, *Alchemilla conjuncta*, *Ajuga reptans*, *Geranium robertianum*, *Asplenium viride*.
- - - - Rivière (Tschärzibach)
- - - - Torrent
- Route

2.2. Situation locale

La zone de contact entre les deux espèces de vipères est située sur la rive gauche du Tschärzisbach (Fig. 1 et 3). Elle est large d'environ 900 mètres et couvre une surface totale d'environ 70 hectares, dans l'étage subalpin, à une altitude s'échelonnant de 1400 à 1780 mètres. En amont de cette zone, seule *V. berus* est présente, alors qu'en aval, c'est *V. aspis* qui prédomine largement. Cette ligne de démarcation ne correspond pas à un gradient altitudinal, mais bien plutôt à un changement progressif de l'exposition du milieu, qui de Sud au bas de la vallée, devient Est dans sa partie supérieure, avec tous les changements climatiques et floristiques que cela implique. *V. aspis* est présente et se reproduit à plus de 1900 mètres d'altitude sur le versant exposé plein Sud, altitude bien supérieure à celle de la zone de contact (Monney, 1991).

Nous avons divisé notre terrain en deux secteurs principaux, A et B, chacun étant traversé par un torrent temporaire qui a formé, au cours des années, un cône de déjection torrentiel stable et envahi par la végétation (Fig. 4). Le cône du secteur A, situé plus en amont, est exposé plus à l'Est que le cône du secteur B, exposé lui plus au Sud. Ces deux cônes, distants d'environ 300 mètres, constituent l'habitat central de deux colonies "mixtes" de vipères aspics et de vipères péliades. Nous avons subdivisé le secteur A en 6 sous-secteurs (1 à 6), 3 de part et d'autre du torrent, et le secteur B en 2 sous-secteurs (7 et 8). L'essentiel de nos observations de vipères a été réalisé dans la partie basse de notre terrain d'étude qui comprend les deux cônes. Il s'agit des sous-secteurs 1, 2, 4, 5 et 7, soit une surface d'environ 40 ha.

2.3. Végétation

Indépendamment de ce découpage géographique, nous avons distingué 15 types d'habitats différents sur la base de critères botaniques et structuraux (Fig. 3). Pour certaines analyses statistiques, nous avons regroupé ces 15 habitats en 6 milieux principaux: Alluvions (No 3, 13 et 14 sur la figure 3), Aulnaie ((No 8, 9 et 10), Calamagrostis (No 4, 6 et 7), Cynosurion (No5, 11 et 15), Pessière (No1 et 2) et Molinion (No12).

Le cône de déjection torrentiel du secteur A n'est pas pâturé par les vaches. Il est recouvert pour une bonne part de hautes herbes dominées par la graminée *Calamagrostis varia.*, d'une forêt claire et d'une forêt dense d'épicéas, ainsi que d'une jeune plantation d'épicéas. Ces plantations ont été effectuées suite à une grosse avalanche de neige en janvier 1968 qui abattit de nombreux arbres dont les souches parsèment encore le sol (Fig. 5). Le long du torrent se trouvent de nombreux bosquets d'aulnes (*Alnus incana*), de saules (*Salix appendiculata*, *S. nigricans*, *S. eleagnos*) et d'érables (*Acer pseudoplatanus*). Ces essences se retrouvent plus dispersées sur

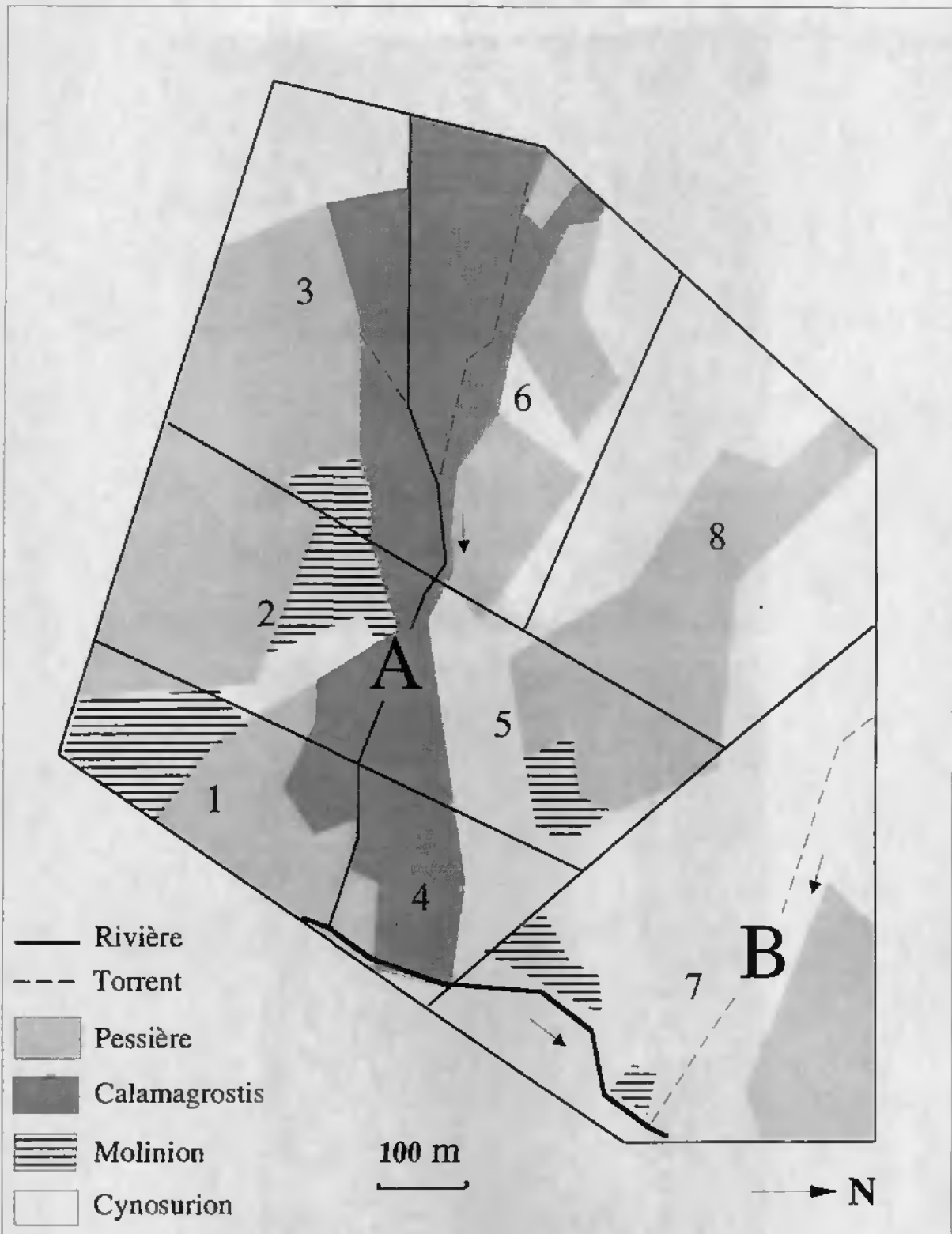
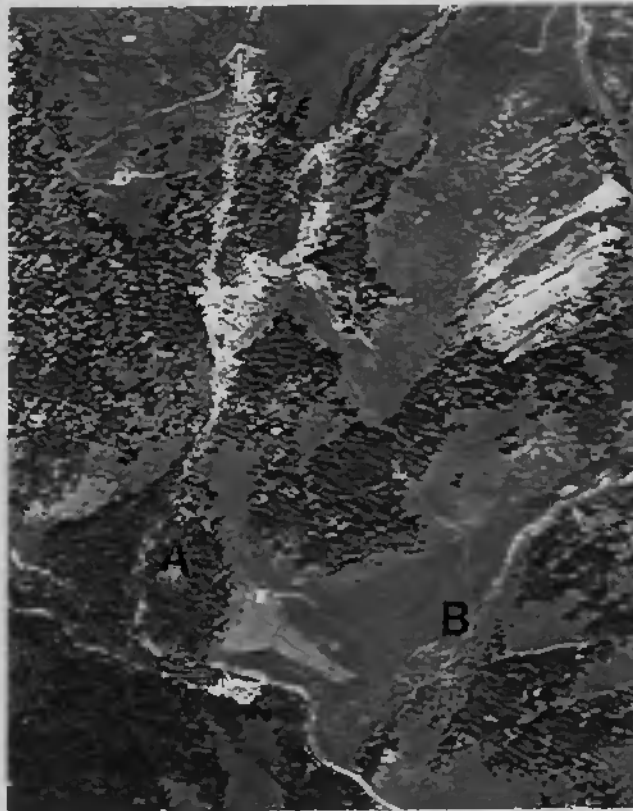
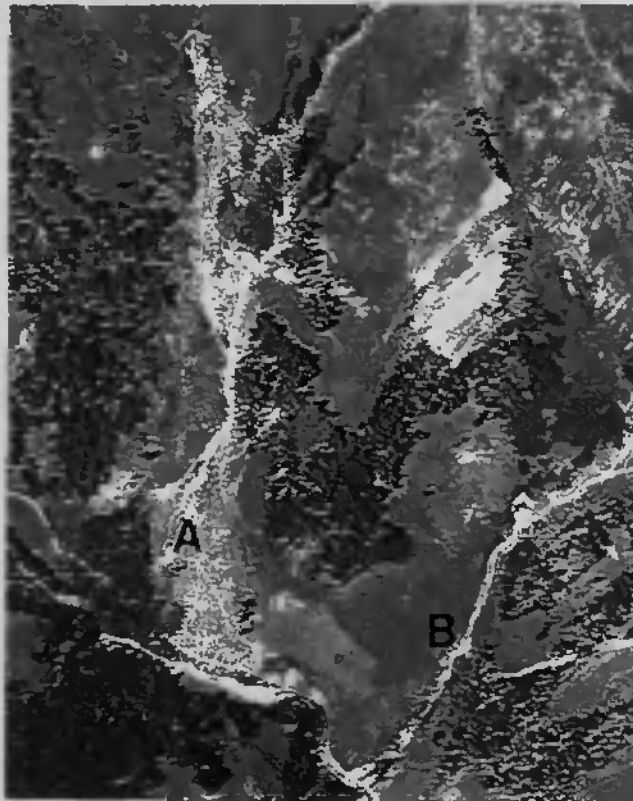


Figure 4: Partage sectoriel du terrain d'étude. Le secteur A comprend les sous-secteurs 1, 2 et 3, situés sur la rive droite du torrent, et les sous-secteurs 4, 5 et 6, situés sur la rive gauche du torrent. La "partie basse du secteur A" comprend les sous-secteurs 1, 2, 4 et 5. Le secteur B correspond au sous-secteur 7. Le sous-secteur 8, moins bien connu, est traité à part. Sur ce schéma, "Pessière" englobe les forêts dominées par l'épicéa, "Calamagrostis" englobe les surfaces non pâturées dominées par *Calamagrostis varia*, y compris les aulnaies, "Cynosurion" englobe les zones pâturées, et "Molinion" englobe les zones humides.

18 août 1955



20 août 1969

100 m
┌───┐

→ N

Figure 5: Photographies aériennes du terrain d'étude, avec la localisation des secteurs A et B. Au mois de janvier 1968, une avalanche de neige arracha plusieurs hectares de forêt qui recouvraient la partie supérieure et le cône de déjection torrentiel du secteur A. Ces surfaces furent colonisées par la graminée *Calamagrostis varia* (voir fig. 4) (Photographies de l'Office fédéral de topographie, autorisation de reproduction No3-2037).

l'ensemble du cône. On y trouve également *Prunus padus*, *Lonicera alpigena*, *Sambucus racemosus*, *Sorbus aria*. De nombreux pierriers alluvionnaires et des petits ravins donnent un aspect très hétérogène à ce cône, avec de petites surfaces libres de toute végétation. Les *Calamagrostis varia* forment des touffes dont l'aspect est très changeant: au printemps, lorsque la neige vient de se retirer, les feuilles sèches forment un tapis dense et serré. La croissance est rapide et durant les mois de septembre et octobre, ces graminées s'élèvent à plus de 1 mètre de haut. En bordure des surfaces où cette graminée domine, on trouve par endroit des surfaces envahies par *Petasites hybridus* ou *Epilobium angustifolium*. Sur la rive droite du torrent, *Calamagrostis varia* est souvent accompagnée de *Vaccinium myrtillus* sur un sol plus tourmenté que sur la rive gauche du torrent. De part et d'autre de ce cône se trouvent des pâturages gras (Cynosurion) parsemés de murgiers anthropogènes et des prairies humides, fauchées une fois par année, de type Molinion. En-dessus de ce cône, outre des affleurements rocheux et de petits éboulis, nous trouvons une forêt claire et fraîche d'épicéas et d'érables sycomores, ainsi que des groupements denses à aulnes verts (*Alnus viridis*), toujours accompagnés de nombreuses parcelles herbeuses à *Calamagrostis*.

La structure du secteur B est très différente. Le cône de déjection est recouvert en bonne partie de pâturages gras dont l'herbe rase contraste avec les hautes herbes du cône A. On y trouve de nombreux bosquets buissonnants ou arbustifs constitués des mêmes essences que dans le secteur A, ainsi qu'une forêt dense d'épicéas. En l'absence de *Calamagrostis*, les nombreux pierriers alluvionnaires ou anthropogènes sont bien visibles et les surfaces dépourvues de végétation sont plus nombreuses que dans le secteur A. La dynamique du cône B est très différente et les vieilles souches d'arbres sont rares. Comme dans le secteur A, les pâturages qui bordent ce cône sont parsemés de nombreux murgiers et l'on trouve localement de petites prairies humides qui, dans ce secteur, sont pâturées, drainées et fumées.

2.4. Faune des vertébrés

La liste des principaux vertébrés observés ou capturés sur le terrain d'étude est présentée dans l'annexe I. Cinq espèces de reptiles et 3 espèces d'amphibiens habitent ce milieu. Il s'agit de *Vipera aspis*, *Vipera berus*, *Coronella austriaca*, *Lacerta vivipara*, *Anguis fragilis*, *Salamandra atra*, *Rana temporaria* et *Bufo bufo*. Les 3 espèces de serpents ne sont présentes que sur la rive gauche du Tschärzibach. La densité de coronelles lisses dans la zone de contact (0.5 adulte/hectare) est plus faible que celle de *V. aspis* ou de *V. berus* et les observations de ce serpent sont peu nombreuses. Sa biologie est décrite dans un autre travail (Monney *et al.*, 1995). L'orvet, observé sur l'ensemble de notre terrain, n'est pas abondant. Il en est tout autrement du lézard vivipare, dont la densité dépasse localement les 400 individus à l'hectare (Cavin, 1992, 1993). Le taux de mélanisme chez cette espèce est inférieur à 1% (Cavin, 1993a), alors qu'il dépasse les

30% chez les deux espèces de vipères et qu'il est nul chez l'orvet et la coronelle. Le crapaud commun et la grenouille rousse sont régulièrement observés sur le terrain d'étude, mais ils ne s'y reproduisent pas et les jeunes animaux sont rares. Quant à la salamandre noire, elle n'est pas très abondante dans la zone de contact étudiée.

Parmi les grands ongulés, le bouquetin et le charnois sont surtout présents dans la partie haute de notre terrain, voire en-dessus de sa limite supérieure, ce qui n'est pas le cas du chevreuil. Parmi les carnivores, nous avons souvent observé le renard, le blaireau, la martre, la fouine et l'hermine, et nous avons pris au piège la belette à deux reprises. Le lynx est signalé dans la vallée (Breitenmoser, comm. pers.) et nous en avons observé les traces. Le lièvre variable et le lièvre brun sont tout deux présents, ainsi que l'écureuil, le lérot, le muscardin, la taupe, 3 espèces de musaraignes, 6 espèces de campagnols, le mulot sylvatique et le mulot à collier, ainsi que la souris grise. Il est probable que la musaraigne aquatique (*Neomys fodiens*) est présente, mais nous ne l'avons jamais observée. La marmotte (*Marmota marmota*) est présente à la limite supérieure de notre terrain.

Parmi les oiseaux régulièrement observés sur notre terrain et connus pour consommer occasionnellement des reptiles (Physalix, 1940; Saint Girons, 1952; Jacquat et Monney, 1993, Desmet *et al.*, 1994, Saint Girons M.-C., 1994), on peut citer l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*), la buse variable (*Buteo buteo*), le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), le grand corbeau (*Corvus corax*), la corneille noire (*Corvus corone*), la pie bavarde (*Pica pica*), le geai des chênes (*Garrulus glandarius*) et la grive draine (*Turdus viscivorus*). Selon Saint Girons (comm. pers.), la buse et la pie sont les prédateurs les plus dangereux pour les vipères.

3. CYCLES ANNUELS D'ACTIVITÉ

3.1. Introduction

Des nombreux travaux consacrés à l'écologie de *V. aspis* et *V. berus*, il ressort que ces deux espèces montrent des facultés adaptatives prononcées qui leur permettent de vivre dans des régions climatiquement très différentes. La durée de la période active, la périodicité de la reproduction chez les femelles et les dates des parturitions varient grandement en fonction du climat. En montagne, l'altitude, l'exposition, l'enneigement printanier et la structure du milieu sont autant de facteurs contribuant à limiter l'expansion d'espèces thermophiles telles que les vipères. L'aire de répartition septentrionale de *V. berus* suggère que cette espèce est mieux adaptée à des climats rigoureux que *V. aspis* (Saint Girons, 1975a, 1978a; Naulleau, 1983, 1983a, 1986). L'étude comparée des cycles annuels d'activité de ces deux espèces dans une zone de contact permet de mettre en évidence les principales différences physiologiques entre ces deux serpents. En effet, on peut admettre que dans de telles zones, les deux espèces

sont soumises ensemble à des pressions sélectives identiques ou tout au moins très proches, ce qui permet la comparaison. Jusqu'ici, seul Saint Girons (1975) a comparé la phénologie et les cycles sexuels des deux espèces dans une zone de contact de plaine, à la limite Nord-Ouest de l'aire de répartition de *V. aspis*.

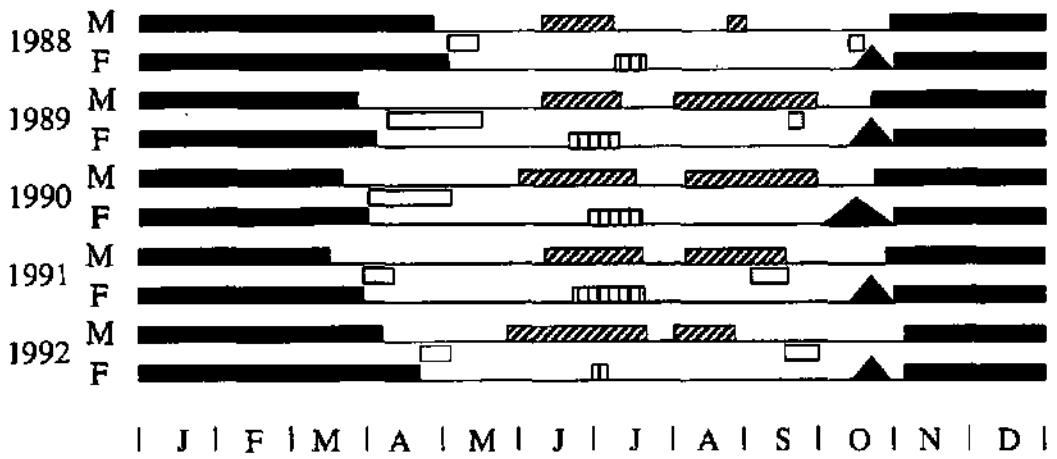
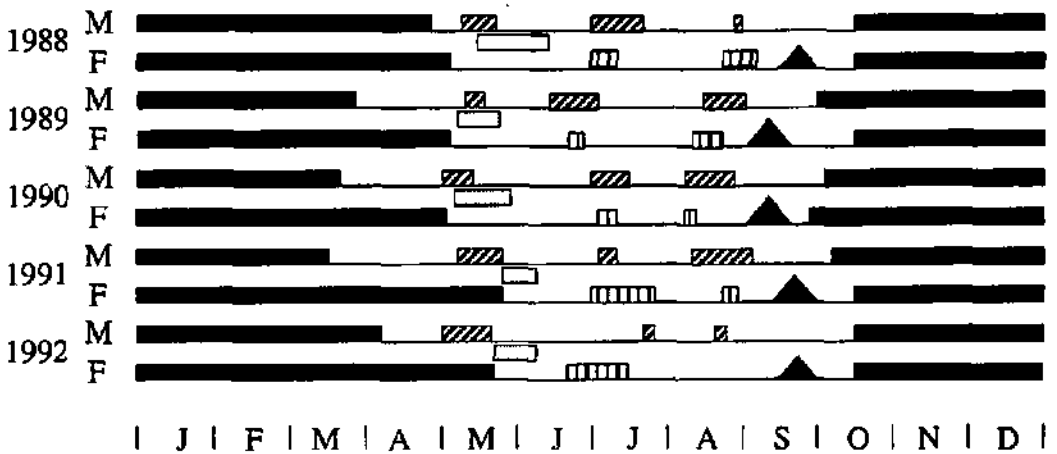
3.2. Matériel et méthodes

Les résultats présentés dans ce chapitre sont basés sur un total de 3950 observations de vipères réalisées sur le terrain de 1987 à 1993. Nous avons marqué individuellement et de façon durable par coupe d'écailles sous-caudales (Blanchard et Finster, 1933) 173 *V. aspis* adultes (79 mâles et 94 femelles) et 74 *V. berus* (27 mâles et 47 femelles). Les lésions sont soigneusement recouvertes d'un pansement liquide (Acutof liquide) immédiatement après l'intervention pour éviter une éventuelle infection. Pour vérifier la fréquence des mues et pour identifier à distance les individus, un numéro est dessiné dorsalement sur l'arrière train du serpent à l'aide d'une peinture artisanale. Une couleur rouge est utilisée pour les vipères péliades et une blanche pour les vipères aspics. Les anomalies de l'écaillage et la disposition des écailles céphaliques sont également relevées. Seules les vipères adultes sont prises en compte dans ce chapitre. Nous distinguons trois catégories de serpents: les mâles, les femelles reproductrices et les femelles non reproductrices. L'état sexuel des femelles est déterminé par palpation des follicules ovariens ou des embryons. Un suivi régulier des femelles reproductrices en fin de gestation nous a permis de préciser les dates des parturitions. Plusieurs vipères (17 *V. aspis* et 15 *V. berus*) ont été équipées d'un émetteur intragastrique suivant la méthode décrite par Moser (1988).

3.3. Résultats

3.3.1. Période d'activité

La figure 6 résume les cycles annuels d'activité de *V. aspis* et de *V. berus* durant 5 années consécutives, de 1988 à 1992. Les dates des premières sorties sont identiques pour les mâles des deux espèces. Elles peuvent varier beaucoup d'une année à l'autre suivant l'importance de la couverture neigeuse au niveau des sites d'hivernage. On constate ainsi un décalage d'un mois entre 1988 et 1989, les premières sorties ayant lieu respectivement à la fin avril et à la fin mars. Chez les deux espèces, les mâles émergent de leur abri d'hivernage plus tôt que les femelles reproductrices, la différence étant beaucoup plus marquée chez *V. berus*. Les femelles de cette espèce émergent en moyenne 40 jours après la sortie des mâles, les aspics femelles en moyenne 11 jours après les mâles. Le cas des femelles non reproductrices est plus difficile à étudier étant donné le cycle sexuel pluriannuel observé chez les deux espèces.

V. aspis*V. berus*

- | | | | |
|---|-------------------|---|---------------|
| ■ | Hivernage | □ | Accouplements |
| ▨ | Mues des mâles | ▲ | Parturitions |
| ▤ | Mues des femelles | | |

Figure 6: Cycles annuels d'activité de *V. aspis* (N=173) et *V. berus* (N=74) en zone de contact. Seuls les mâles adultes et les femelles reproductrices sont prises en compte dans ce schéma.

D'une manière générale, les femelles aspics non reproductrices tendent à émerger plus tardivement que les femelles reproductrices, en moyenne 18 jours après les mâles, et c'est l'inverse pour les péliades femelles, en moyenne 25 jours après les mâles.

Chez *V. aspis*, les dernières sorties ont lieu la dernière semaine d'octobre et la première de novembre si les conditions météorologiques le permettent. Il n'y a guère de différence entre mâles et femelles reproductrices, ces dernières et leurs nouveau-nés tendant à s'exposer plus longtemps à l'extérieur que les mâles, en raison notamment de leur activité trophique non exceptionnelle à cette période. Chez les mâles, la télémétrie nous a permis de mettre en évidence des différences individuelles considérables. En 1990 par exemple, un mâle regagne son site d'hiver et ne s'expose plus dès le 10 septembre, alors que le dernier mâle observé à l'extérieur cette même année l'est le 24 octobre.

L'entrée en hivernage des péliades est un peu plus précoce et aucun individu de cette espèce n'est observé à l'extérieur après le 15 octobre. La différence entre les sexes est faible et moins importante que les différences individuelles.

La durée globale de la période active est plus faible chez *V. berus* que chez *V. aspis*. De 1988 à 1992, elle est en moyenne de 191 et 209 jours, respectivement pour les mâles péliades et aspics, et de 148 et 200 jours, respectivement pour les femelles péliades et aspics reproductrices. La différence interspécifique est donc de 2 à 3 semaines pour les mâles, et elle est deux fois plus importante pour les femelles, de l'ordre d'un mois et demi.

3.3.2. Mues

3.3.2.1. Mâles péliades

Les péliades mâles muent 2 ou 3 fois par an, en mai, en juin-juillet et en août-septembre (N = 48). La première mue est toujours prénuptiale et est observée au plus tôt le 1er mai (1990, 1992) et au plus tard le 24 mai (1991). Pour une même année, cette mue n'est pas toujours synchrone et nous relevons des différences en relation avec la date de la première sortie du serpent, et donc des conditions d'enneigement de son site d'hivernage. En 1991, le premier mâle mue le 6 mai (première sortie le 15 mars) et le dernier le 24 mai (première sortie le 3 avril), soit 18 jours plus tard. Pour un même individu, la périodicité des mues peut varier d'une année à l'autre. Le Mâle No 5 par exemple mue 3 fois en 1989 et 1991 et 2 fois seulement en 1990.

3.3.2.2. Mâles aspics

Les aspics mâles muent 2 fois par an (N = 63). La première mue est toujours postnuptiale et n'est pas du tout synchrone. Elle s'étale de la fin-mai - début-juin à la mi-juillet environ. La deuxième phase de mue a été observée dès le mois d'août et jusqu'au début octobre. Nos observations ne nous permettent pas d'exclure que dans

quelques cas, un mâle puisse muer 3 fois par année, en juin, en août et en septembre-octobre.

3.3.2.3. Femelles péliades

Les femelles péliades reproductrices muent 1 ou 2 fois par an, à la fin juin-début juillet et en août-début septembre (N = 31). Parmi les femelles les mieux connues (N = 22), 55% muent 2 fois et 45% 1 fois, à des dates relativement synchrones pour une même année. A noter qu'une même femelle peut muer 1 ou 2 fois suivant l'année considérée. C'est le cas notamment des femelles No 8 et 35, qui muent 2 fois respectivement en 1988 et 1991, et 1 seule fois respectivement en 1991 et 1989.

Les femelles péliades non reproductrices muent également 1 ou 2 fois par an, aux mêmes périodes environ que les femelles reproductrices (N = 18). Seule la femelle 29 fait exception en 1991, en ne muant qu'une seule fois et tardivement, au mois d'août. Il est vrai que l'année précédente, cette femelle munie d'un émetteur avait peut-être eu son alimentation perturbée.

3.3.2.4. Femelles aspics

Les femelles aspics reproductrices ne muent qu'une seule fois par an, à la fin juin - début juillet (N = 43). La synchronisation de ce phénomène, pour des femelles occupant le même site de gestation, peut être remarquable. En 1989 par exemple, 4 femelles muent entre le 21 et le 26 juin, et 3 autres entre le 6 et le 10 juillet. En 1990, une femelle dont la parturition a été particulièrement précoce cette année là a mué une quinzaine de jours avant ses congénères.

Les femelles aspics non reproductrices muent également 1 seule fois par année, un peu plus tard et de façon moins synchrone que les femelles reproductrice, en juillet-août (N = 26). Il n'est pas exclu que dans quelques cas, une femelle non reproductrice mue une seconde fois au cours de l'année.

3.3.3. Reproduction

3.3.3.1. Activités sexuelles

Chez les deux espèces, le début des activités sexuelles coïncide avec la sortie d'hivernage des femelles reproductrices. Ces activités sont donc plus précoces chez *V. aspis* que chez *V. berus*.

Chez *V. aspis*, ces activités peuvent débuter dès la fin du mois de mars, comme c'est le cas en 1990 et 1991, et s'étendre jusqu'à la mi-mai (1988 et 1989). En 1988, ces activités n'ont débuté qu'au début du mois de mai, et ce en raison de la couverture neigeuse importante qui retarda les premières sorties.

Chez *V. berus*, ces activités ont lieu environ un mois plus tard et coïncident avec la première mue des mâles. Elles ne débutent jamais avant le mois de mai et peuvent

s'étendre jusqu'à la mi-juin (12 juin en 1988). Le chevauchement interspécifique de ces activités est faible en 1988 et 1989, respectivement 1 et 10 jours, et nul les trois années suivantes. Des activités sexuelles automnales, en septembre ou en octobre, ne sont observées que chez *V. aspis*, et ce en 1988, 1989, 1991 et 1992.

3.3.3.2. Parturition

La date des parturitions n'a pas toujours pu être déterminée avec précision sur le terrain. Chez *V. aspis*, la parturition la plus précoce est observée le 30 septembre 1990, et la plus tardive le 31 octobre 1991. Mis à part en 1990 où 3 femelles mettent bas avant le 8 octobre, toutes les autres parturitions chez cette espèce ont lieu durant les 2 (1988 et 1992) ou les 3 (1989 et 1991) dernières semaines d'octobre (N = 26). Les variations individuelles peuvent être importantes, de l'ordre de 3 semaines par exemple en 1990 (30 septembre et 22 octobre).

Chez *V. berus*, les parturitions ont lieu en moyenne un mois plus tôt que chez *V. aspis* (N = 25) et ne s'effectuent pas sur une période de temps plus courte. Les plus précoces sont observées les premiers septembre 1989 et 1990, et la plus tardive le 30 septembre 1991. Une femelle capturée à 1 Km 200 en amont de la zone de contact entre les deux espèces, à une altitude de 1900 m, ne donne naissance à ses jeunes que le 24 octobre 1991.

3.3.3.3. Cycle de reproduction

Si le cycle sexuel des mâles est annuel, il n'en est pas de même pour les femelles. Nos observations de 1987 à 1993 nous permettent de préciser la fréquence à laquelle se reproduisent les femelles des deux espèces. Nous avons déterminé 18 cycles sexuels pour *V. aspis* et 11 pour *V. berus* (Tab. 4). *V. aspis* se reproduit tous les 3 ans (83%), et parfois tous les 4 ans (17%), soit en moyenne tous les 3.2 ± 0.38 ans. Quant à *V. berus*, elle se reproduit tous les 2 ans (36.5%), tous les 3 ans (45.5%) ou tous les 4 ans (18%), soit en moyenne tous les 2.8 ± 0.75 ans. La différence entre les 2 espèces est significativement différente (Fisher Exact Probability Test, $p = 0.015$). Dans ce biotope, *V. aspis* paraît physiologiquement incapable de se reproduire tous les 2 ans, ce qui n'est pas le cas de *V. berus*.

3.4. Discussion

Comme nous l'avons déjà relevé, la durée de la période active dépend pour une bonne part des conditions météorologiques printanières et automnales, et principalement des conditions d'enneigement des sites d'hivernage. Ainsi les variations d'une année à l'autre peuvent être importantes. Les différences interspécifiques sont considérables et il est intéressant de constater que l'espèce la mieux adaptée au climat rigoureux a une période d'activité plus courte. La différence est particulièrement importante pour les

femelles reproductrices et semble liée aux besoins physiologiques très différents de ces deux espèces. Les femelles aspics ont avantage à sortir de leur abri tôt au printemps. D'une part les mâles de cette espèce sont prêts à s'accoupler dès leurs premières sorties, d'autre part ces femelles s'alimentent les jours qui suivent leur émergence et peuvent ainsi apporter un supplément d'énergie pour la vitellogenèse printanière (Saint Girons, 1957; Naulleau, 1986). L'entrée en hivernage très tardive de ces femelles est due à la longue gestation chez cette espèce et donc à des parturitions très tardives. Le fait que nous n'ayons jamais trouvé de femelles gestantes au printemps semble démontrer que toutes ont eu le temps de mettre bas avant d'hiverner, ou alors que la mortalité durant l'hiver des femelles n'ayant pas eu le temps de faire les petits en automne est importante, phénomène déjà signalé dans la littérature (Saint Girons, 1957, 1975; Duguy, 1963; Saint Girons et Kramer, 1963; Saint Girons et Duguy, 1973). La période de gestation nettement plus courte observée chez les péliades femelles reproductrices font que les deux espèces de vipères ne sont pas soumises aux mêmes contraintes physiologiques. Cependant, la péliade ne se reproduisant pas régulièrement tous les deux ans, ce qui augmenterait considérablement sa fécondité, il demeure étonnant que les femelles n'émergent pas plus tôt au printemps pour prolonger la période d'alimentation. Au contraire, nous avons souvent eu l'impression que c'était l'activité des mâles, leur recherche active d'une partenaire, qui semblait induire la sortie de ces femelles, ce qui n'exclut évidemment pas l'émergence des femelles en l'absence de mâles. Dans tous les cas, nos contrôles quotidiens des principaux sites d'hivernage excluent des sorties généralisées plus précoces de ces femelles et qui nous auraient échappé. Pour les mâles péliades au contraire, ce sont bien des raisons physiologiques, en l'occurrence la spermiogenèse vernale et la mue, qui semble induire des sorties très précoces d'hivernage (Saint Girons, 1975). Des sorties tardives pourraient signifier l'impossibilité de s'accoupler avec des femelles, étant donné que la date de l'ovulation (fin mai - début juin) est fixe et relativement précoce (Saint Girons, 1975; Naulleau, 1981). S'il est bien connu que chez les deux espèces la sortie des mâles précède celle des femelles (Duguy, 1963; Viitanen, 1967; Prestt, 1971; Saint Girons, 1975), la différence que nous observons chez *V. aspis* est relativement faible, alors que nous n'avons pas connaissance d'un décalage de plus d'un mois chez *V. berus*. Faut-il voir là le résultat d'une pression de sélection en faveur d'une meilleure séparation dans le temps des accouplements chez ces deux espèces, diminuant ainsi les risques d'hybridation? Saint Girons (1975) a en effet constaté que l'hybridation pouvait exceptionnellement se réaliser en nature, bien que les mâles réagissent spécifiquement à l'odeur des téguments des femelles. L'absence d'hybrides bien reconnaissables sur notre terrain, outre le fait que les sites d'hivernage spécifiques ne sont souvent pas les mêmes, s'explique pour une bonne part par le chevauchement très faible voir nul des activités sexuelles chez ces deux espèces. Le fait de ne considérer que les femelles

reproductrices explique d'autre part en partie les différences intersexuelles plus ou moins importantes dans les dates de sortie, les femelles aspics non reproductrices émergeant en moyenne plus tard que les reproductrices, l'inverse étant observé chez les péliades. En ce qui concerne les activités sexuelles automnales chez *V. aspis*, il est intéressant de relever que malgré les conditions de vie relativement extrêmes pour cette espèce, elles ont lieu régulièrement, en septembre ou même en octobre.

Pour *V. berus* mâle, la durée de la période active d'environ six mois et demi correspond à celle observée dans d'autres stations de montagne en Suisse, à des altitudes souvent supérieures (Saint Girons et Kramer, 1963; Neumeyer, 1984; Moser, 1988). En Loire-Atlantique, au Danemark et en Angleterre, elle est un peu plus longue, environ sept mois (Saint Girons, 1957; Volsoe, 1944; Prestt, 1971). Les activités sexuelles qui, comme nous l'avons dit, coïncident avec la première mue des mâles, sont nettement plus tardives qu'en plaine (environ 1 mois de différence). Il en est de même pour les parturitions qui peuvent déjà avoir lieu au mois d'août en Loire-Atlantique et au Danemark, alors qu'aux Grisons, elles sont plus tardives que dans notre station. Le cycle sexuel des femelles est très variable dans notre station. En moyenne bi- ou triennal, il devient parfois quadriennal. En plus des différences individuelles, les causes de ces variations pourraient être d'ordre trophique, la disponibilité en proies des différents terrains de chasse pouvant varier, ou alors d'ordre microclimatique, les possibilités d'insolation ou le nombre d'heures d'ensoleillement des différents sites n'étant pas les mêmes. Saint Girons (Comm. pers.) fait remarquer que la périodicité de la reproduction des femelles varie selon les individus, les années et les localités. Ainsi *V. berus* a un cycle sexuel annuel ou biennal au Danemark (Volsoe, 1944), en moyenne biennal en Finlande (Vainio, 1931; Viitanen, 1967), en France (Saint Girons, 1975) et en Suède (Nilson, 1981), souvent biennal mais non rarement triennal dans le Sud de l'Angleterre (Prestt, 1971), et dans les Alpes suisses, à une altitude de 1000 à 1800 m (Saint Girons et Kramer, 1963). En Italie, à une altitude de 1100 m, le cycle est en moyenne biennal, mais non rarement annuel ou triennal (Capula et Luiselli, 1992, 1994).

Pour *V. aspis*, le cycle annuel d'activité est très différent de celui observé dans les Pyrénées entre 1800 et 2400 m d'altitude (Duguy, 1972). La période active est plus longue (environ 1 mois de plus), les activités sexuelles sont plus précoces, et les parturitions sont nettement plus tardives (entre 15 jours et 1 mois de différence). Malgré l'altitude très élevée, les conditions climatiques des Pyrénées, essentiellement l'insolation estivale, semblent être beaucoup plus favorables à l'espèce, lui permettant de raccourcir considérablement la durée de la gestation et ainsi de se reproduire plus régulièrement, en moyenne tous les deux ans (Saint Girons, 1972-73).

	Mâles aspics Loire-Atl.	Mâles aspics Ob. bernois	Fem. aspics Loire-Atl.	Fem. aspics Ob. bernois	Mâles berus Loire-Atl.	Mâles berus Ob. bernois	Fem. berus Loire-Atl.	Fem. berus Ob. bernois
Première observation	Fin mars	Du 15 mars au 26 avril	Fin mars- début avril	Du 30 mars au 2 mai	Du 14 mars au 23 mars	Du 15 mars au 26 avril	Début avril	Du 2 mai au 24 mai
Première mue	Fin mai-juin (Mai)	Du 25 mai au 24 juillet	Fin juin-début juillet (Mai)	Du 21 juin au 21 juillet	Du 9 avril au 26 avril	Du 1er mai au 24 mai	Du 1er juin au 15 juin	Du 20 juin au 26 juillet
Deuxième mue	Août-début sept. (Juillet)	Du 2 août au 15 octobre	(Août)	-	Fin juillet- début août	Du 13 juin au 23 juillet	Du 15 août au 22 août	(Du 10 août au 6 septembre)
Troisième mue	(Septembre)	-	-	-	-	Du 8 août au 5 septembre	-	-
Activités sex. printanières	Du 27 mars au 11 mai	Du 30 mars au 16 mai			Du 26 avril au 10 mai	Du 5 mai au 12 juin		
Activités sex. autumnales	Septembre- début octobre	Du 3 septembre au 16 octobre						
Parturition			Du 21 sept. au 20 octobre	Du 30 septembre au 31 octobre			Du 23 août au 28 août	Du 1er sept. au 30 septembre
Dernière observation	Fin octobre	Du 21 octobre au 5 novembre	Fin octobre	Du 16 octobre au 5 novembre	Fin octobre	Du 1er octobre au 16 octobre	Fin octobre	Du 27 septembre au 15 octobre
Période active moyenne	226 jours	209 jours	214 jours	200 jours	226 jours	191 jours	204 jours	148 jours

Tableau 1: Comparaison des cycles annuels d'activité de *Vipera aspis* et *V. berus* en Loire-Atlantique de 1972 à 1974 (Saint Girons, 1975) et dans l'Oberland bernois de 1988 à 1992. Les femelles considérées sont les femelles reproductrices et les dates des mues entre parenthèses sont celles des individus ayant mué plus d'une ou deux fois.

Le cycle sexuel des femelles aspics de l'Oberland bernois, au plus triennal ou quadriennal, est également différent de celui observé dans les Préalpes fribourgeoises (Monney, 1990), dans le Jura suisse (Flatt et Dummermuth, 1993) et en Italie centrale (Monney *et al.*, 1996), où il est en moyenne bi- ou triennal. Il correspond à celui décrit par Saint Girons en plaine (1952, 1996), dans le centre du département de la Loire-Atlantique, à la limite nord-ouest de l'aire de répartition de l'espèce. Dans les deux cas, nous nous trouvons dans une zone de contact entre les deux espèces de vipères. Dans l'extrême Sud de la Loire-Atlantique, le cycle est en moyenne biennal (Saint Girons, 1957; Duguy, 1963), alors qu'il est le plus souvent annuel ou biennal dans l'Indre (Rollinat, 1934).

En résumé, voici les principales différences et similitudes quant aux cycles annuels d'activité de *V. berus* et de *V. aspis* à la limite latitudinale (Loire-Atlantique, 47° 34 de latitude Nord) et altitudinale (Oberland bernois, 1400-1700 m) de l'aire de répartition de *V. aspis* (Tab. 1):

1. Pour les deux espèces, la durée de la période active est en moyenne plus courte en montagne, la différence étant très marquée pour les femelles péliades reproductrices.
2. Les dates des premières sorties sont plus variables en montagne qu'en plaine, en corrélation avec les conditions d'enneigement.
3. Dans les deux stations, la première mue des mâles est pré-nuptiale chez *V. berus*, post-nuptiale chez *V. aspis*.
4. Dans les deux stations, les activités sexuelles sont plus précoces chez *V. aspis* que chez *V. berus*.
5. Les activités sexuelles chez *V. berus* sont en moyenne plus tardives en montagne qu'en plaine, en relation avec la mue des mâles plus tardive également.
6. Les activités sexuelles chez *V. aspis*, printanières et automnales, ont lieu aux mêmes dates en montagne et en plaine.
7. Les parturitions sont plus tardives en montagne, la différence étant plus nette chez *V. berus*.
8. Pour les deux espèces, les cycles sexuels des femelles sont très proches en plaine et en montagne, bien que la périodicité semble moins régulière chez *V. berus* en montagne.
9. Le nombre de mues par année, hormis chez les mâles *berus*, est en moyenne supérieur en Loire-Atlantique. Les femelles aspics reproductrices ne muent qu'une seule fois par année en montagne, 1 ou 2 fois en Loire-Atlantique, les mâles aspics respectivement 2 fois et 2 ou 3 fois, les femelles *berus* resp. 1 ou 2 fois et 2 fois.

Les parturitions très tardives et le cycle sexuel au plus triennal de *V. aspis* semblent indiquer que cette espèce est à la limite de ses possibilités de reproduction dans notre station. Au delà de cette zone de contact, les parturitions chez *V. berus* sont

repoussées au mois d'octobre et *V. aspis* n'aurait donc pas le temps de mettre bas avant l'hiver, ce qui aurait pour conséquence une importante mortalité de ces femelles au cours de l'hivernage (Duguy, 1963). Les parturitions tardives décrites par Neumeyer (1984) chez *V. berus* dans les Grisons semblent également démontrer que *V. aspis* ne pourrait pas se maintenir dans cette région.

Dans les grandes lignes, les cycles annuels d'activité de *V. berus* et de *V. aspis* dans les zones de contact de plaine et de montagne sont très semblables, les différences semblant surtout liées aux conditions climatiques plus variables en montagne qu'en plaine. Dans les deux situations, la distribution de *V. aspis* semble être limitée par des facteurs climatiques, ce qui n'est pas le cas pour *V. berus*.

4. REPRODUCTION ET TAILLE DES NOUVEAU-NÉS

4.1. Introduction

Dans le chapitre précédent, nous avons montré qu'il existe d'importantes différences dans les cycles annuels d'activité entre *V. berus* et *V. aspis*. Aussi bien en montagne qu'en plaine (Saint Girons, 1975), les zones de contact sont situées à la limite climatique de l'aire de répartition de *V. aspis*. Cette espèce est limitée par une durée de gestation beaucoup plus longue que celle de *V. berus*, ce qui a des conséquences sur la périodicité de sa reproduction.

Dans ce chapitre, nous analysons les caractéristiques de la reproduction et la taille des nouveau-nés de *V. aspis* et de *V. berus*, et nous les comparons avec les données de Saint Girons et Naulleau (1981) en Loire-Atlantique. Bien qu'il s'agisse dans les deux cas de zones de contact entre *V. aspis* et *V. berus*, les pressions de sélection ne sont pas les mêmes en plaine qu'en montagne et l'on peut s'attendre à des différences entre les deux régions.

4.2. Matériel et méthodes

Nous avons déterminé l'état sexuel des femelles et le nombre d'oeufs par palpation des oviductes en début de gestation, au mois de juillet. C'est à cette période qu'il est le plus aisé d'individualiser sans dommage et de manière précise chaque oeuf. En 1991, 8 femelles de chaque espèce, dont le nombre d'oeufs avait été estimé grâce à cette technique, ont été maintenues dans des enclos de plein air une ou deux semaines avant les parturitions. Le nombre exact de nouveau-nés, leur longueur et leur poids suite à leur première mue qui a lieu peu après la naissance, ont été mesurés. Nous avons également relevé le poids des femelles avant et après la parturition. Les vipères ont été pesées à l'aide d'un dynamomètre de type "PESOLA", avec une précision de 0.1 g pour les nouveau-nés et 0.5 g pour les femelles. La longueur des serpents adultes a été mesurée

sur le terrain en maintenant la tête de la vipère plaquée au sol à l'aide d'une fourchette modifiée (pointe médiane coupée à sa base et remplacée par de la mousse). Pour la manipulation des nouveau-nés, nous avons utilisé des gants de cuir fin. La longueur est mesurée avec une précision de 1 mm. A l'aide d'une loupe binoculaire, nous avons également relevé quelques caractéristiques de l'écaillure des nouveau-nés: le nombre d'écailles sous-caudales pour les deux espèces, le nombre d'écailles apicales pour *V. aspis* et le nombre d'écailles canthales pour *V. berus*. Le poids de la portée a été calculé de deux manières. Nous avons considéré d'une part la perte totale de poids chez la femelle suite à la parturition (poids total de la portée), d'autre part le poids réel des nouveau-nés pesés individuellement après leur mue postnatale (poids de la portée). Nous avons, dans ce cas, attribué aux ovules non fécondés un poids égal au poids moyen des nouveau-nés de la portée. L'effort de reproduction (poids de la portée/poids de la femelle postparturiente) et la fécondité ont été calculés d'après le nombre total des oeufs.

Les longueurs, les poids moyens et l'écaillure des vipères ont été comparés à l'aide du test t de Student. La comparaison des nombres moyens de nouveau-nés par portée et de l'effort de reproduction a été faite en utilisant le test de Mann-Whitney. Les sex-ratio ont été comparés à l'aide du test binomial. La corrélation de rang de Spearman a été utilisée pour tester les relations entre deux variables.

4.3. Résultats

4.3.1. Nombre, longueur, poids, sex-ratio et écaillure des nouveau-nés

L'estimation de la taille de la portée par palpation des utérus des femelles, mis à part le fait qu'il n'est guère possible de différencier les ovules non fécondés et les embryons mal formés des nouveau-nés normaux, s'avère être une technique efficace, précise et non dommageable pour la mère. Pour 7 femelles aspics palpées, nous avons compté 37 oeufs sur un total de 36, et pour 8 femelles péliades, 51 sur un total de 52. La réussite globale de l'estimation est donc proche de 100%.

Le nombre d'oeufs par portée est significativement plus grand chez *V. berus* que chez *V. aspis* ($p = 0.002$) (Tab. 2). Sur un total de 38 portées de *V. berus* et 62 portées de *V. aspis*, nous obtenons en moyenne respectivement 6.76 ± 1.81 et 5.58 ± 1.69 oeufs. Il n'y a pas de différence significative entre les femelles aspics mélaniques (5.34 ± 2.02 , $N = 26$) et les normales (5.75 ± 1.42 , $N = 36$) ($p = 0.158$), alors que le nombre d'oeufs est légèrement supérieur chez le phénotype mélanique de *V. berus* (respectivement 7.41 ± 1.50 , $N = 17$ et 6.24 ± 1.89 , $N = 21$) ($p = 0.046$).

	Oberland bernois						Loire-Atlantique					
	<i>V. aspis</i>			<i>V. berus</i>			<i>V. aspis</i>			<i>V. berus</i>		
	Moy.	E.-t.	N	Moy.	E.-t.	N	Moy.	E.-t.	N	Moy.	E.-t.	N
Nombre d'œufs par portée	5.58	1.69	62	6.76	1.81	38	6.65	3.14	57	7.06	2.78	18
Longueur totale de la femelle en cm	56.56	3.32	8	52.06	3.88	8	55.62	4.55	39	62.2	3.88	14
Longueur du corps de la femelle en cm	50.06	3.28	8	46.6	4.12	8	-	-	-	-	-	-
Poids de la femelle avant la parturition en g	94.31	15.63	8	81.87	17.96	8	-	-	-	-	-	-
Poids de la femelle postparturiente en g	56.12	15.60	8	51.45	9.48	8	73.3	26.68	39	62.2	3.88	14
Poids total de la portée en g	38.19	8.75	8	30.42	12.05	8	-	-	-	-	-	-
Poids de la portée en g	26.01	6.82	8	22.21	7.56	8	30.81	27.15	21	34	14.9	18
Poids d'un n.-né	4.59	0.75	43	3.42	0.51	44	5.47	0.91	114	4.73	0.77	124
Long. totale d'un n.-né	20.03	1.23	43	16.88	1.12	44	19.66	1.35	114	18.7	1.73	124
Poids moyen des n.-nés / poids de la mère en %	8.92	2.87	8	6.93	1.64	8	9.02	2.57	18	6.73	1.43	18
Poids total de la portée / poids de la mère en %	72.53	25.25	8	59.46	20.63	8	-	-	-	-	-	-
Poids de la portée / poids de la mère en %	50.11	20.67	8	43.53	13.05	8	43.87	15.87	18	45.6	16.6	14

Tableau 2: Comparaison de quelques variables entre notre station des Préalpes bernoises et la station du Nord-Ouest de la France (Saint Girons et Naulleau, 1981).

	Long. totale (cm)		Long. queue (cm)		Poids (g)		Sous-caudales		Apicales		Canthales		N
	Moy.	E.-t.	Moy.	E.-t.	Moy.	E.-t.	Moy.	E.-t.	Moy.	E.-t.	Moy.	E.-t.	
<i>V. aspis</i>													
Total	20.03	1.23	2.63	0.30	4.59	0.75	39.95	3.57	2.37	0.53	-	-	43
Mâles	20.29	1.47	2.89	0.21	4.63	0.94	43.40	1.50	2.60	0.59	-	-	20
Femelles	19.80	0.95	2.40	0.14	4.56	0.56	36.95	1.49	2.17	0.38	-	-	23
<i>V. berus</i>													
Total	16.88	1.12	2.18	0.29	3.42	0.51	36.27	4.49	2.00	0.00	3.88	0.44	44
Mâles	17.04	1.26	2.36	0.17	3.46	0.55	39.28	2.30	2.00	0.00	4.00	0.00	28
Femelles	16.61	0.78	1.85	0.13	3.33	0.44	31.00	1.26	2.00	0.00	3.68	0.70	16

Tableau 3: Longueur, poids et nombre d'écaillés sous-caudales, apicales et canthales chez les nouveau-nés de Vipères aspics et péliades dans l'Oberland bernois.

Les nouveau-nés de *V. berus* sont significativement plus légers et plus courts que ceux de *V. aspis* ($p < 0.001$) (Tab. 3). Ils pèsent en moyenne 3.42 ± 0.51 g pour une longueur totale moyenne de 16.88 ± 1.12 cm ($N = 44$), respectivement 4.59 ± 0.75 g et 20.03 ± 1.23 cm chez *V. aspis* ($N = 43$). Chez les nouveau-nés des deux espèces, les mâles tendent à être plus longs et plus lourds que les femelles, mais la différence n'est pas significative. La longueur de la queue et le nombre d'écaillés sous-caudales sont significativement plus grands chez les mâles des deux espèces ($p < 0.0001$). En ce qui concerne l'écaillage céphalique, on peut relever le nombre supérieur d'écaillés canthales chez les nouveau-nés mâles de *V. berus* ($p = 0.02$) et le nombre supérieur d'écaillés apicales chez les nouveau-nés mâles de *V. aspis* ($p = 0.007$).

Chez *V. berus*, le sex-ratio à la naissance est de 1.75 : 1 en faveur des mâles ($N = 44$), alors qu'il est de 1.15 : 1 en faveur des femelles chez *V. aspis* ($N = 43$). Dans les deux cas, ces valeurs ne sont pas significativement différentes de 1 : 1 ($p = 0.096$ et 0.76 respectivement).

4.3.2. Taille des femelles et des nouveau-nés et nombre de jeunes par portées

Le poids de la portée chez *V. aspis* est en moyenne supérieur à celui de *V. berus*, mais la différence n'est pas statistiquement significative. Il en est de même pour l'effort de reproduction et pour le rapport poids moyen des nouveau-nés/poids de la mère (Tab. 2).

Chez les deux espèces, le nombre d'embryons est positivement corrélé avec la longueur de la femelle ($p < 0.001$) (Fig. 7). Il n'y a pas de corrélation entre la taille des nouveau-nés et la taille des femelles (longueur et poids). Chez *V. aspis* uniquement, nous relevons une faible corrélation négative entre le nombre de jeunes par portée et la longueur de ces derniers ($p = 0.03$) (Fig. 8), de même qu'entre le poids de la femelle postparturiente et l'effort de reproduction ($p = 0.03$). L'effort de reproduction tend ainsi à être supérieur chez les petites femelles de *V. aspis*, alors que la corrélation n'est pas significative chez *V. berus* (Fig. 9)

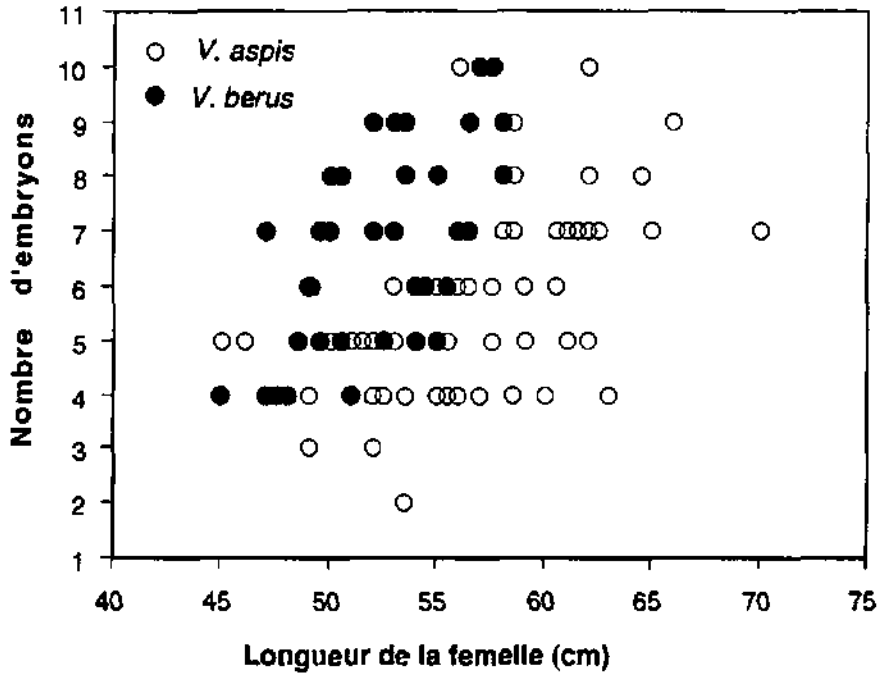


Figure 7: Relations entre la longueur totale de la femelle (en abscisses) et le nombre total d'oeufs par portée (en ordonnées). (Spearman Rank Correlation, $Rho = 0.602$ pour *V. aspis* ($N = 62$) et 0.582 pour *V. berus* ($N = 38$), $p < 0.001$).

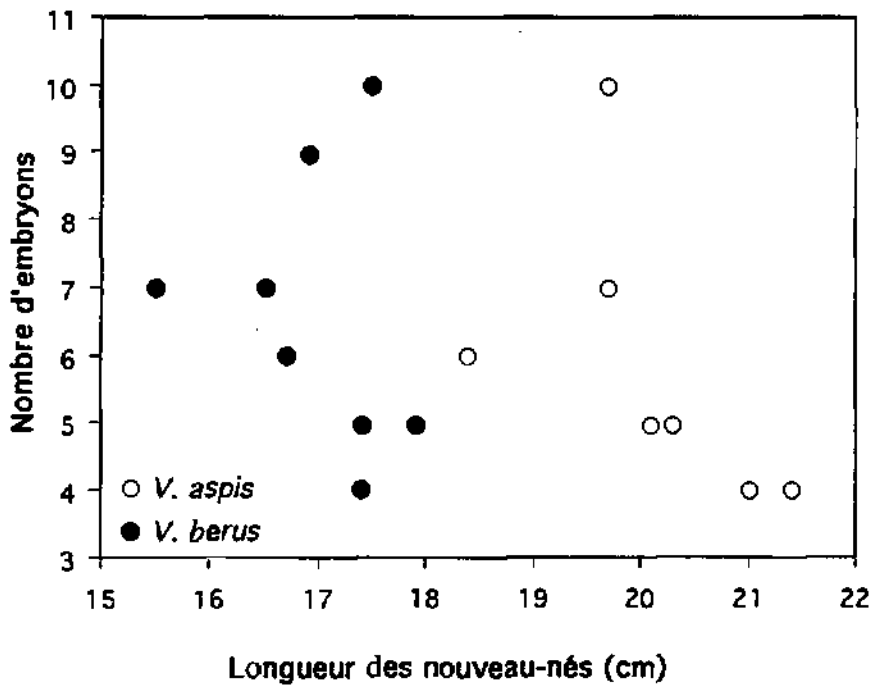


Figure 8: Relations entre la longueur moyenne des nouveau-nés d'une portée (en abscisses) et le nombre total d'oeufs (en ordonnées). (Spearman Rank Correlation, $Rho = -0.815$, $p = 0.0310$, pour *V. aspis* ($N = 8$) et $Rho = -0.226$, $p = 0.5495$ pour *V. berus* ($N = 8$)).

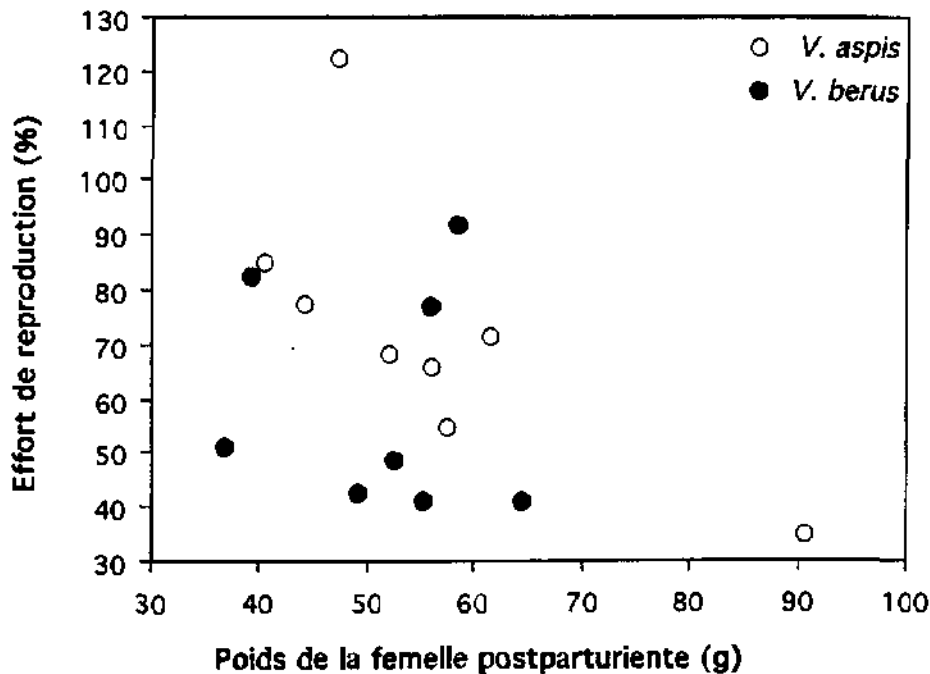


Figure 9: Relations entre le poids de la femelle postparturiente (en abscisses) et l'effort de reproduction (Poids total de la portée/poids de la femelle postparturiente (en ordonnées)). (Spearman Rank Correlation, $Rho = -0.786$, $p = 0.0376$, pour *V. aspis* ($N = 8$) et $Rho = -0.190$, $p = 0.6143$, pour *V. berus* ($N = 8$)).

4.4. Discussion

Chez *V. berus* dans notre station, le nombre d'oeufs par portée n'est pas significativement différent de celui observé en Loire-Atlantique (7.06 ± 2.78 , $N = 18$) (Saint Girons et Naulleau, 1981) (Tab. 2), en Angleterre (7.90 ± 1.85 , $N = 10$) (Prestt, 1971) et en Italie (8.2) (Capula *et al.*, 1992), mais il est significativement plus faible qu'au Danemark (9.57 ± 3.05 , $N = 30$) (Volsoe, 1944) et en Pologne (9.85 ± 3.08 , $N = 34$) (Pomianowska-Pilipiuk, 1974). Les nouveau-nés de notre station sont significativement plus petits qu'en Loire-Atlantique, où ils mesurent en moyenne 18.74 ± 1.73 cm et pèsent 4.73 ± 0.77 g ($N = 124$). En Italie, les nouveau-nés sont également plus grands (Capula *et al.*, 1992). Cela va de pair avec la taille des Vipères péliades adultes, inférieure dans l'Oberland bernois (Monney *et al.*, 1996), et suggère que l'on a affaire à une "forme naine" de montagne. Au sein d'un même taxon en effet, la corrélation entre le poids moyen des nouveau-nés et celle de la mère est faible ou nulle (Naulleau et Saint Girons, 1981; Capula *et al.*, 1992). Saint Girons et Naulleau (1981) relèvent toutefois une corrélation significative chez *V. berus*.

La situation est différente pour *V. aspis*: en Loire Atlantique et en Vendée, le nombre de jeunes par portée est supérieur, mais la taille des nouveau-nés, comme celle des adultes du reste (Monney *et al.*, 1996), n'est pas significativement différente de

celle des vipères de l'Oberland (Saint Girons et Naulleau, 1981). Il est probable que des facteurs climatiques et alimentaires soient responsables du petit nombre moyen de vipéreaux chez les femelles de l'Oberland, le poids de leurs corps gras abdominaux au printemps déterminant pour une bonne part le nombre des grands follicules ovariens (Saint Girons, 1957). Cela explique également le nombre variable d'embryons chez une même femelle les différentes années où elle se reproduit (Tab. 4).

En résumé, nous constatons que les caractéristiques de la reproduction des vipères sont très proches de celles observées en Loire-Atlantique (Naulleau et Saint Girons, 1981; Saint Girons, 1957, 1975, 1992; Saint Girons et Naulleau, 1981). *V. berus* tend vers une stratégie de petits vipéreaux nombreux, et c'est l'inverse chez *V. aspis*. Il est difficile de dire quelle stratégie est la plus avantageuse dans notre station. Il ne semble pas qu'une petite taille à la naissance soit défavorable. En effet, s'il a été clairement démontré que les petites vipères se nourrissent presque exclusivement de jeunes lézards qui peuvent représenter un facteur limitant pour une population de vipères (Saint Girons, 1980a), la densité de lézards vivipares dans notre station est localement importante, voisine de 400 individus à l'hectare (Cavin, 1993), et même les vipères adultes des deux espèces s'en nourrissent régulièrement (Monney, 1993 et chapitre 6). Cependant, comme nous le verrons dans les chapitres 5 et 7, les densités de lézards sont localement beaucoup plus faibles, et dans ces milieux-là, les grands vipéreaux pourraient être avantagés en étant moins longtemps dépendants de cette proie.

Nous avons vu dans le chapitre précédent que *V. aspis* se reproduit en moyenne tous les 3.2 années et *V. berus* tous les 2.8 années (Monney, 1994). En admettant un nombre égal de mâles et de femelles dans notre population, on peut tabler sur un coefficient de natalité de l'ordre de 1.21 jeunes par an et par adulte pour *V. berus*, respectivement 0.87 jeunes pour *V. aspis*.

Nos résultats concernant les relations entre la taille des portées, la taille des nouveau-nés et celle des femelles confirment pour une bonne part les données d'autres auteurs. Pour les deux espèces, le rapport poids des nouveau-nés/poids des femelles est identique dans l'Oberland et en Loire-Atlantique. Un nouveau-né de *V. berus* représente en moyenne 6.73 % , resp. 6.93 % du poids de la mère, et un nouveau-né de *V. aspis* 9.02 % , resp. 8.92 % du poids de la mère (Tab. 2). Le poids des portées est supérieur, pour les deux espèces, en Loire-Atlantique. Ceci est dû, pour *V. aspis*, au plus grand nombre de jeunes et pour *V. berus*, à la taille supérieure des nouveau-nés. L'effort de reproduction est du même ordre de grandeur pour *V. berus* en Loire-Atlantique et dans l'Oberland bernois. Pour *V. aspis*, il est supérieur dans notre station, mais notre échantillon est petit et l'écart-type est grand. L'effort de reproduction que nous observons chez les deux espèces est voisin de la moyenne générale des vipères de l'Europe de l'Ouest dans des conditions naturelles ou semi-naturelles (Saint Girons et Naulleau, 1981). Dans des conditions artificielles, à des températures constantes toute

Espèce	Color.	Fem. NO	Année de reprod.	LT (cm)	LC (cm)	Poids avant la parturition (g)	N oeufs
<i>V. aspis</i>	Normale	5	1988	52.0	46.0	76.0	
			1991	54.0	47.5	78.0	5
<i>V. aspis</i>	Normale	6	1987	59.5		118.0	
			1990	62.0	54.9	105.0	7
<i>V. aspis</i>	Mélanique	9	1987				
			1990	52.0	46.5	63.0	3
<i>V. aspis</i>	Mélanique	12	1987				
			1990	55.5	49.6	82.0	5
<i>V. aspis</i>	Mélanique	14	1987				
			1990	53.0	47.0	90.0	6
<i>V. aspis</i>	Normale	16	1988	65.0	58.0	122.0	
			1991	66.0	58.8	137.0	9
<i>V. aspis</i>	Mélanique	17	1988	56.0	49.8	103.0	
			1991	58.0	51.1	105.5	7
<i>V. aspis</i>	Mélanique	19	1988	50.5	44.9	70.0	
			1992				
<i>V. aspis</i>	Mélanique	21	1990	55.0	48.3	111.0	6
			1993	58.0	50.9	92.5	7
<i>V. aspis</i>	Mélanique	23	1989	62.0	55.4	130.0	10
			1992	62.0	56.0	141.0	5
<i>V. aspis</i>	Normale	26	1989	58.5	53.2	123.0	8
			1992	59.0	54.0	130.0	
<i>V. aspis</i>	Normale	27	1989	51.0	44.9	55.0	
			1993				
<i>V. aspis</i>	Normale	28	1988	60.5	53.7	113.0	
			1991	64.5	57.3	146.0	8
<i>V. aspis</i>	Mélanique	32	1989	52.0	46.2	72.0	
			1992	56.0	49.8	87.0	4
<i>V. aspis</i>	Normale	34	1989	49.0	43.0	62.0	
			1993	53.0	46.6	84.0	6
<i>V. aspis</i>	Normale	42	1989	53.0	46.9	76.0	5
			1992	55.5	49.0	96.0	6
<i>V. aspis</i>	Normale	48	1989	58.5	51.6	126.0	7
			1992	62.5	55.4	135.0	7
<i>V. aspis</i>	Normale	62	1990	61.5	55.0	147.0	7
			1993	63.5	56.6		
<i>V. berus</i>	Mélanique	2	1987	56.5		128.0	
			1989	58.0	51.7	118.5	8
<i>V. berus</i>	Normale	8	1988	54.0	48.5	99.5	
			1991	54.0	48.2	78.0	5
<i>V. berus</i>	Mélanique	10	1989	56.5	51.0	119.0	7
			1993	57.0	50.8	124.0	10
<i>V. berus</i>	Normale	20	1989	51.0	45.8	70.0	4
			1992	53.5	47.7	109.0	9
<i>V. berus</i>	Mélanique	23	1988	53.0	47.5	94.0	
			1990	55.0	49.1	102.0	8
			1992	56.5	50.6	113.0	9
<i>V. berus</i>	Mélanique	25	1988	48.5	43.3	71.0	
			1991	52.0	46.6	99.0	9
<i>V. berus</i>	Normale	29	1989	56.0	50.1	99.0	7
			1993	56.0	49.7	87.0	6
<i>V. berus</i>	Mélanique	35	1989	53.0	47.0	88.0	7
			1991	54.5	48.7	91.0	6
<i>V. berus</i>	Normale	36	1989	50.5	45.9	74.0	8
			1992	52.5	47.6	78.0	5
<i>V. berus</i>	Normale	46	1990	48.0	42.5	61.0	4
			1993	49.5	45.2	91.0	5

Tableau 4: Années de reproduction des 18 femelles de vipères aspics et des 10 femelles de vipères péliades qui nous ont permis d'estimer la périodicité de la reproduction chez ces serpents. LT = long. totale, LC = long. du corps. Le poids a été pris en automne.

l'année, l'effort de reproduction est inférieur, mais les vipères se reproduisent plus fréquemment et la taille des vipéreaux est supérieure (Naulleau et Saint Girons, 1981).

La corrélation que nous observons, chez les deux espèces, entre la taille de la mère et le nombre d'oeufs, confirme les résultats d'autres auteurs (Nilson, 1981; Andren et Nilson, 1981, 1983; Naulleau et Saint Girons, 1981; Saint Girons et Naulleau, 1981; Capula *et al.*, 1992). Elle permet également d'expliquer pourquoi les femelles péliades mélaniques, plus grandes en moyenne que les normales, ont plus de jeunes (Monney *et al.*, 1995). L'absence de corrélation, chez les deux espèces, entre la taille des nouveau-nés et celle de la mère, et la faible corrélation négative, chez *V. aspis* uniquement, entre le nombre de jeunes par portée et la longueur de ceux-ci, confirment également les résultats de Naulleau et Saint Girons (1981) et de Capula *et al.* (1992). La légère corrélation négative que nous observons chez *V. aspis* entre le poids de la femelle postparturiente et l'effort de reproduction n'est pas confirmé par les résultats de Naulleau et Saint Girons (1981). Cela est peut-être dû à la faiblesse de notre échantillon, mais peut-être également à l'état de maigreur particulièrement marqué et général des petites femelles reproductrices dans notre station en fin de gestation.

Saint Girons (1952, 1957) est d'avis que chez *V. aspis* en nature, les sexes sont en nombre égal mais qu'il n'est pas impossible que selon l'espèce de prédateur qui domine dans une station, ce rapport puisse varier dans une faible proportion. Dans notre station, nous avons marqué 94 femelles et 79 mâles adultes de *V. aspis*, sex-ratio non significativement différent de 1 : 1. Il en est de même pour le sex-ratio primaire chez cette espèce. Pour *V. berus*, la situation est quelque peu différente. Le sex-ratio des adultes est nettement biaisé en faveur des femelles (47 femelles et 27 mâles) ($p = 0.027$) et la tendance inverse est observée chez les nouveau-nés. Nos données ne sont cependant pas suffisamment nombreuses pour y déceler une adaptation à une mortalité importante des mâles adultes et il n'est pas exclu que nous ayons sous-évalué le nombre de péliades mâles, plus difficiles à détecter que les femelles en dehors des périodes d'accouplement. Si les mâles adultes sont réellement moins nombreux que les femelles, cela pourrait refléter un certain déséquilibre de la population provoqué peut-être par la modification importante de l'habitat forestier de cette espèce suite à l'avalanche de janvier 1968 (Fig. 5). En Italie, Capula *et al.* (1992) ont au contraire observé un sex-ratio primaire en faveur des femelles et un sex-ratio secondaire en faveur des mâles. Ces auteurs y voient là une adaptation à la mortalité importante des femelles suite à la parturition.

Les caractéristiques de l'écaillure des nouveau-nés confirment le dimorphisme sexuel bien établi chez les vipères, soit le plus grand nombre d'écailles sous-caudales chez les mâles. Le nombre plus élevé d'écailles apicales chez les mâles aspics n'avaient, à notre connaissance, pas été mentionné jusqu'ici (Saint Girons et Duguay, 1969; Saint Girons, 1978). L'examen de l'écaillure céphalique des vipères aspics juvéniles et adultes

de notre station confirme cette différence. Les mâles ont en moyenne 2.63 ± 0.55 écailles apicales (N = 104) et les femelles 2.36 ± 0.48 (N = 123) ($p = 0.0001$). En France, les chiffres vont dans le même sens que les nôtres (pour les mâles: 2.23 ± 0.42 , N = 65, et pour les femelles 2.17 ± 0.38 , N = 29), mais le nombre d'apicales est en moyenne inférieur et, surtout, la différence entre les sexes n'est pas significative ($t = 0.66$ pour 92 d.l. (Saint Girons, données non publiées). Le nombre plus grand d'écailles canthales chez les nouveau-nés mâles de *V. berus* n'est par contre pas confirmé chez les juvéniles et les adultes de cette espèce.

Il n'est pas exclu que les particularités de l'écaillage que nous observons soient en partie liées au taux de mélanisme important chez les vipères étudiées. Duguy et Saint Girons (1988) par exemple ont montré que la variabilité de l'écaillage était plus élevée chez les Couleuvres à collier noires que chez les normales. Nous avons nous-mêmes relevé quelques différences d'écaillage entre les deux phénotypes. Les Vipères péliades mâles normaux, par exemple, ont un nombre d'écailles parafrontales significativement plus élevé que les mâles mélaniques de cette espèce (resp. 6.82 ± 1.05 , N = 28 et 5.58 ± 0.78 , N = 17) ($p = 0.0028$).

En conclusion, nous pouvons dire que les stratégies reproductrices de la Vipère aspic et de la Vipère péliade dans la zone de contact des Préalpes bernoises sont globalement les mêmes qu'en Loire-Atlantique. Seule la taille de *V. berus*, jeune et adulte, diffère très nettement. Le léger nanisme de la péliade dans les Préalpes est-il uniquement dû à la pression de sélection des facteurs environnementaux ou est-il déjà le résultat d'une adaptation génotypique? D'autres travaux sont nécessaires pour tenter de répondre à cette question.

5. TAILLE ET MÉLANISME

5.1. Introduction

Le mélanisme chez *Vipera aspis*, fréquent localement et particulièrement en montagne, a souvent été rapporté (e.g. Fatio, 1872; Saint Girons et Fons, 1977; Arnold et Burton, 1978, Pillet et Gard, 1979; Hofer, 1991; Kramer et Stemmler, 1992) mais il n'a fait l'objet que de rares études (Nauilleau, 1973; Monney, 1990). Exceptionnel, voire inexistant dans la Chaîne jurassienne, il en est de même de manière générale au Nord de l'aire de répartition de l'espèce. Dans plusieurs régions des Alpes et des Préalpes au contraire, ce caractère est fréquent et le taux de mélanisme au sein d'une population est souvent voisin de 50%. Dans les Préalpes fribourgeoises par exemple, à l'Ouest de la Suisse, Nauilleau (1973) signale 54% de vipères noires (N = 79) et Monney (1990) 58% (N = 21). Il en est de même dans les Apennins, au centre et à l'Est de l'Italie, où le mélanisme est localement fréquent au sein des populations montagnardes de *V. aspis* (Bruno et Mageri, 1990).

La situation est bien différente pour *V. berus*. Le mélanisme chez cette espèce n'est pas rare dans le Jura et au Nord de son aire de répartition, ainsi qu'en montagne. Les hypothèses tentant d'expliquer le rôle écologique du mélanisme chez *V. berus* et sa maintenance au sein d'une population sont nombreuses, mais bien des questions restent encore ouvertes (Andren et Nilson, 1981; Forsman et As, 1987; Madsen et Stille, 1988; Luiselli, 1992, 1993; Forsman, 1993, 1995; Capula et Luiselli, 1994; Luiselli *et al.* 1994; Monney *et al.*, 1995). Afin de mieux cerner les facteurs impliqués dans ce polymorphisme, et comme le suggère Luiselli (1993), il nous a semblé judicieux de comparer la situation chez deux espèces proches philogénétiquement et vivant dans une même station. Soumises ensemble à des pressions sélectives identiques ou tout au moins très proches, ces deux serpents présentent-ils des caractéristiques morphologiques communes liées au mélanisme ? Retrouve-t-on les mêmes tendances dans d'autres populations ?

5.2. Matériel et méthodes

Nous avons mesuré la longueur totale (LT), la longueur museau-cloaque (LC) et le poids des vipères sur le terrain (voir chapitre 4). Seule la taille des femelles gravides et des mâles adultes est considérée. La longueur totale minimale de ces derniers est celle des plus petits mâles observés en activité sexuelle, soit 40 cm pour *V. berus* et 45 cm pour *V. aspis*. Le poids des vipères n'est relevé que si nous n'observons aucune trace d'activité trophique récente, soit essentiellement en fin de gestation pour les femelles et au début des périodes d'accouplement pour les mâles. Si nous n'avons considéré que les femelles reproductrices, c'est que le cycle sexuel des femelles des deux espèces est pluriannuel, au plus triennal pour *V. aspis* et au plus biennal pour *V. berus* (voir chapitre 3); de ce fait, les variations pondérales annuelles chez ces vipères sont importantes et difficilement comparables. La récolte de nos données s'échelonnant sur une période de 7 années, un même individu peut être comptabilisé plusieurs fois, mais au plus une seule fois par année.

Pour comparaison, nous avons intégré à nos analyses deux lots de données concernant *V. aspis*. Le premier provient des Préalpes fribourgeoises, à l'Ouest de la Suisse (Monney, 1988, 1990, 1992), et le second des Abruzzes, en Italie centrale. Ces dernières ont été récoltées par nos collègues Luca Luiselli et Massimo Capula.

La station fribourgeoise est située à une altitude moyenne de 900 m, dans l'étage montagnard inférieur dominé par le hêtre (Carici- et Cardamino-Fagetum). Outre la forêt, on y trouve des pâturages parsemés de murgiers, de murs de pierres, et de haies buissonnantes. En plus de la vipère aspic, dont les femelles se reproduisent en moyenne tous les deux ans, on y trouve la coronelle lisse (*Coronella austriaca*) et la couleuvre à collier (*Natrix natrix*). La température annuelle moyenne est d'environ 8°C et la hauteur

moyenne des précipitations annuelles est d'environ 1500 mm (Imhof, 1965; Kirchhofer et Sevnk, 1992).

La station italienne est située à une altitude de 800 m (Val Sagittario), dans la ceinture samnitique de la région méditerranéenne. Elle est dominée par le hêtre. Le cycle sexuel des femelles est en moyenne biennal. Pour cette station, le poids des femelles non reproductrices a également été considéré. Ces vipères vivent en sympatrie avec quatre autres espèces de serpents: la coronelle lisse (*Coronella austriaca*), la couleuvre à collier (*Natrix natrix*), la couleuvre d'Esculape (*Elaphe langissima*) et la couleuvre verte et jaune (*Hierophis viridiflavus*), cette dernière étant fréquemment mélanique. La température annuelle moyenne est d'environ 10 °C et la hauteur moyenne des précipitations annuelles est d'environ 1150 mm. Les vipères sont abondantes en bordure de la forêt mixte, et notamment à proximité des vieux murs de pierres et des murgiers.

Les longueurs et poids moyens des vipères sont comparés à l'aide du test t de Student. Le test du X^2 est utilisé pour comparer les taux de mélanisme. Les droites de régression sont comparées selon la méthode de Hald (1967).

5.3. Résultats

5.3.1. Comparaison interspécifique

Dans notre station de l'Oberland bernois occupée par les deux espèces de vipères, les adultes de *V. aspis*, mâles et femelles, sont significativement plus longs (LT et LC) et plus lourds que les adultes de *V. berus* (poids des mâles: d.f. = 217, $t = 8.283$; poids des femelles: d.f. = 136, $t = 4.054$; LT mâles: d.f. = 237, $t = 13.250$; LT femelles: d.f. = 136, $t = 6.436$, $p < 0.0001$ dans tous les cas). La différence est particulièrement marquée chez les mâles. Les aspics mesurent environ 10 cm de plus et pèsent en moyenne 25 g de plus (Tab. 5 et Fig. 10).

La comparaison des droites de régression du logarithme de la longueur du corps par le logarithme du poids montre que les mâles péliades sont significativement plus trapus que les mâles aspics (Fig. 11). Les variances résiduelles des deux droites ne sont pas significativement différentes ($p = 0.130$). Leurs pentes valent 2.55 et 3.02 et sont significativement différentes ($p = 0.018$). Il n'y a par contre pas de différence significative entre les femelles des deux espèces.

	Longueur totale (cm)			Longueur corps (cm)			Poids (g)					
	N	Moyenne	E.-type	Min.-Max.	N	Moyenne	E.-type	Min.-Max.	N	Moyenne	E.-type	Min.-Max.
<i>V.aspis</i>												
Mâles	175	56.8	5.702	45.5-71.0	167	48.7 *	4.881	38.9-60.4	156	75.8 *	23.938	35.0-150.0
Femelles	87	57.0	4.897	45.0-70.0	82	50.6 *	4.463	40.3-62.3	87	102.5 *	26.385	55.0-173.0
Mâles norm.	110	56.6	5.745	45.5-71.0	104	48.3	4.932	38.9-60.4	96	75.6	21.783	35.0-135.0
Mâles méf.	65	57.2	5.653	46.0-70.0	63	49.4	4.751	40.1-59.7	60	76.2	27.226	41.5-150.0
Fem. norm.	54	57.7	5.32	45.0-70.0	49	51.2	4.925	40.3-62.3	54	107.6 *	27.523	55.0-173.0
Fem. méf.	33	55.9	3.937	50.0-65.0	33	49.6	3.316	44.9-57.3	33	94.1 *	22.337	63.0-159.0
<i>V.berus</i>												
Mâles	64	46.6 *	3.795	40.0-55.0	64	39.7 *	3.357	33.9-47.6	63	49.5 *	12.248	31.0-81.0
Femelles	51	51.9 *	3.591	44.0-58.0	49	46.6 *	3.202	39.9-53.6	51	85.2 *	19.649	54.0-128.0
Mâles norm.	31	45.5 *	3.677	40.0-55.0	31	38.8 *	3.313	33.9-47.6	31	46.2 *	11.429	31.0-77.0
Mâles méf.	33	47.6 *	3.687	41.0-53.5	33	40.6 *	3.212	34.7-45.8	32	52.7 *	12.342	31.5-81.0
Fem. norm.	26	51.1	3.744	44.0-57.5	26	46.0	3.392	39.9-53.6	26	79.5 *	17.242	54.0-112.0
Fem. méf.	25	52.8	3.271	47.0-58.0	23	47.2	2.907	42.8-51.9	25	91.2 *	20.538	55.8-128.0

Tableau 5: Longueurs et poids de *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans l'Oberland bernois. Les étoiles indiquent les couples de valeurs qui diffèrent significativement ($p < 0.05$).

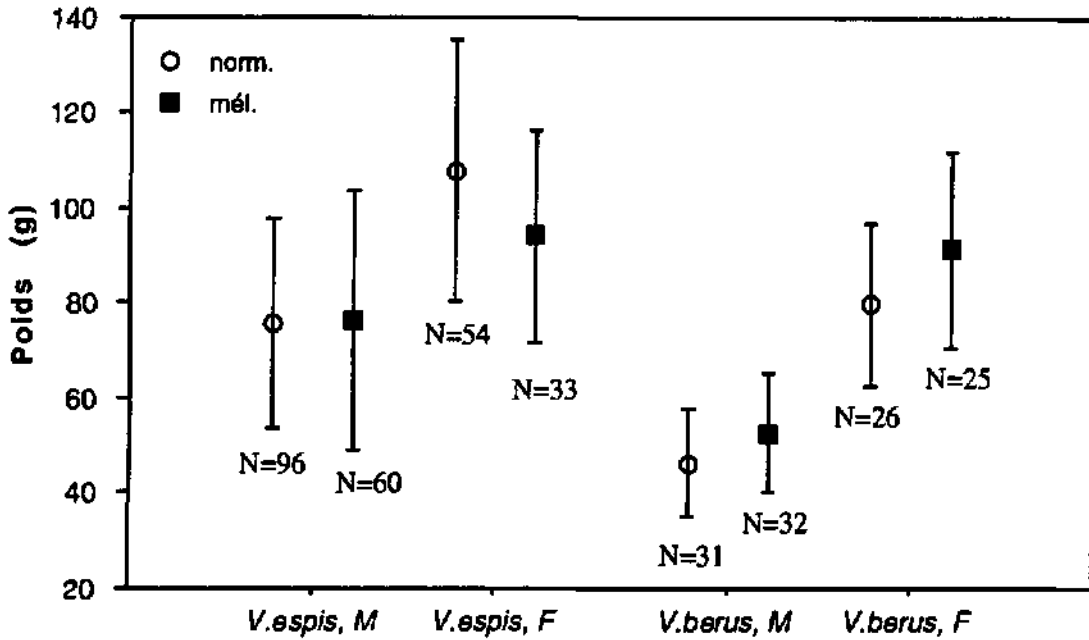
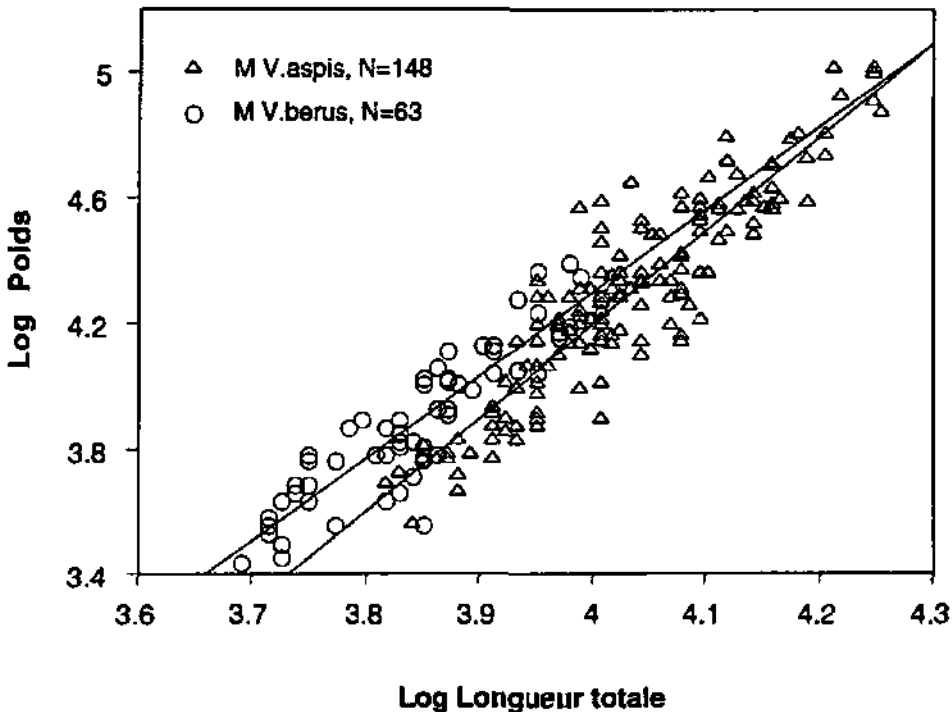


Figure 10: Moyennes et écarts-types du poids des vipères aspics et péliades dans la zone de contact étudiée. Mâles (M) et femelles (F) de *V. aspis* sont significativement plus lourds que *V. berus*. On remarque d'autre part que les péliades mélaniques sont plus lourdes que les normales et que c'est l'inverse chez *V. aspis* femelle.



$$\text{Log Poids} = -6.206 + 2.626 \cdot \text{Log Longueur totale}; R^2 = .801 \text{ (M V.berus)}$$

$$\text{Log Poids} = -7.674 + 2.967 \cdot \text{Log Longueur totale}; R^2 = .829 \text{ (M V.aspis)}$$

Figure 11: Droites de régression du logarithme de la longueur en fonction du logarithme du poids de *Vipera aspis* Mâle (M) et de *V. berus* Mâle dans la zone de contact étudiée. Les pentes des deux droites sont significativement différentes ($p = 0.018$).

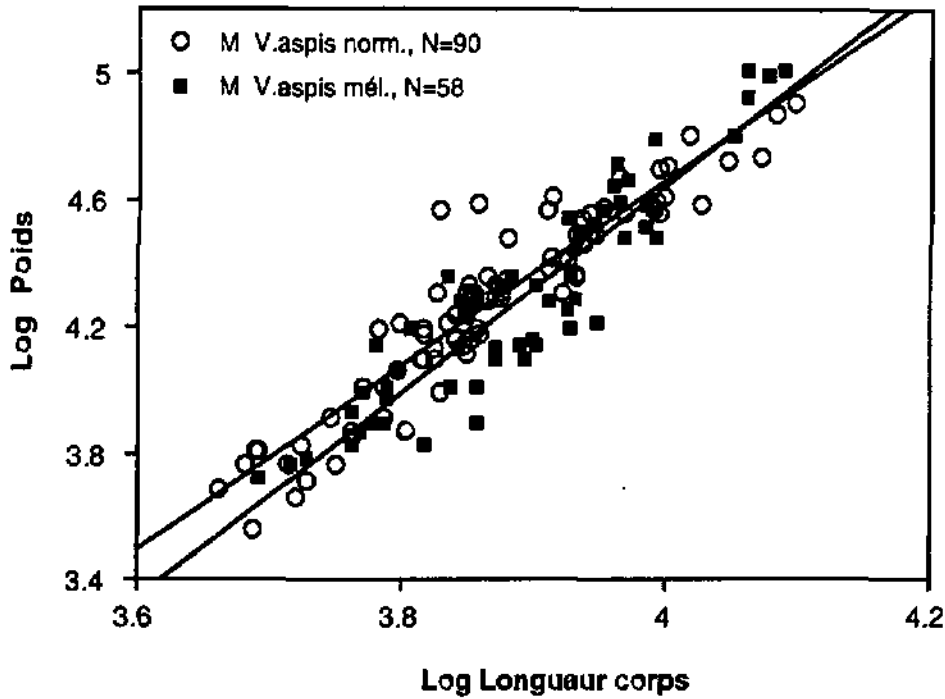
Le pourcentage de vipères noires est significativement plus grand chez *V. berus* (49%, N = 74) que chez *V. aspis* (34%, N = 173) ($X^2 = 4.632$, d.f. = 1, $p = 0.031$). Dans les stations fribourgeoise et italienne au contraire, les taux de mélanisme chez *V. aspis*, resp. 58% (N = 36) et 56% (N = 64) ne sont pas statistiquement différents de celui observé chez *V. berus* dans l'Oberland (d.f. = 1, $X^2 = 0.910$ et 0.795 , $p = 0.340$ et 0.372 resp.), alors qu'ils diffèrent significativement de celui de *V. aspis* de l'Oberland (d.f. = 1, $X^2 = 7.405$ et 9.540 , $p = 0.006$ et 0.002 resp.).

5.3.2. Comparaison intraspécifique.

5.3.2.1. *Vipera aspis*

Dans l'Oberland bernois, la longueur totale des mâles et des femelles n'est pas significativement différente ($t = -0.332$, d.f. = 260, $p = 0.740$) (Tab. 5). La longueur du corps et le poids des femelles sont significativement supérieurs à ceux des mâles ($t = -2.893$, d.f. = 247, $p = 0.0042$; $t = -8.020$, d.f. = 241, $p < 0.0001$ resp.). Les femelles "normales" sont en moyenne significativement plus lourdes que les mélaniques, resp. 107.6 g et 94.1 g ($t = -2.385$, d.f. = 85, $p = 0.0193$). Leurs longueurs moyennes ne sont par contre pas significativement différentes (pour LT et LC, $t = 1.6821$, d.f. = 85, $p = 0.0961$; $t = 1.654$, d.f. = 80, $p = 0.1020$). Chez les mâles, les longueurs et poids moyens ne diffèrent pas entre les deux phénotypes. Par contre, la comparaison des droites de régression (logarithme du poids par logarithme de la longueur du corps) montre que les mâles normaux sont plus lourds, pour une longueur donnée, que les mélaniques, la distance entre les deux droites étant significativement différente de 0 ($p = 0.004$). Elle mesure sur Y (X fixe) 0.0561 (Fig. 12). Le taux de mélanisme des mâles (N = 79) et des femelles (N = 94), respectivement 30 et 37%, n'est pas significativement différent ($X^2 = 0.897$, d.f. = 1, $p = 0.343$).

La taille respective de *V. aspis* des Préalpes fribourgeoises et de l'Italie centrale ne diffère pas, pour les mâles et les femelles, de façon significative (pour LT: $t = -1.491$, d.f. = 46, $p = 0.142$ et $t = 1.499$, d.f. = 49, $p = 0.140$ resp.) (Tab.6). Ces vipères, mâles et femelles, sont par contre significativement plus grandes que celles de l'Oberland (pour LT de la station fribourgeoise: $t = -3.566$, d.f. = 184, $p = 0.0005$ et $t = 2.643$, d.f. = 109, $p = 0.0094$ resp. et pour LT de la station italienne: $t = -2.184$, d.f. = 210, $p = 0.0301$ et $t = -5.030$, d.f. = 112, $p < 0.0001$ resp.) (Fig.13). Dans ces deux stations, le taux de mélanisme ne diffère pas non plus de façon significative entre mâles et femelles ($X^2 = 0.087$, d.f. = 1, $p = 0.768$ et $X^2 = 0.855$, d.f. = 1, $p = 0.355$ resp.). Il est cependant intéressant de constater que pour les trois populations, on observe la même tendance, soit un taux de mélanisme chez les femelles supérieur à celui des mâles, resp. 37 et 30% dans l'Oberland, 60 et 54% dans les Préalpes fribourgeoises, et 63 et 51% dans les Abruzzes.



Log Poids = $-7.051 + 2.928 \cdot \text{Log Longueur corps}$; $R^2 = .883$ (M *aspis* norm.)

Log Poids = $-8.388 + 3.258 \cdot \text{Log Longueur corps}$; $R^2 = .848$ (M *aspis* mél.)

Figure 12: Droites de régression du logarithme de la longueur en fonction du logarithme du poids des mâles (M) mélaniques (mél.) et des mâles normaux (norm.) chez les adultes de *Vipera aspis* dans la zone de contact de l'Oberland bernois. La distance entre les deux droites est significativement différente de 0 ($p = 0.004$).

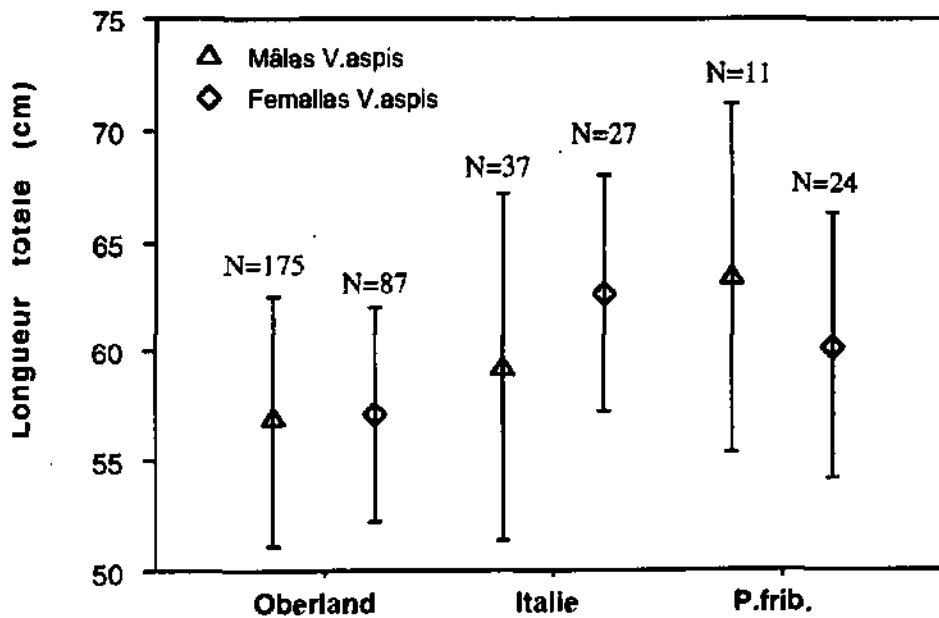


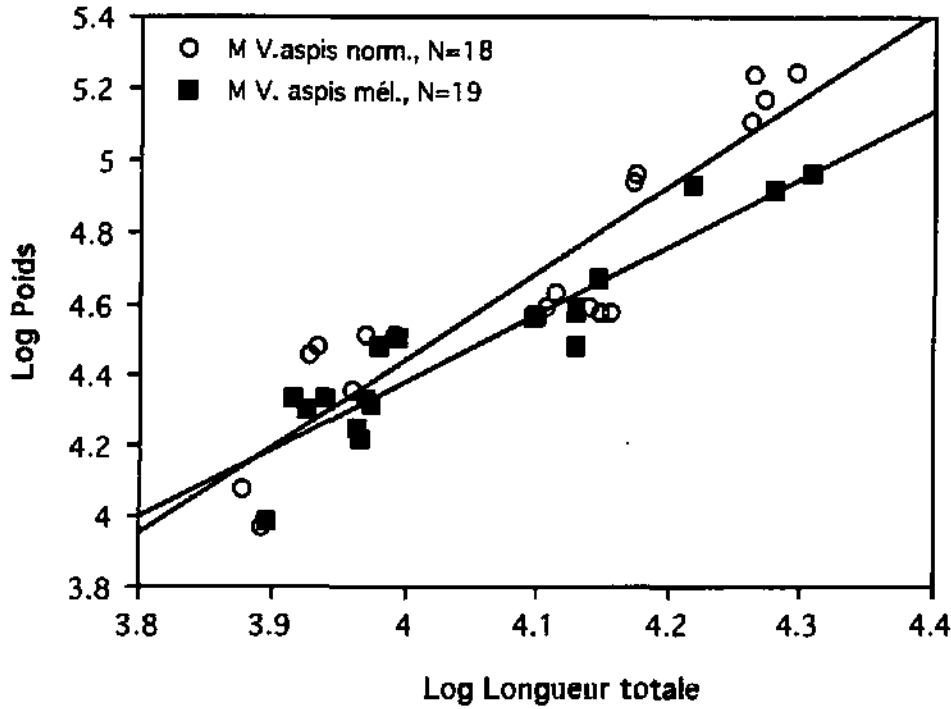
Figure 13: Moyennes et écarts-types de la longueur des vipères aspics adultes mâles et femelles dans l'Oberland bernois, dans les Abruzzes (Italie centrale) et dans les Préalpes fribourgeoises. Les vipères aspics de l'Oberland, mâles et femelles, sont significativement plus petites que dans les deux autres stations.

	Longueur totale (cm)				Poids (g)			
	N	Moy.	E-type	Min.-Max.	N	Moy.	E-type	Min.-Max.
<i>V. aspis</i>								
Abruzzes								
Mâles	37	59.2	7.913	48.3-74.2	37	102.2*	35.643	53.0-189.0
Femelles	27	62.6	5.414	53.2-72.1	27	136.6*	33.049	92.0-197.0
Mâles norm.	18	60.4	8.364	48.3-73.3	18	113.2	42.521	53.0-189.0
Mâles mél.	19	58.2	7.524	50.2-74.2	19	91.7	24.442	54.0-142.0
Fem. norm.	10	62.5	6.031	53.2-72.1	10	143.7	33.308	96.0-197.0
Fem. mél.	17	62.7	5.212	53.9-72.1	17	132.4	32.894	92.0-189.0
<i>V. aspis</i>								
Préalpes frib.								
Mâles	11	63.3	7.93	48.8-73.0	11	122.2*	36.499	65.0-168.0
Femelles	24	60.2	6.086	49.0-70.0	8	167.9*	21.184	140.0-192.0
Mâles norm.	5	61.1	9.619	48.8-73.0	5	118.7	46.154	65.0-168.0
Mâles mél.	6	65.2	6.524	53.0-72.0	6	125.1	30.616	76.0-160.0
Fem. norm.	9	60.9	5.742	51.0-68.0	2	166.0		140.0-192.0
Fem. mél.	15	59.7	6.439	49.0-70.0	6	168.6	18.864	140.0-184.0

Tableau 6: Longueurs et poids de *Vipera aspis* en Italie centrale (Abruzzes) et dans les Préalpes fribourgeoises. Les étoiles indiquent les couples de valeurs qui diffèrent significativement ($p < 0.05$).

Comme dans l'Oberland, la longueur totale des femelles dans les Abruzzes et les Préalpes fribourgeoises ne diffère pas significativement de celle des mâles ($t = 1.912$, d.f. = 62, $p = 0.0604$ et $t = -1.268$, d.f. = 33, $p = 0.2138$, resp.). Il en est de même pour le poids, les femelles étant significativement plus lourdes que les mâles ($t = 3.934$, d.f. = 62, $p = 0.0002$) et $t = 2.417$, d.f. = 33, $p = 0.0213$ resp.).

La comparaison des longueurs et des poids moyens entre les deux phénotypes mélanique et normal met en évidence la même tendance dans les Abruzzes que dans l'Oberland. Les femelles normales ont une longueur moyenne identique à celle des mélaniques, resp. 62.52 cm (N = 10) et 62.68 cm, (N = 17) ($t = 0.074$, d.f. = 25, $p = 0.941$) et tendent à être plus lourdes que celles-ci (resp. 143.70 g et 132.41 g), la différence n'étant cependant pas significative ($t = -0.853$, d.f. = 25, $p = 0.402$). Les longueurs et poids moyens des mâles ne diffèrent pas non plus significativement entre les deux phénotypes. Par contre, la comparaison des droites de régression (logarithme



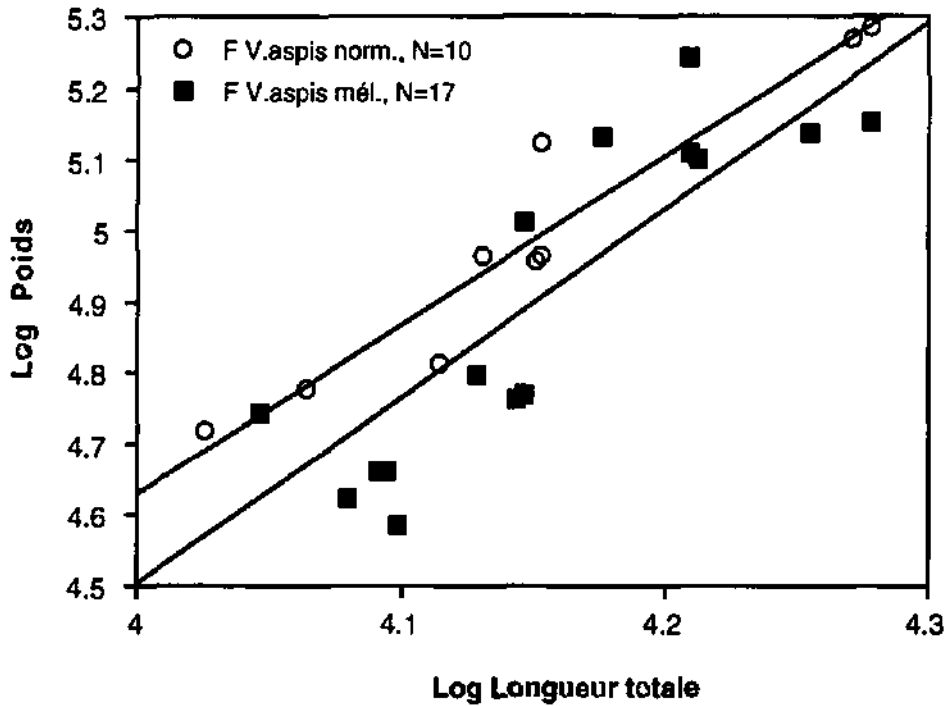
$$\text{Log Poids} = -3.208 + 1.897 * \text{Log Longueur totale}; R^2 = .87 \text{ (mél.)}$$

$$\text{Log Poids} = -5.286 + 2.432 * \text{Log Longueur totale}; R^2 = .841 \text{ (norm.)}$$

Figure 14: Droites de régression du logarithme de la longueur en fonction du logarithme du poids des mâles (M) mélaniques (mél.) et des mâles normaux (norm.) chez *Vipera aspis* des Abruzzes (Italie centrale). La distance entre les deux droites est significativement différente de 0 ($p = 0.025$).

du poids par logarithme de la longueur) montre que, comme dans l'Oberland bernois, les mâles normaux sont plus lourds, pour une longueur donnée, que les mélaniques (Fig. 14). La distance entre les droites est significativement différente de 0 ($p = 0.025$) et mesure sur Y (X fixe) 0.098. Les variances résiduelles des deux droites ne sont pas significativement différentes ($p = 0.024$), de même que leurs pentes qui valent 2.43 et 1.89 ($p = 0.107$). Nous obtenons les mêmes résultats pour les femelles, relevant l'avantage pondéral, pour une longueur donnée, des femelles normales (Fig. 15) (Distance entre les deux droites significativement différente de 0 ($p = 0.023$) et mesurant sur Y (X fixe) 0.096, pentes non différentes et valant 2.36 et 2.62 ($p = 0.561$), variance résiduelle non significativement différente ($p = 0.028$)).

En ce qui concerne la station fribourgeoise, le petit nombre de mâles ne permet pas de comparaison statistique entre les phénotypes et il n'y a pas de différence significative de longueur chez les femelles.



$$\text{Log Poids} = -4.818 + 2.363 \cdot \text{Log Longueur totale}; R^2 = .942 \text{ (norm.)}$$

$$\text{Log Poids} = -6.008 + 2.628 \cdot \text{Log Longueur totale}; R^2 = .798 \text{ (mél.)}$$

Figure 15: Droites de régression du logarithme de la longueur en fonction du logarithme du poids des femelles (F) mélaniques (mél.) et des femelles normales (norm.) chez *Vipera aspis* des Abruzzes (Italie centrale). La distance entre les deux droites est significativement différente de 0 ($p = 0.023$).

5.3.2.2. *Vipera berus*

Dans l'Oberland bernois, les femelles de *V. berus* sont significativement plus longues et plus lourdes que les mâles ($t = -7.708$, d.f. = 113; $t = -11.858$; d.f. = 112 resp., $p < 0.0001$), la différence étant beaucoup plus marquée que chez *V. aspis*. Contrairement à ce que l'on observe chez *V. aspis*, ce ne sont pas les femelles normales mais les mélaniques qui sont significativement plus lourdes ($t = -2.209$, d.f. = 49, $p = 0.032$). Comme pour les femelles de *V. aspis*, il n'y a pas de différence de longueur entre les deux phénotypes (pour LC, $t = -1.353$, d.f. = 47, $p = 0.1826$; pour LT, $t = -1.739$, d.f. = 49, $p = 0.0884$). En ce qui concerne les mâles, la situation est également différente entre les deux espèces. S'il n'y a pas de différence significative de poids moyen et de longueur moyenne chez *V. aspis*, les mâles mélaniques de *V. berus* sont quant à eux significativement plus longs et plus lourds que les normaux (pour LC: $t = -2.185$, d.f. = 62, $p = 0.0327$; pour LT, $t = -2.216$, d.f. = 62, $p = 0.0304$; pour le poids: $t = -2.159$, d.f. = 61, $p = 0.0348$). Les droites de régression (logarithme du poids par logarithme de la longueur du corps) des deux phénotypes ne diffèrent par contre pas de façon

significative, que ce soit leurs pentes ($p = 0.608$) ou la distance entre les droites ($p = 0.593$).

Comme pour *V. aspis*, le taux de mélanisme des mâles ($N = 27$) et des femelles ($N = 47$), respectivement 44 et 51%, n'est pas significativement différent ($X^2 = 0.301$, d.f. = 1, $p = 0.5834$), mais on observe la même tendance, soit un taux de mélanisme supérieur chez les femelles (Monney *et al.*, 1995).

5.3.3. Le mélanisme chez les jeunes vipères et chez les adultes

A la naissance, les vipéreaux des deux espèces sont normalement colorés, ce qui confirme d'autres observations (Nauveau, 1972, 1973, 1979; Monney, 1990). Chez *V. berus* en Allemagne, les jeunes peuvent être noirs dès la naissance (Schiemenz, 1987). Dans l'Oberland bernois, les vipères péliades nouveau-nées ont souvent une couleur de fond légèrement plus foncée que les autres, ce qui n'est pas le cas chez la vipère aspic. Chez les deux espèces, le mélanisme apparaît progressivement au cours de la croissance, par assombrissement de la couleur de fond des téguments.

Nous avons observé 8 jeunes vipères aspics de moins d'une année qui étaient déjà très foncées; elles mesuraient entre 23 et 29 cm (moyenne = 25.9 cm) et leur zig-zag dorsal était encore visible; leurs yeux et leurs écailles labiales étaient clairs. L'assombrissement des téguments est très marqué immédiatement après la mue; une femelle de 29 cm, encore relativement claire le 19 juillet 1991, devint presque entièrement noire suite à sa mue le 4 septembre de la même année; seuls ses yeux et ses écailles labiales étaient clairs. Au cours de leur deuxième année, les vipères aspics deviennent totalement noires, y compris les écailles labiales et l'iris de l'oeil. Elles mesurent entre 29.5 et 35.5 cm (moyenne = 32.3 cm, $N = 6$). Certains individus, essentiellement des femelles, demeurent rougeâtres, coloration pouvant persister jusqu'à l'âge adulte. Ce type de mélanisme est fréquent dans les Préalpes fribourgeoises (Monney, 1990).

Si le mélanisme semble légèrement plus accentué et se manifeste un peu plus rapidement chez les mâles que chez les femelles de vipères aspics, la différence est encore plus nette chez la vipère péliade. Nous avons observé un mâle d'une année exactement, complètement noir à l'exception de l'iris brun de ses yeux; il mesurait 21 cm. Trois jeunes femelles mélaniques dans leur deuxième année, mesurant respectivement 22, 23 et 27 cm, ainsi que deux autres dans leur troisième année, mesurant 30 et 33.5 cm, présentaient toutes une robe encore brun foncée. Certaines femelles mélaniques passent par un stade "concolor" brun rouge cuivré lorsqu'elles mesurent entre 40 et 45 cm. Cette coloration particulière a déjà été décrite par Pielowski (1962) en Pologne et Schiemenz (1987) en Allemagne. Elle correspond probablement, dans certaine région, au terme populaire de "vipère cuivrée", "Kupferotter" en allemand.

Chez les vipères adultes, les différences interspécifiques liées au mélanisme sont évidentes dans l'Oberland bernois. La plus remarquable est la couleur de l'iris qui est, à de rares exceptions près, complètement noire chez *V. aspis*. Moins d'un pour-cent des vipères aspics noires avait l'iris rougeâtre ou blanchâtre. Au contraire, l'iris de l'oeil de *V. berus* est toujours bien orangé chez les femelles et brun foncé rougeâtre chez les mâles. Chez la plupart des femelles de cette espèce, les écailles labiales demeurent blanches ou jaunâtres, et le corps est parsemé de minuscules taches claires, souvent jaunâtres. Ces deux dernières caractéristiques sont tout à fait exceptionnelles chez les mâles de *V. berus* et nous ne les avons observées qu'à une seule reprise chez une femelle de *V. aspis*.

Dans les Abruzzes, les vipères aspics mélaniques, mâles et femelles, ont l'iris bien rougeâtre et souvent les écailles labiales claires, comme les femelles de *V. berus* dans l'Oberland (Capula et Luiselli, comm. personnelles).

5.4. Discussion

La comparaison de la taille des vipères adultes entre notre station de l'Oberland bernois et une autre zone de contact, mais de plaine celle-là, en Loire-Atlantique (Saint Girons et Naulleau, 1981), est intéressante. En effet, s'il n'y a pas de différence significative de longueur et de poids pour *V. aspis*, *V. berus* est significativement plus petite dans notre station. Les dimensions que nous observons chez cette espèce correspondent à celles mentionnées par Neumeyer (1984) dans les Grisons. Il semble s'agir d'une "forme naine" de montagne (Monney *et al.*, 1995) dont la taille moyenne et la taille maximale sont nettement inférieures à celles des populations nordiques.

Il est curieux de constater que dans les Alpes orientales italiennes, à une altitude de 1100 mètres, les vipères péliades sont également beaucoup plus grandes que dans notre station, les mâles pouvant atteindre 63 cm (moy. 54.6 ± 3.1 cm, N=40) (Luiselli, 1993) et les femelles 72 cm (moy. 63.1 ± 6.88 cm, N=10) (Capula *et al.*, 1992; Monney *et al.*, 1995). Il s'agit là de tailles plutôt exceptionnelles, les péliades mâles des Alpes carniques mesurant pour la plupart entre 50 et 55 cm, les femelles entre 55 et 62 cm. Dans l'Oberland, les longueurs maximales que nous avons enregistrées pour les mâles et les femelles sont respectivement 55 et 58 cm (moy. resp. 46.6 ± 3.8 cm, N=64, et 51.9 ± 3.6 cm, N=51).

La plus petite taille des vipères aspics de l'Oberland bernois, comparée à celle de l'Italie centrale et des Préalpes fribourgeoises, est peut-être due aux conditions climatiques moins favorables de cette région, et notamment à l'enneigement qui est beaucoup plus important. La durée de la période active s'en trouve raccourcie, et par là même la croissance des vipères est ralentie. Le type de végétation reflète parfaitement les différences de climat, les forêts de hêtres des Abruzzes et des Préalpes fribourgeoises contrastant avec les forêts d'épicéas de l'Oberland bernois. Il se pourrait

également que des facteurs alimentaires jouent un rôle. Dans notre station des Préalpes fribourgeoises par exemple, le lézard vivipare est absent et le lézard agile plutôt rare. Dans ces conditions, les vipères adultes n'en consomment pas ou exceptionnellement (Monney, 1990a). Ce n'est pas le cas dans l'Oberland bernois où les densités de lézards sont élevées et où les deux espèces de vipères en consomment régulièrement (Voir chapitre 6). Cette abondance de petites proies pourrait favoriser les vipères de petite taille. La taille moyenne relativement faible de *V. aspis* dans l'Oberland semble donc être due à des facteurs climatiques et alimentaires qui n'empêchent pas certains individus d'atteindre des tailles maximales comparables à celles d'autres populations étudiées.

Blanchard et Blanchard (1940) ont montré que le mélanisme chez la couleuvre américaine *Thamnophis s. sirtalis* est un caractère récessif qui ne s'exprime que chez les homozygotes. Si cela est également vrai pour les vipères, une forte proportion d'individus noirs dans une population indique que cette coloration présente des avantages adaptatifs importants qui permettent son maintien. Le principal avantage sélectif pour une vipère d'être noire est lié à une thermorégulation plus efficace, avec toutes les conséquences métaboliques que cela peut entraîner: croissance plus rapide, prolongation de la période active, meilleure activité trophique (Gibson et Falls, 1979). A une exception près (Forsman et As, 1987, Forsman, 1993), les auteurs qui ont étudié *V. berus* ont constaté que les individus mélaniques sont plus grands ou plus lourds que les normaux (Andren et Nilson, 1981; Madsen et Stille, 1988; Luiselli, 1992, 1993; Capula et Luiselli, 1994; Monney *et al.*, 1995). Andren et Nilson pensent que le taux de mélanisme élevé au sein d'une population résulte d'un équilibre entre les avantages que procure une grande taille dans la reproduction (femelles plus fécondes et mâles plus puissants lors des combats pré-nuptiaux) et la plus grande vulnérabilité des vipères mélaniques vis-à-vis des prédateurs. Selon Forsman (1995), le mélanisme accroît l'intensité de prédation sur les mâles, mais non sur les femelles, ceci en raison de leur comportement différent. Luiselli et ses collègues obtiennent des résultats similaires à ceux d'Andren et Nilson mais suggèrent que le mélanisme présente des avantages sélectifs essentiellement chez les femelles. Selon ces auteurs, la mortalité suite à la parturition est inférieure chez les femelles mélaniques et celles-ci se reproduisent plus régulièrement que les normales (Luiselli, 1992; Capula et Luiselli, 1994). De plus, ils constatent que le taux de mélanisme est significativement plus bas chez les mâles que chez les femelles, respectivement 13% (N = 46) et 35% (N = 37).

Nos résultats dans l'Oberland bernois vont dans le même sens que ceux d'Andren et Nilson et de Luiselli et collaborateurs, les péliades mélaniques étant plus lourdes et (ou) plus longues que les normales. Nous avons également mis en évidence une fécondité supérieure chez les femelles mélaniques (voir chapitre 4), mais nous ne pouvons par contre pas évaluer de manière précise l'importance de la mortalité des

femelles postparturientes. Quant au taux de mélanisme, il n'est pas significativement différent entre mâles et femelles, mais la tendance est la même qu'en Italie, respectivement 44 et 51%. Nous retrouvons cette même tendance dans les trois populations de vipères aspics étudiées (Oberland bernois, Préalpes fribourgeoises et Abruzzes), ce qui renforce l'hypothèse que cette coloration est particulièrement avantageuse pour les femelles des deux espèces. Les données concernant *V. berus* en Forêt Noire, en Allemagne (Lehuert et Klemenz, 1993), vont dans le même sens.

Dans la zone de contact que nous avons étudiée dans l'Oberland bernois, *V. aspis* et *V. berus* occupent une niche écologique similaire (voir chapitre 6 et 7), comme c'est également le cas en Loire-Atlantique (Saint Girous, 1975). Malgré cette similitude, *V. aspis* semble subir des pressions de sélection très différentes de celles de *V. berus*. En effet, non seulement le taux de mélanisme chez cette espèce est plus faible que chez *V. berus*, mais ce sont les individus normalement colorés qui présentent un avantage pondéral.

Comment expliquer ces différents taux de mélanisme ?

Les avantages pour *V. aspis* et *V. berus* d'être noires sont probablement les mêmes en ce qui concerne la thermorégulation. Chez ces deux espèces, il existe des populations où la moitié des individus sont mélaniques. Dans la zone de contact que nous avons étudiée, on pouvait s'attendre à trouver des taux de mélanisme semblables chez les deux espèces, peut-être un peu supérieurs chez *V. aspis*, l'espèce la plus thermophile. Or c'est l'inverse que nous observons, ce qui suggère que les deux espèces ne sont pas soumises aux mêmes pressions de sélection.

Nous verrons au chapitre 7 que *V. aspis* et *V. berus* opèrent une sélection des habitats et qu'elles n'occupent pas les mêmes milieux dans les mêmes proportions. La ligne de démarcation relativement étroite entre les deux espèces correspond au passage progressif d'un milieu plutôt buissonnant et ouvert, où *V. aspis* domine, vers un milieu plus fermé, constitué notamment d'une forêt fraîche, humide et clairière, où c'est *V. berus* qui domine. Nous suggérons que ce facteur environnemental est responsable de la différence de taux de mélanisme entre les deux espèces. Aux conditions thermiques et hygrométriques différentes s'ajoute une pression des prédateurs qui n'est pas la même en milieu ouvert et en milieu fermé. La prédation des rapaces diurnes et des corvidés est de toute évidence plus forte en milieu ouvert et non forestier, ce qui pourrait contre-sélectionner le mélanisme qui rend les vipères beaucoup plus visibles. Cela expliquerait donc pourquoi l'espèce la plus sensible aux conditions thermiques et qui se trouve en limite de répartition présente un taux de mélanisme inférieure à celui de l'espèce la moins thermophile.

Plusieurs autres exemples montrent que le type d'habitat, essentiellement la couverture forestière, joue un rôle primordial dans les taux de mélanisme observés. En

Italie centrale et dans les Préalpes fribourgeoises, les vipères aspics sont fondamentalement liées à des hêtraies et les taux de mélanisme dépassent 50%. Il en est de même pour la station préalpine étudiée par Naulleau (1973), à l'étage subalpin dominé par l'épicéa. Au contraire, plusieurs stations colonisées par la péliade dans les Préalpes fribourgeoises sont situées en dessus de la limite supérieure de la forêt et sont complètement nues, dépourvues d'arbres voire de buissons. Dans ces conditions, le taux de mélanisme est de l'ordre de 10% (9.5%, N = 21) pour l'une d'entre elle, température moyenne et hauteur des précipitations moyennes annuelles resp. 0-5°C et 2000-2400 mm) (Obs. pers.). A l'opposé, dans une vaste tourbière du Jura suisse (Température et hauteur des précipitations moyennes annuelles resp. 0-5°C et 1600-2000 mm), milieu essentiellement forestier, le taux de mélanisme chez la péliade est de l'ordre de 66% (N = 18) (Obs. pers.). Dans la vallée de l'Oberland bernois que nous avons étudiée, nous connaissons deux stations extrêmes situées au-dessus de la limite supérieure de la forêt, à plus de 1900 m d'altitude. Dans la première station, qui n'est colonisée que par *V. aspis*, 15% des vipères sont mélaniques (N = 13), et dans la seconde, qui n'abrite que *V. berus*, le taux de mélanisme est de 17% (N = 6). Bien que notre échantillon soit très petit et que d'autres relevés s'imposent, il semble indiquer une même tendance pour les deux espèces vivant dans un milieu ouvert.

A notre avis, et comme l'avait déjà relevé Kjaergaard (1981) pour *V. berus*, les populations de vipères aspics et péliades à forts pourcentages d'individus noirs semblent être des populations fondamentalement forestières qui sont liées à des forêts plutôt fraîches et humides. L'étude très détaillée de Reinert (1984) sur l'occupation spatiale de *Crataleus horridus* en Pennsylvanie renforce notre hypothèse. L'auteur démontre une utilisation de l'habitat significativement différente entre les deux phénotypes. Les crotales mélaniques "préfèrent" la forêt de grands arbres, avec du bois mort, les normalement colorés "préfèrent" les groupements de régénération, avec une importante couche de feuilles mortes. Nous ne pensons pas cependant qu'au sein d'une même population de vipères, les individus noirs occupent préférentiellement les habitats les plus fermés, les individus normaux les habitats les plus ouverts (Luiselli *et al.*, 1994). La pression de sélection ne se manifeste probablement pas sur le comportement individuel des vipères, mais sur la population entière.

Chez *Vipera seoanei cantabrica*, le mélanisme correspond à une variation clinale de l'assombrissement, très généralement selon un gradient altitudinal - donc de température et d'humidité (Bea *et al.*, 1984, Duguay et Saint Girons, 1988). Cela est un autre exemple illustrant l'influence des facteurs environnementaux sur le mélanisme chez les vipères.

Comment expliquer le maintien du mélanisme chez *V. aspis* ?

Si le maintien d'un taux de mélanisme élevé chez *V. berus* dans notre station peut s'expliquer par un plus grand succès dans la reproduction étant donné la plus grande taille des péliades noires, il est plus difficile d'expliquer le maintien du mélanisme chez *V. aspis* dont les adultes mélaniques, et notamment les femelles, auraient tendance à être plus petits que les normaux. Pour répondre à cette question, nous avons tout d'abord testé l'hypothèse d'une croissance plus rapide chez les vipères noires des deux espèces, car il est généralement admis que le mélanisme favorise un taux de croissance plus élevé que celui des vipères normalement colorées, ce qui a pour conséquence une taille moyenne supérieure des vipères adultes mélaniques (Madsen et Stille, 1988). Pour cela, nous avons comparé la taille moyenne des plus petites femelles reproductrices des deux espèces et des deux phénotypes, soit la taille supposée des femelles lors de leur première reproduction (Tab. 7). On constate que pour les deux espèces, les normales sont significativement plus petites que les mélaniques. Si l'on admet que, pour une même espèce, l'âge de ces femelles est identique, le taux de croissance semble plus rapide chez les individus noirs des deux espèces, la tendance étant plus marquée chez *V. berus*. On peut dès lors suggérer que l'avantage pondéral des femelles *aspis* normales n'est pas dû à une croissance accélérée, mais à un taux de survie et à une moyenne d'âge plus élevée. Si les mâles normaux de l'Oberland ne sont pas plus lourds en moyenne que les mélaniques, ils sont significativement plus trapus. Cela pourrait également refléter un âge plus avancé pour une longueur donnée, et donc un taux de croissance inférieur à celui des mâles mélaniques. Si l'on considère les tailles minimales et maximales des vipères *aspis* noires et normales (Tab. 5), on constate que les plus petites et les plus grandes sont des normales, ce qui suggère également une croissance moins rapide et une durée de vie supérieure chez ce phénotype. Le maintien du mélanisme chez *V. aspis* semble donc également lié à une croissance plus rapide de ce phénotype, permettant aux individus noirs d'atteindre une taille supérieure à la maturité sexuelle. La différence des taux de mélanisme entre les deux espèces pourrait également être influencée par ce facteur étant donnée la périodicité différente de la reproduction des femelles.

Il est intéressant de constater qu'en Italie centrale, dans des conditions très différentes, la tendance semble être identique, mâles et femelles de vipères *aspis* normalement colorés étant également plus trapus, ce qui suggère un âge moyen plus avancé chez ces individus.

Longueur totale (cm)						
<i>V. aspis</i>	N	Moyenne	Ecart-type	t	d.f.	p
Fem. mélaniques	8	51.5	0.8	2.157	14	0.049
Fem. normales	8	49.37	2.66			
<i>V. berus</i>						
Fem. mélaniques	8	49.02	1.03	3.379	14	0.004
Fem. normales	8	46.81	1.53			

Tableau 7: Longueur des plus petites femelles reproductrices. Chez les deux espèces, les individus mélaniques sont significativement plus grands que les normaux, la différence étant plus marquée chez *V. berus*.

S'il est indéniable que les vipères mélaniques sont avantagées pour leur thermorégulation, nous n'avons cependant pas relevé, chez les femelles reproductrices, de différences notables quant aux dates des parturitions entre les deux phénotypes. Cela est très curieux, car la durée de la gestation est probablement le critère le plus sensible d'une meilleure thermorégulation. Il est cependant possible que les différences liées à l'emplacement (donc la durée de l'insolation), ou au comportement, soient suffisamment grandes pour masquer l'influence de la coloration (Saint Girons, comm. pers.). En ce qui concerne la durée de la période active, les rythmes journaliers d'activité ou les cas d'exposition à l'extérieur dans des conditions climatiques extrêmes, l'influence de la coloration nous paraît négligeable. Ainsi, le mélanisme ne semble pas avantager les femelles gravides en accélérant l'embryogenèse, alors qu'il semble favoriser un taux de croissance accru avec tous les avantages qui y sont liés.

En conclusion, nous pouvons dire que le phénomène du mélanisme chez *V. aspis* et *V. berus* présentent les mêmes caractéristiques et favorise une croissance accélérée des jeunes vipères. Les différents taux de mélanisme observés chez ces deux espèces paraissent être liés aux différents types d'habitats fréquentés par ces deux serpents. Un milieu forestier à caractère humide semble favoriser le mélanisme chez les deux espèces, à l'inverse d'un milieu ouvert. Le taux de mélanisme généralement plus élevé chez les femelles que chez les mâles semble indiquer que ce caractère est particulièrement avantageux pour les femelles des deux espèces et (ou) que ces dernières sont moins vulnérables à la prédation que les mâles mélaniques. La tendance des vipères péliades mélaniques à être plus lourdes que les normales, et celle des vipères aspics normales à être plus lourdes que les mélaniques ne semblent pas être un cas particulier et se retrouvent dans des régions très différentes. L'avantage pondéral des vipères aspics normales pourrait être dû à leur âge moyen supérieur, conséquence d'une croissance plus lente et d'un taux de prédation inférieur, alors que l'avantage

pondéral des vipères péliades mélaniques serait dû à un taux de croissance plus rapide, mais à une moyenne d'âge identique à celle des vipères normales, en raison de la prédation avienne moins forte en forêt.

Le travail de Duguay et Saint Girons (1988) concernant le mélanisme chez la couleuvre à collier (*Natrix natrix*) est intéressant. Il relève d'autres aspects du mélanisme, notamment son influence sur la variabilité de l'écaillage chez les couleuvres noires. Le mélanisme ne concerne donc pas seulement la coloration, et d'autres études sont nécessaires pour affiner nos connaissances sur ce phénomène.

6. RÉGIME ALIMENTAIRE

6.1. Introduction

Il est généralement admis que le partage des ressources alimentaires est essentiel chez les espèces de serpents vivant en sympatrie (Mushinski, 1987). Brown et Parker (1982) ont mis en évidence des niches trophiques bien différenciées chez trois espèces de colubridés terrestres américains et il en est de même pour plusieurs espèces de serpents aquatiques (Carpenter, 1952; Fleharty, 1967; Luiselli et Rugiero, 1991). Dans d'autres cas, les différences liées à l'occupation spatio-temporelle des habitats semblent être le facteur le plus important permettant ou non une cohabitation d'espèces différentes (Shine, 1977). Ce partage des habitats disponibles coïncide souvent avec des spectres de proies différents (Reynolds et Scott, 1982).

Le régime alimentaire des vipères européennes est bien connu et il a fait l'objet d'un article de synthèse (Béa *et al.*, 1992). La répartition essentiellement parapatricque de ces serpents laissent supposer une compétition interspécifique importante entre les différents taxons qui s'éliminent mutuellement lorsqu'ils n'occupent pas des biotopes différents qui évitent tout contact (Saint Girons, 1980). Les modalités de cette compétition sont mal connues et nous ignorons si les ressources trophiques du milieu jouent un rôle déterminant. Les travaux concernant le régime de *Vipera aspis* et *V. berus* sont nombreux, mais aucun ne traite simultanément les deux espèces dans une même région, hormis l'étude de Saint Girons (1975) dans le Nord-Ouest de la France, à la limite latitudinale de l'aire de répartition de *V. aspis*. Cet auteur n'a pas examiné directement le régime dans la zone de contact qu'il a étudiée, mais se base sur des observations réalisées en captivité. Il constate que *V. berus* se nourrit aussi volontiers de grenouilles que de mammifères, alors que *V. aspis* ne consomme jamais cet amphibien. A part cela, le régime alimentaire des deux espèces dans cette région est identique, mais les densités de proies ne semblent pas jouer un rôle important dans la compétition entre ces deux espèces, tout au moins chez les vipères adultes. Dans ce chapitre, nous examinons le régime de *V. aspis* et *V. berus* dans une zone de contact

située en montagne et nous tentons d'évaluer l'importance de la compétition alimentaire interspécifique afin de préciser les facteurs responsables de la répartition parapatrique locale de ces espèces dans les Préalpes suisses.

6.2. Matériel et méthodes

Nos données sur le régime alimentaire des vipères se basent essentiellement sur l'analyse de leurs crottes. Celle-ci sont récoltées sur le terrain, par un massage délicat de l'intestin terminal du serpent peu après sa capture. Elles sont ensuite conservées dans de l'alcool 70° pour analyse au laboratoire. Nous avons également noté la présence d'une proie dans l'estomac, et à 10 reprises, nous avons provoqué une régurgitation partielle de cette proie; cela nous a permis de prélever une partie de celle-ci pour sa détermination, puis de la faire à nouveau glisser dans l'estomac de la vipère; plusieurs observations ultérieures ont démontré que ces manipulations n'interrompaient pas la digestion chez le serpent si elles étaient faites avec doigté et en l'absence de forte résistance chez la vipère. Nous avons également analysé les contenus stomacaux de 2 vipères trouvées mortes sur le terrain d'étude. La détermination des proies s'est faite sur la base de l'analyse des poils et des dents pour les mammifères, des écailles pour les lézards, des plumes pour les oiseaux et des vertèbres pour les amphibiens (Day, 1966; Chaline *et al.*, 1974; Debrot *et al.*, 1982). En ce qui concerne les mammifères, il ne nous a pas été possible de distinguer, par l'analyse des poils, les genres *Pitymys* et *Microtus*, tous deux réunis sous l'abréviation *Pit.-Mic.*, comprenant les espèces *Pitymys subterraneus*, *Microtus agrestis*, *M. arvalis* et *M. (Chionomys) nivalis*. Nous avons également regroupé les deux espèces de mulots (*Apodemus flavicollis* et *A. sylvaticus*), et les trois espèces de musaraignes (*Sorex araneus*, *S. minutus* et *S. alpinus*).

Le spectre alimentaire des vipères variant très fortement suivant la longueur du serpent (Saint Girons, 1980a; Shine, 1980), nous avons considéré plusieurs catégories de taille, soit les vipères plus grandes et plus petites que 40 cm, les vipères plus petites que 30 cm, et les vipères plus grandes que 60 cm. Le cycle sexuel des femelles des deux espèces est pluriannuel (voir chapitre 3) et nous avons tenu compte de l'état sexuel de ces vipères dans notre analyse du régime; l'année de la reproduction, une femelle est successivement en vitellogenèse (jusqu'à l'ovulation), puis gestante ou gravide (avec des oeufs dans les oviductes, jusqu'à la mise bas), et enfin postparturiente (Saint Girons, 1957); le terme de femelle reproductrice (FR) utilisé dans ce chapitre comprend les femelles en vitellogenèse et les femelles gestantes, le terme de femelles non reproductrices (FNR) comprenant les femelles qui ne se reproduisent pas durant l'année; les femelles postparturientes sont associées aux FR pour l'évaluation des périodes d'alimentation des vipères femelles et aux FNR pour les autres analyses. Nous avons également comparé le régime des vipères mélaniques avec celui des vipères "normales". Pour quantifier la largeur de la niche alimentaire (Bs) des différentes catégories de

vipères, nous avons calculé l'index de diversité de Simpson (1949). Le chevauchement des niches (Okj) a été estimé grâce à la formule symétrique de Pianka (1973). Okj vaut 1 si les régimes sont identiques et 0 s'ils ne contiennent aucune proie en commun. Le test du χ^2 et le test de fréquence double (TFD) (Fisher exact probability test) (Siegel, 1956) ont été utilisés pour comparer les proportions. La taille moyenne des vipères est comparée à l'aide du test t de Student.

Nos marquages et recaptures de vipères nous ont permis d'estimer leurs densités dans les secteurs A et B. La densité des lézards (*Lacerta vivipara*) a été calculée par Cavin (1992, 1993) et l'abondance relative des grenouilles a été évaluée sur la base du nombre d'observations de cette espèce dans les deux secteurs. En 1990 et 1991, nous avons échantillonné la faune des micromammifères dans les principaux habitats occupés par les vipères, et ce dans les parties basses des secteurs A et B, plus faciles d'accès et mieux étudiées. Nous avons utilisé des pièges de surface en bois et à bascule, appâtés avec des noisettes et des morceaux de carottes. Ces pièges sont disposés en lignes de 50 ou 100 m de longueur à raison d'un piège tous les deux mètres. Dans un seul cas, nous les avons disposés en grille avec une maille de 5 m sur 5 m. Les pièges sont tenus 4 jours et 3 nuits et nous effectuons 7 relevés par session de piégeage, soit un à la tombée de la nuit et un tôt le matin. L'effort de piégeage, exprimé en nombre de nuits par unité de piège (np), s'élève à 4744 np. En 1990, nous avons effectué une seule série de piégeage au mois d'août, et en 1991, nous avons échantillonné l'ensemble des secteurs A et B lors de 3 sessions de piégeage, en mai, en juillet et en septembre. Huit lignes de pièges ont été disposées de façon à pouvoir comparer au mieux l'abondance et la diversité des micromammifères dans les secteurs A et B, soit 4 lignes de 50 m dans le secteur A et 4 lignes "homologues" dans le secteur B (Fig. 16). Les micromammifères capturés sont déterminés et sexés dans la mesure du possible. Ils sont pesés et marqués individuellement à l'aide d'une peinture artisanale avant d'être relâchés. Pour la comparaison entre les différents milieux, nous avons calculé l'abondance locale de micromammifères définie comme étant le nombre total d'individus capturés pour un effort de piégeage de 100 np (Sancy et Fasel, 1994), ainsi que l'indice de diversité spécifique de Shannon-Wiener (Begon *et al.*, 1990).

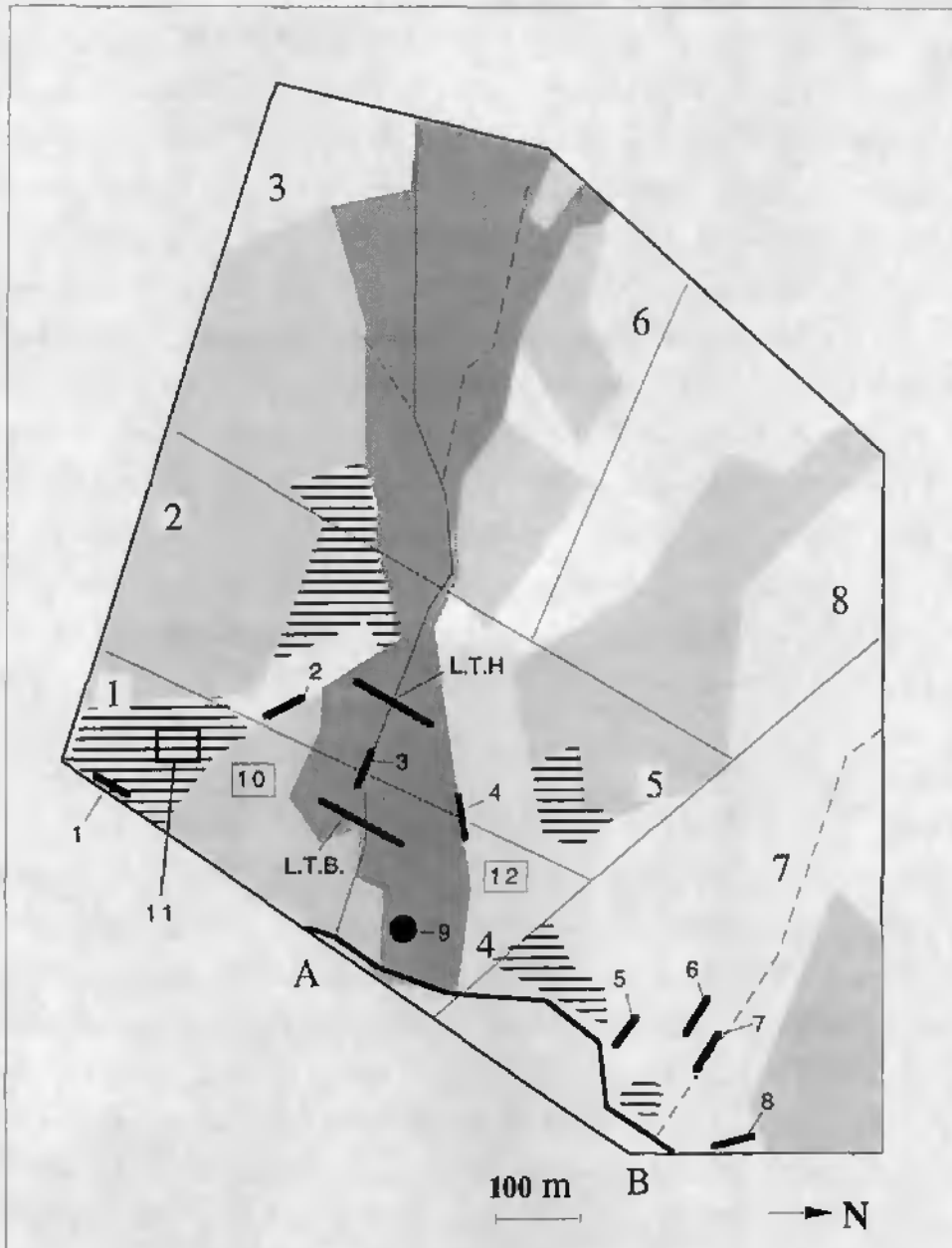


Figure 16: Localisation des piégeages de micromammifères: traits noirs = 4 lignes de 50 m de long dans les secteurs A (No 1 à 4) et B (No 5 à 8); traits gris: 2 lignes transversales de 100 m de long, de part et d'autre du torrent du secteur A (L.T.H. et L.T.B. = lignes transv. du haut et du bas); point noir = grille de 26 pièges dans la zone à Épilobes. (Voit Annexe 2).

La pression de prédation des serpents a été estimée sur la base des rations alimentaires annuelles des vipères calculées par Saint Girons (1979). Nous avons choisi une moyenne de 200% du poids du serpent pour les vipères plus grandes ou égales à 40 cm et une moyenne de 500% pour les vipères plus petites que 40 cm. Les poids moyens choisis pour ces catégories de vipères sont les suivants: 89 g pour *V. aspis* et 67 g pour *V. berus* plus grandes ou égales à 40 cm (voir chapitre 5), et 20 g pour les jeunes des deux espèces. La biomasse des proies ingérées a été estimée sur la base des poids moyens des micromammifères piégés (*Sorex* = 7.3 g, *Pit.-Mic.* = 19.1 g, *Clethrionomys* = 24 g, *Apodemus* = 24.4 g, mammifère nouveau-né = 3 g) et des lézards (*Lacerta vivipara* = 3.5 g) et grenouilles (*Rana temporaria* = 7 g) capturés sur le terrain. Pour *Arvicola terrestris scherman* (60 g) et 4 espèces de petits passereaux fréquemment observés sur le terrain (15 g) (*Parus ater*, *Troglodytes troglodytes*, *Prunella modularis*, *Phoenicurus ochruros*), nous avons consulté les données de la littérature (Hausser, 1995; Dejonghe, 1984). Pour les vipères de moins de 40 cm, la biomasse des grandes proies (> 10 g) a été abaissée à 10 g.

6.3. Résultats

Les résultats de nos analyses de crottes et autres restes de proies sont résumés dans les tableaux 8 et 9. Nous avons déterminé 410 proies de vipères, 287 provenant de *V. aspis* et 123 de *V. berus*. Si la majorité des crottes contient un seul type de proie, 34 (= 10%) en contenaient plusieurs, les combinaisons les plus fréquentes étant *Lacerta* + *Pit.-Mic.* (N = 9), *Lacerta* + *Sorex* (N = 7) et *Sorex* + *Pit.-Mic.* (N = 5). Dans une crotte se trouvaient à la fois les restes d'un lézard, d'une grenouille et d'un micromammifère. Les mammifères représentent la majorité des proies (62.2%, N = 410), suivis des lézards (*Lacerta vivipara*) (33.7%), des amphibiens (*Rana temporaria*) (3.4%) et des oiseaux (Passériformes) (0.7%). Parmi les mammifères, ce sont les *Pit.-Mic.* qui sont les mieux représentés (34.4%), suivis des *Sorex* (15.9%), des *Apodemus* (2.7%), des *Arvicola* (2.7%) et des *Clethrionomys* (2%). Plusieurs proies potentielles ne sont pas consommées par les vipères. Il s'agit d'*Anguis fragilis*, de *Salamandra atra*, de *Talpa europaea*, d'*Eliomys quercinus*, de *Muscardinus avellanarius* et de *Mustela nivalis*. Concernant *Eliomys quercinus*, M.-C. Saint Girons (1973) relève la grande résistance de ce rongeur au venin de vipère aspic.

6.3.1. Variation intraspécifique de régime

Les différences intraspécifiques que l'on observe sont liées essentiellement à la taille des serpents. Le régime des grandes vipères (≥ 40 cm) n'est pas le même que celui des petites (< 40 cm) ($p < 0.001$). Il existe également une différence significative entre les vipères dont la longueur totale est comprise entre 30 et 40 cm et les vipères de moins de 30 cm ($p < 0.05$). Ce changement ontogénique de régime se manifeste au cours de la croissance du serpent par une proportion toujours plus importante de mammifères, un spectre de proies toujours plus grand (Fig. 17), et par conséquent une niche alimentaire toujours plus large (Fig. 18). Pour les deux espèces, le régime des femelles reproductrices (FR) diffère de celui des femelles non reproductrices (FNR) ($p < 0.05$) (Fig. 19) et se rapproche de celui des vipères < 40 cm ($p > 0.1$). Comme les jeunes vipères, les FR consomment davantage de lézards et leur spectre de proies est limité; pour *V. aspis* et *V. berus*, Bs mesure respectivement 2.26 et 2.00 pour les FR, 3.93 et 4.68 pour les FNR. Chez *V. aspis*, le régime des FR diffère également nettement de celui des mâles ($p < 0.005$), alors que ce n'est pas le cas pour *V. berus* ($p = 0.07$), chez qui les mâles sont en moyenne de petite taille. Chez cette espèce, le régime global des mâles et des FNR est proche ($p = 0.2$), mais on relèvera l'absence d'*Arvicola* chez les mâles. Une légère différence existe chez *V. aspis* entre mâles et FNR ($p = 0.04$), due à une consommation supérieure de musaraignes et de grenouilles par les femelles. Nous relevons également une différence significative de régime au sein des vipères aspics ≥ 40 cm, entre les individus les plus grands (≥ 60 cm) et les autres ($p = 0.004$), les FR n'étant pas comprises dans ces échantillons. Les vipères les plus grandes consomment moins de musaraignes, mais davantage de campagnols terrestres et de grenouilles (TFD, $p = 0.03$), ces deux dernières catégories de proies n'étant cependant jamais abondantes dans le régime. Bs mesure 4.16 pour ces grandes vipères, respectivement 3.42 pour les vipères ≥ 40 et < 60 cm (Tab.8 et Fig. 18).

	Rana		Lacerta		Aves		Mamm. nn		Sorex		Pit.-Mic.		Arvicola		Clethr.		Apodem.		Mamm.		N		Bs			
	n	% N	n	% N	n	% N	n	% N	n	% N	n	% N	n	% N	n	% N	n	% N	n	% N	n	% N	n	% N	n	% N
A < 30 cm	0	0.0	22	81.5	0	0.0	3	11.1	0	0.0	2	7.4	0	0.0	0	0.0	0	0.0	5	18.5	27	1.47				
B < 30 cm	0	0.0	15	93.8	0	0.0	0	0.0	1	6.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	6.3	16	1.13				
A > 30 < 40	1	3.6	14	50.0	1	3.6	1	3.6	7	25.0	4	14.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	12	42.9	28	2.97				
B > 30 < 40	0	0.0	13	61.9	0	0.0	2	9.5	1	4.8	5	23.8	0	0.0	0	0.0	0	0.0	8	38.1	21	2.22				
A < 40	1	1.8	36	65.5	1	1.8	4	7.3	7	12.7	6	10.9	0	0.0	0	0.0	0	0.0	17	30.9	55	2.16				
B < 40	0	0.0	28	75.7	0	0.0	2	5.4	2	5.4	5	13.5	0	0.0	0	0.0	0	0.0	9	24.3	37	1.68				
A ≥ 40	6	2.6	59	25.4	2	0.9	5	2.2	43	18.5	97	41.8	6	2.6	5	2.2	9	3.9	165	71.1	232	3.60				
B ≥ 40	7	8.1	15	17.4	0	0.0	8	9.3	13	15.1	33	38.4	5	5.8	3	3.5	2	2.3	64	74.4	86	4.53				
A ≥ 60	4	8.2	8	16.3	2	4.1	1	2.0	5	10.2	21	42.9	4	8.2	1	2.0	3	6.1	35	71.4	49	4.16				
A ≥ 40 < 60	2	1.3	35	22.6	0	0.0	4	2.6	35	22.6	67	43.2	2	1.3	4	2.6	6	3.9	118	76.1	155	3.42				
MA ≥ 40	1	0.8	31	23.5	2	1.5	2	1.5	20	15.2	61	46.2	5	3.8	3	2.3	7	5.3	98	74.2	132	3.37				
MB ≥ 40	1	3.1	6	18.8	0	0.0	4	12.5	4	12.5	14	43.8	0	0.0	2	6.3	1	3.1	25	78.1	32	3.79				
FAR	0	0.0	16	57.1	0	0.0	0	0.0	3	10.7	9	32.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	12	42.9	28	2.27				
FBR	0	0.0	4	66.7	0	0.0	0	0.0	1	16.7	1	16.7	0	0.0	0	0.0	0	0.0	2	33.3	6	2.00				
FANR ≥ 40	5	6.9	12	16.7	0	0.0	3	4.2	20	27.8	27	37.5	1	1.4	2	2.8	2	2.8	55	76.4	72	3.94				
FBNR ≥ 40	6	12.5	5	10.4	0	0.0	4	8.3	8	16.7	18	37.5	5	10.4	1	2.1	1	2.1	37	77.1	48	4.68				
A méf. ≥ 40	4	4.4	17	18.7	0	0.0	0	0.0	21	23.1	38	41.8	4	4.4	3	3.3	4	4.4	70	76.9	91	3.71				
A norm. ≥ 40	2	1.5	41	29.9	2	1.5	5	3.6	21	15.3	57	41.6	2	1.5	2	1.5	5	3.6	92	67.2	137	3.45				
B méf. ≥ 40	3	7.1	11	26.2	0	0.0	3	7.1	7	16.7	16	38.1	0	0.0	2	4.8	0	0.0	28	66.7	42	3.94				
B norm. ≥ 40	4	9.1	4	9.1	0	0.0	5	11.4	6	13.6	17	38.6	5	11.4	1	2.3	2	4.5	36	81.8	44	4.70				
A total	7	2.4	95	33.1	3	1.0	9	3.1	50	17.4	103	35.9	6	2.1	5	1.7	9	3.1	182	63.4	287	3.67				
B total	7	5.7	43	35.0	0	0.0	10	8.1	15	12.2	38	30.9	5	4.1	3	2.4	2	1.6	73	59.3	123	4.08				
TOTAL	14	3.4	138	33.7	3	0.7	19	4.6	65	15.9	141	34.4	11	2.7	8	2.0	11	2.7	255	62.2	410	3.82				

Tableau 8: Nombre de proies et leur fréquence chez *V. aspis* (A) et *V. berus* (B) dans l'Oberland bernois. F = Femelle, M = Mâle, R = Reproductrice, NR = Non Reproductrice, méf. = mélanique, norm. = normale, Mamm. nn = mammifère nouveau-né, N = nombre de données, Bs = largeur de la niche trophique (Simpson, 1949). Les femelles reproductrices (FR) comprennent les femelles en vitellogénèse et les femelles gravides (voir chapitre matériel et méthodes). Les FR sont exclues des catégories A ≥ 60 et A ≥ 40 < 60.

	Mammifères N	Soricidés %N	Cricétidés %N	Muridés %N	Mamm. nn %N
A < 30 cm	5	0.0	40.0	0.0	60.0
B < 30 cm	1	100.0	0.0	0.0	0.0
A > 30 < 40	12	58.3	33.3	0.0	8.3
B > 30 < 40	8	12.5	62.5	0.0	25.0
A < 40	17	41.2	35.3	0.0	23.5
B < 40	9	22.2	55.6	0.0	22.2
A ≥ 40	165	26.1	65.5	5.5	3.0
B ≥ 40	64	20.3	64.1	3.1	12.5
A ≥ 60	35	14.3	74.3	8.6	2.9
A ≥ 40 < 60	118	29.7	61.9	5.1	3.4
MA ≥ 40	98	20.4	70.4	7.1	2.0
MB ≥ 40	25	16.0	64.0	4.0	16.0
FAR	12	25.0	75.0	0.0	0.0
FBR	2	50.0	50.0	0.0	0.0
FANR ≥ 40	55	36.4	54.5	3.6	5.5
FBNR ≥ 40	37	21.6	64.9	2.7	10.8
A total	182	27.5	62.6	4.9	4.9
B total	73	20.5	63.0	2.7	13.7
TOTAL	255	25.5	62.7	4.3	7.5

Tableau 9: Fréquence des principaux groupes de mammifères dans le régime des vipères (voir Tableau 8 pour la légende).

6.3.2. Variation interspécifique de régime

Le régime alimentaire des jeunes vipères des deux espèces est très similaire, que l'on considère les individus < 30 cm, < 40 cm ou > 30 et < 40 cm ($p > 0.1$). Il en est de même pour les FR des deux espèces ($p > 0.5$). Bien que statistiquement non significatif, on relèvera tout de même une consommation un peu supérieure de lézards par les jeunes *V. berus*. Pour les grandes vipères dans leur ensemble (≥ 40 cm), nous obtenons une différence significative de régime entre les deux espèces ($p = 0.018$). *V. berus* consomme plus de grenouilles (TFD, $p = 0.048$) et de mammifères nouveau-nés (TFD, $p = 0.008$). Pour les grenouilles, la différence est plus marquée si l'on compare le régime des vipères du secteur A uniquement (TFD, $p = 0.016$). Pour les mammifères nouveau-nés, la différence est plus nette entre les mâles des deux espèces qu'entre les femelles,

ce qui n'est pas étonnant si l'on considère la petite taille moyenne des mâles de *V. berus* comparée à celle des mâles de *V. aspis* (longueurs totales respectives 47.3 ± 3.5 et 54.9 ± 6.3 cm, $t = 6.49$, $p < 0.0001$). L'absence de consommation d'*Arvicola* par ces derniers va dans le même sens.

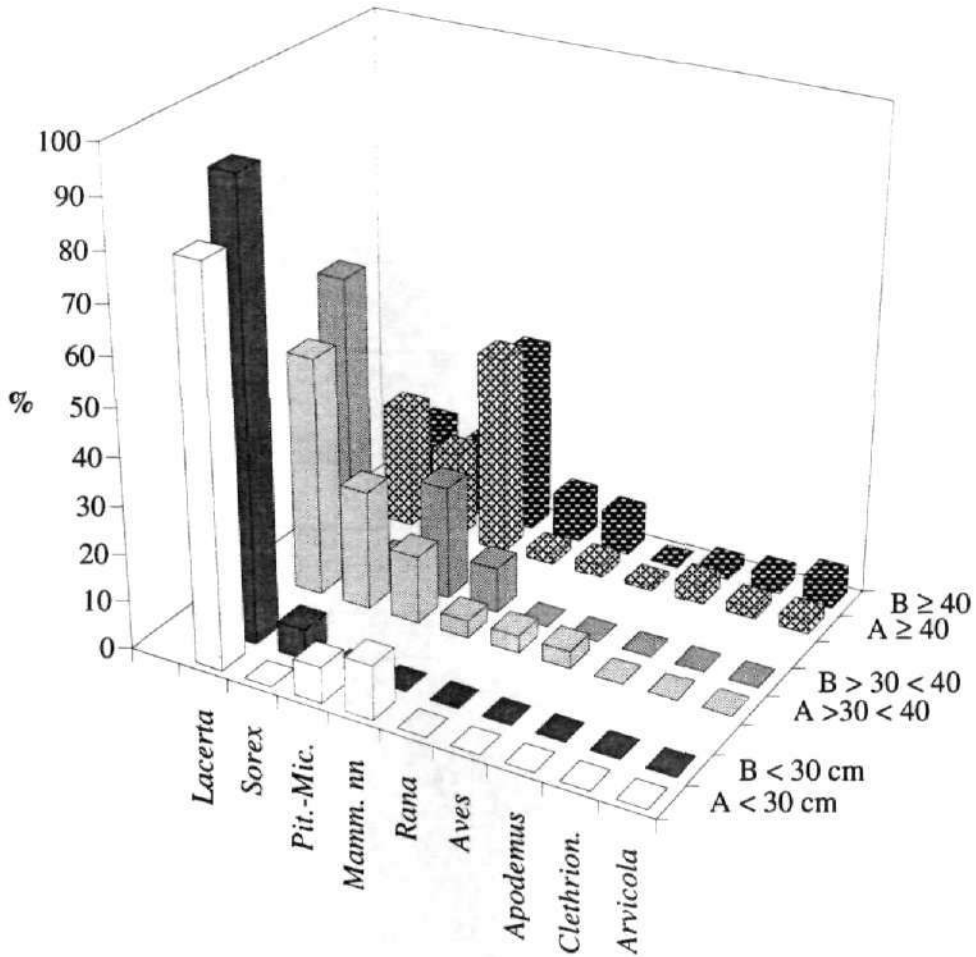


Figure 17: Régime alimentaire de *V. aspis* (A) et *V. berus* (B) en fonction de la longueur totale des vipères, exprimé en pourcentages des différentes catégories de proies.

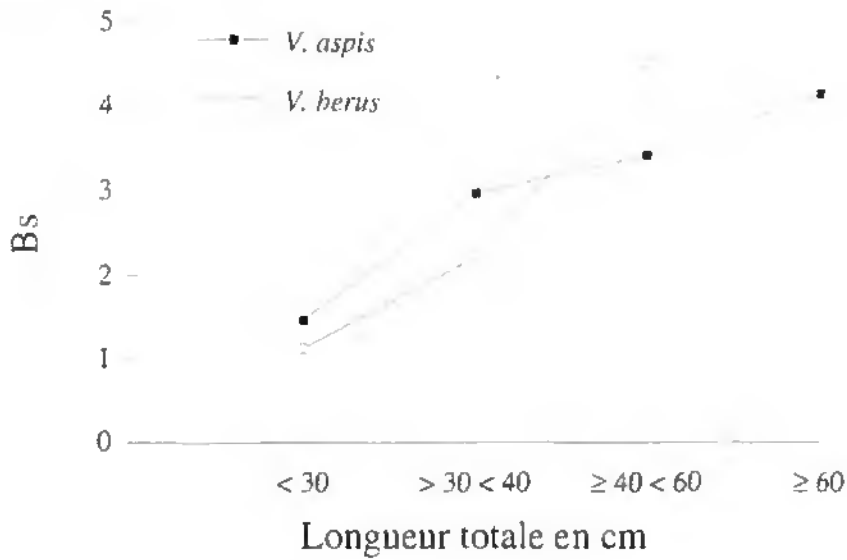


Figure 18: Variation de la largeur de la niche trophique (Bs) (Simpson, 1949) en fonction de la taille des vipères.

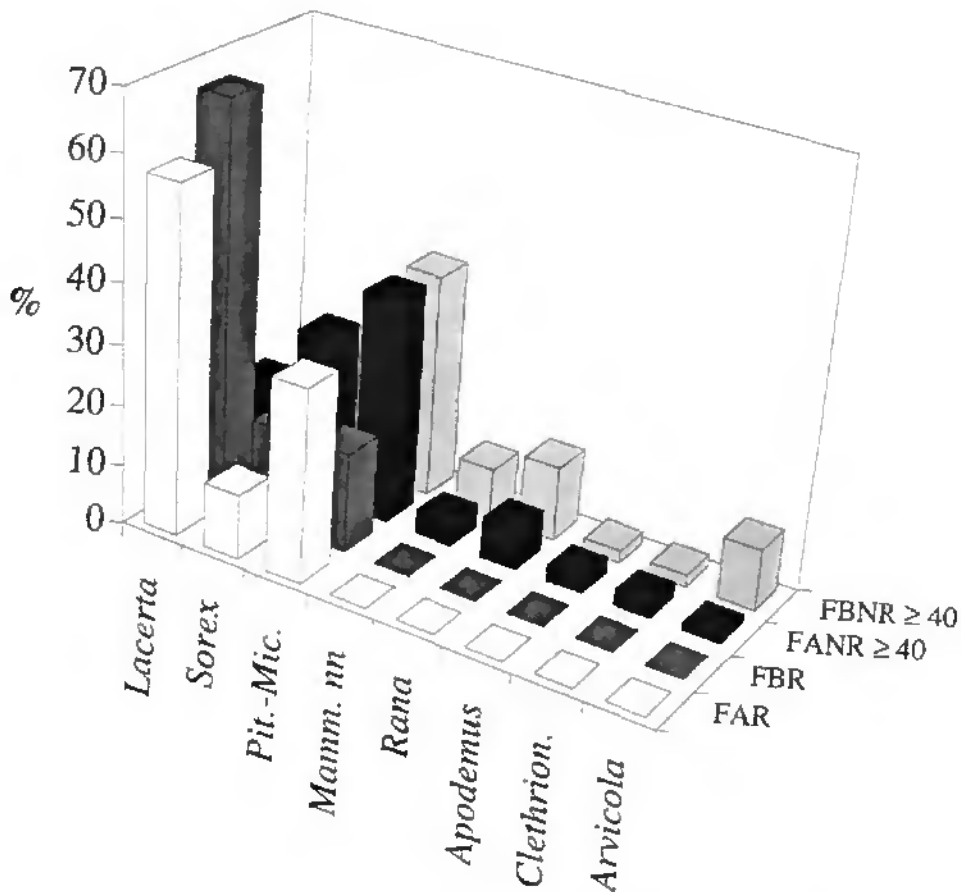


Figure 19: Comparaison du régime alimentaire des vipères femelles reproductrices et des vipères femelles non reproductrices exprimé en pourcentages des différentes catégories de proies consommées. FAR = femelle aspic reproductrice, FBR = femelle berus reproductrice, FANR = femelle aspic non reproductrice, FBNR = femelle berus non reproductrice. Les femelles reproductrices comprennent les femelles en vitellogenèse et les femelles gravides (voir chapitre matériel et méthodes).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1 A < 30 cm	-																	
2 B < 30 cm	0.985	-																
3 A > 30 < 40	0.881	0.888	-															
4 B > 30 < 40	0.960	0.924	0.921	-														
5 A < 40	0.979	0.973	0.959	0.972	-													
6 B < 40	0.992	0.982	0.972	0.980	0.991	-												
7 A ≥ 40	0.553	0.505	0.769	0.757	0.664	0.639	-											
8 B ≥ 40	0.466	0.392	0.682	0.682	0.574	0.543	0.969	-										
9 A ≥ 60	0.413	0.346	0.610	0.637	0.511	0.497	0.958	0.971	-									
10 MA ≥ 40	0.505	0.449	0.704	0.721	0.607	0.592	0.993	0.966	0.974	-								
11 MB ≥ 40	0.470	0.381	0.648	0.690	0.561	0.541	0.960	0.980	0.950	0.966	-							
12 FAR	0.892	0.869	0.930	0.976	0.936	0.939	0.856	0.766	0.743	0.826	0.766	-						
13 FBR	0.952	0.956	0.972	0.969	0.989	0.981	0.725	0.618	0.569	0.672	0.602	0.963	-					
14 FANR ≥ 40	0.404	0.367	0.719	0.619	0.553	0.499	0.962	0.958	0.916	0.941	0.928	0.734	0.617	-				
15 FBNR ≥ 40	0.320	0.249	0.577	0.546	0.441	0.401	0.916	0.978	0.957	0.916	0.930	0.645	0.489	0.941	-			
16 A ≥ 40 < 60	0.491	0.445	0.741	0.705	0.614	0.582	0.995	0.966	0.946	0.987	0.959	0.814	0.681	0.978	0.920	-		
17 A total	0.696	0.655	0.868	0.861	0.792	0.770	0.982	0.935	0.910	0.963	0.924	0.933	0.999	0.924	0.859	0.966	-	
18 B total	0.775	0.721	0.886	0.913	0.847	0.830	0.944	0.878	0.878	0.920	0.905	0.949	0.871	0.870	0.838	0.915	0.982	-

Tableau 10: Recouvrement des niches trophiques (Okj) entre les différentes catégories de vipères. Okj vaut 1 si les régimes sont identiques et 0 s'ils n'ont aucune proie en commun (Pianka, 1973). Voir Tab. 8 pour la légende.

Nous pouvons encore relever, à une exception près chez *V. aspis*, l'absence totale de consommation de *Clethrionomys*, d'*Apodemus* et d'*Arvicola* par les jeunes vipères (< 40 cm) et les FR des deux espèces. Malgré leur taille moyenne inférieure (longueurs totales respectives 49.5 ± 4.2 et 55.5 ± 6.2 cm, $t = 6.37$, $p < 0.0001$), les femelles péliades non reproductrices consomment plus d'*Arvicola* que les aspics (TFD, $p = 0.037$).

Si l'on compare les niches alimentaires des deux espèces, on constate que pour les vipères de moins de 40 cm, B_s est supérieure chez *V. aspis*, et que c'est l'inverse pour les grandes vipères (Fig. 18 et Tab.8).

Malgré ces différences de régime, le recouvrement des niches trophiques des deux espèces de vipères est très important (Tab.10). Il est supérieur à 98% pour l'ensemble des vipères, et toujours supérieur à 90% pour des catégories de taille identiques. Pour les vipères plus petites et plus grandes que 40 cm, il mesure respectivement 99.1% et 96.9%. Le recouvrement des niches est important (> 93%) entre les vipères de moins de 40 cm et les FR, alors qu'il mesure entre 40 et 60% entre ces petites vipères et les autres catégories de grandes vipères. Le recouvrement des niches entre les FR et les FNR est compris entre 49 à 74%. Il mesure moins de 83% (60.2-82.6%) entre les mâles et FR, et plus de 91% entre les mâles et les FNR.

6.3.3. Régime alimentaire et lieu de capture de la vipère

Nous n'avons pas décelé de différence de régime entre les petites vipères (< 40 cm) du secteur A et du secteur B étant donné l'étroitesse de leur spectre alimentaire et la faiblesse de notre échantillon pour le secteur B ($N=11$ pour *V. aspis* et $N=0$ pour *V. berus*). Les vipères de plus de 40 cm capturées dans le secteur A ont un régime sensiblement différent de celles capturées dans le secteur B, que l'on considère les deux espèces réunies ou prises séparément ($p < 0.05$) (Tab. 11). La consommation d'*Arvicola* est significativement plus importante dans le secteur B (TFD, $p < 0.05$), alors qu'aucune grenouille n'est consommée dans ce secteur. Les vipères du secteur A consomment plus de lézards que celle du secteur B, la différence étant significative entre le sous-secteur A4 et le secteur B (TFD, $p = 0.05$). Pour les autres types de proies, les différences ne sont pas significatives (TFD, $p > 0.1$). Pour *V. aspis* ≥ 40 cm, B_s vaut 3.43 dans le secteur A et 4.01 dans le secteur B.

Globalement, le régime des vipères varie suivant le type d'habitat occupé par le serpent lors de sa capture ($p = 0.025$) (Tab. 12). A une exception près, les restes de campagnols terrestres proviennent de vipères capturées dans les murgiers disséminés dans le Cynosurion. La proportion de grenouilles provenant de vipères capturées dans un Molinion est élevée, mais elle ne diffère pas significativement de celle observée dans le Calamagrostis ou le Cynosurion (TFD, $p > 0.05$). Les proportions des autres proies dans les 6 milieux ne varient pas non plus de façon significative.

	Crottes				Captures			
	Secteur A		Secteur B		Secteur A		Secteur B	
	N	%N	N	%N	N	%N	N	%N
<i>Rana</i>	12	5.5	0	0.0	-	-	-	-
<i>Lacerta</i>	58	26.7	10	15.6	-	-	-	-
<i>Aves</i>	2	0.9	0	0.0	-	-	-	-
<i>Mamm. nn</i>	10	4.6	2	3.1	-	-	-	-
<i>Sorex</i>	34	15.7	15	23.4	41	29.5	15	15.3
<i>Pit.-Mic.</i>	89	41.0	22	34.4	15	10.8	16	16.3
<i>Clethrion.</i>	5	2.3	2	3.1	13	9.4	10	10.2
<i>Arvicola</i>	1	0.5	9	14.1	0	0.0	0	0.0
<i>Apodemus</i>	6	2.8	4	6.3	61	43.9	52	53.1
<i>Eliamys</i>	0	0.0	0	0.0	7	5.0	5	5.1
<i>Mustela</i>	0	0.0	0	0.0	2	1.4	0	0.0
Total	217	100.0	64	100.0	139	100.0	98	100.0

Tableau 11: Nombre et fréquence des proies de vipères ≥ 40 cm capturées dans les secteurs A et B et des micromammifères piégés dans ces secteurs. *Pit.-Mic.* = genres *Pitymys* et *Microtus*, *Clethrion.* = *Clethrionomys glareolus*, *Mamm. nn* = mammifère nouveau-né.

	Pessière		Cynosurion		Calamagr.		Aulnaie		Molinion		Alluvions		Total	
	n	% n	n	% n	n	% n	n	% n	n	% n	n	% n	N	%N
<i>Rana</i>	0	0.0	5	5.7	4	4.6	1	1.7	2	28.6	0	0.0	12	4.0
<i>Lacerta</i>	3	15.8	16	18.2	22	25.3	21	36.2	0	0.0	10	22.7	72	23.8
<i>Aves</i>	0	0.0	0	0.0	2	2.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	2	0.7
<i>Mamm.nn</i>	1	5.3	2	2.3	6	6.9	2	3.4	0	0.0	2	4.5	13	4.3
<i>Sorex</i>	2	10.5	20	22.7	13	14.9	11	19.0	1	14.3	6	13.6	53	17.5
<i>Pit.-Mic.</i>	11	57.9	31	35.2	35	40.2	18	31.0	4	57.1	24	54.5	123	40.6
<i>Arvicola</i>	0	0.0	9	10.2	0	0.0	1	1.7	0	0.0	0	0.0	10	3.3
<i>Clethrion.</i>	1	5.3	2	2.3	3	3.4	1	1.7	0	0.0	1	2.3	8	2.6
<i>Apodemus</i>	1	5.3	3	3.4	2	2.3	3	5.2	0	0.0	1	2.3	10	3.3
Total	19	100.0	88	100.0	87	100.0	58	100.0	7	100.0	44	100.0	303	100.0

Tableau 12: Nombre et fréquence des proies de vipères ≥ 40 cm capturées dans les différents milieux. *Calamag.* = *Calamagrostis*. Voir Tab. 4 pour la légende.

6.3.4. Période d'alimentation

Globalement, les deux espèces ont une période d'alimentation très semblable avec une activité trophique maximale durant les mois de juillet et août (plus de 50% des crottes) (Fig. 20a). La période d'alimentation des vipères plus petites que 30 cm paraît nettement plus courte chez *V. berus* (Fig. 20b). Elle ne débute qu'au mois de juillet, soit près de 3 mois après celle de *V. aspis*, peu avant les naissances de *Lacerta vivipara* (Cavin, 1992). Le plus grand nombre de crottes a été récolté en septembre pour *V. berus*, et en octobre pour *V. aspis*, ce qui correspond bien aux dates respectives des parturitions chez ces deux espèces (voir chapitre 3). Chez les vipères d'une longueur comprise entre 30 et 40 cm, la période d'alimentation est très semblable pour les deux espèces, un peu plus précoce chez *V. aspis* (Fig. 20c). La durée de la période de nutrition des FNR est très semblable pour les deux espèces, s'étalant du mois de mai au mois de septembre - octobre (Fig. 20e). Cependant, l'intensité de l'activité trophique est légèrement décalée et plus précoce chez *V. aspis*, en rapport avec les sorties d'hivernage plus précoces chez cette espèce. Un décalage semble également exister chez les FR. La période d'alimentation qui précède les mises bas ne dure que trois mois, respectivement mai, juin et juillet chez *V. aspis*, et juin, juillet, août chez *V. berus* (Fig. 20f). *V. aspis* cesse de se nourrir les 3 derniers mois de sa gestation, puis s'alimente à nouveau, pour autant que les conditions météorologiques le permettent, juste après la parturition qui a lieu au mois d'octobre. Les FR de *V. berus* ne s'alimentent plus en septembre, période des mises bas, mais reprennent cette activité immédiatement après la parturition et jusqu'au mois d'octobre. La période d'alimentation des mâles est plus longue et plus précoce chez *V. aspis* que chez *V. berus* (Fig. 20d). Elle s'étale de mai à octobre pour la première et de juin à septembre pour la seconde.

6.3.5. Variations annuelles et saisonnières de régime

Les variations annuelles de régime, pour l'ensemble des vipères, sont faibles mais significatives ($p = 0.01$) (Tab. 13). Les *Pit.-Mic.*, les *Lacerta* et les *Sorex* constituent toujours l'essentiel des proies (84%, $N = 410$) et ne présentent pas de fluctuations importantes d'une année à l'autre. La consommation d'*Apodemus*, de *Clethrionomys* et de mammifères nouveau-nés est toujours faible ou nulle, et celle d'oiseaux reste exceptionnelle. Pour *Arvicola* et *R. temporaria*, il semble y avoir une fluctuation, avec un pic en 1991, mais notre échantillon est beaucoup trop faible pour la confirmer. L'année 1991 se distingue de l'année 1990 notamment par la présence d'*Arvicola* dans 9 crottes et la proportion inférieure de *Pit.-Mic.* (TFD, $p = 0.005$).

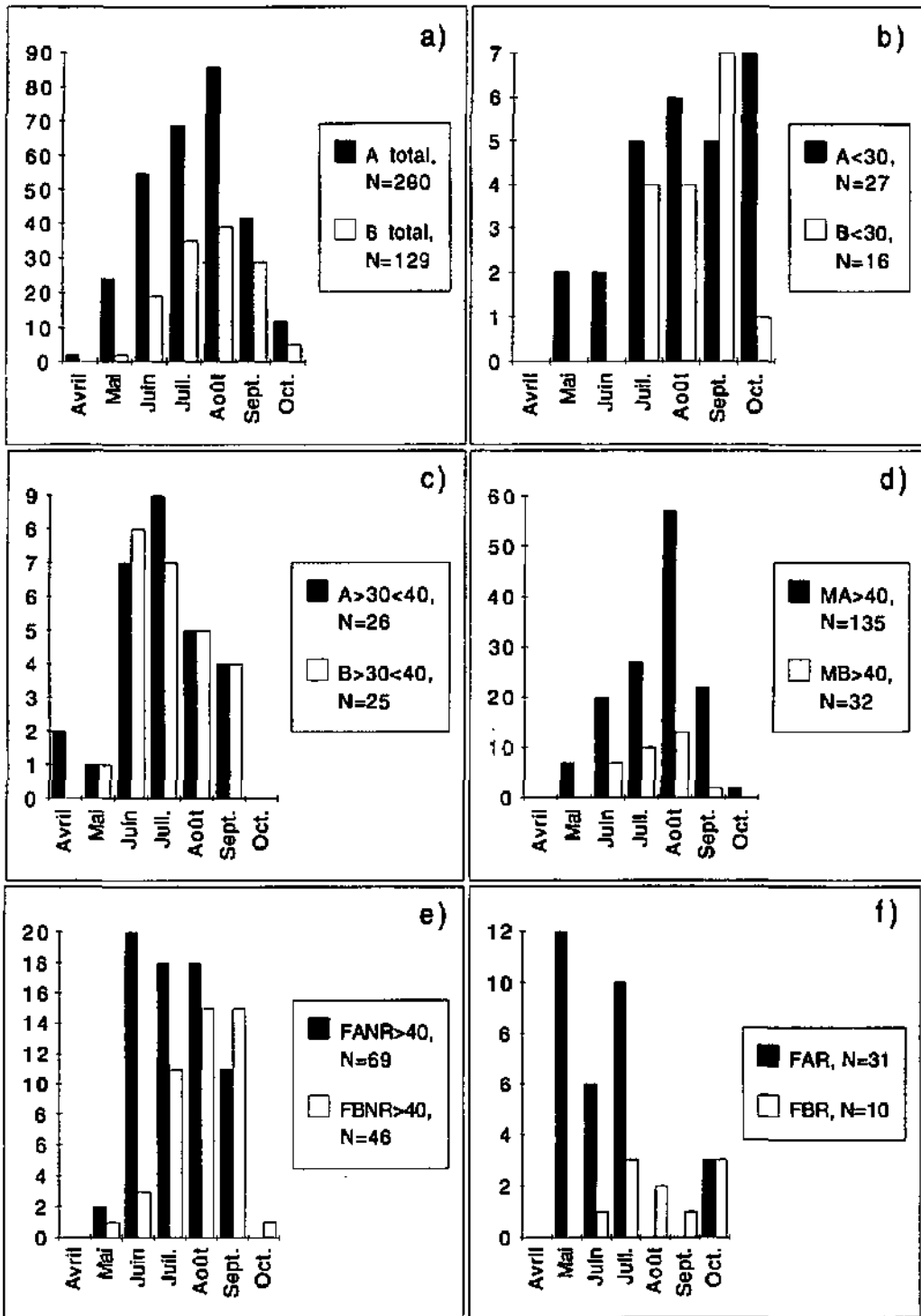


Figure 20: Périodes d'alimentation chez les différentes catégories de vipères estimées sur la base du nombre de crottes récoltées chaque mois de 1987 à 1992. A = *V. aspis*, B = *V. berus*, M = Mâles, F = Femelles, R = Reproductrice, NR = Non Reproductrice. Les femelles reproductrices des deux espèces (FAR et FBR) comprennent les femelles en vitellogénèse, les femelles gravides et les femelles postparturientes (voir chapitre matériel et méthodes).

	1987-1988		1989		1990		1991		1992		Total	
	n	% n	n	% n	n	% n	n	% n	n	% n	N	% N
<i>Rana</i>	0	0.0	1	1.3	3	3.4	9	7.0	1	1.5	14	3.4
<i>Lacerta</i>	19	39.6	32	41.0	29	32.6	34	26.4	24	36.4	138	33.7
<i>Aves</i>	0	0.0	0	0.0	0	0.0	3	2.3	0	0.0	3	0.7
<i>Mamm. nn</i>	0	0.0	6	7.7	2	2.2	8	6.2	3	4.5	19	4.6
<i>Sorex</i>	9	18.8	9	11.5	12	13.5	22	17.1	13	19.7	65	15.9
<i>Pit.-Mic.</i>	18	37.5	27	34.6	41	46.1	35	27.1	20	30.3	141	34.4
<i>Arvicola</i>	0	0.0	1	1.3	0	0.0	9	7.0	1	1.5	11	2.7
<i>Clethrion.</i>	0	0.0	0	0.0	1	1.1	5	3.9	2	3.0	8	2.0
<i>Apodemus</i>	2	4.2	2	2.6	1	1.1	4	3.1	2	3.0	11	2.7
Total	48	100.0	78	100.0	89	100.0	129	100.0	66	100.0	410	100.0

Tableau 13: Nombre et fréquence des proies des vipères suivant l'année de récolte des crottes. Voir Tab. 11 pour la légende.

	Mai		Juin		Juillet		Août		Septembre		Octobre	
	n	% n	n	% n	n	% n	n	% n	n	% n	n	% n
<i>Rana</i>	0	0.0	1	1.8	3	3.8	4	3.9	4	8.0	1	11.1
<i>Lacerta</i>	11	50.0	23	41.1	16	20.3	15	14.7	8	16.0	1	11.1
<i>Aves</i>	0	0.0	0	0.0	0	0.0	2	2.0	0	0.0	0	0.0
<i>Mamm. nn</i>	0	0.0	2	3.6	1	1.3	4	3.9	4	8.0	2	22.2
<i>Sorex</i>	4	18.2	5	8.9	20	25.3	19	18.6	6	12.0	2	22.2
<i>Pit.-Mic.</i>	7	31.8	22	39.3	29	36.7	44	43.1	25	50.0	3	33.3
<i>Arvicola</i>	0	0.0	0	0.0	5	6.3	3	2.9	3	6.0	0	0.0
<i>Clethrion.</i>	0	0.0	0	0.0	2	2.5	6	5.9	0	0.0	0	0.0
<i>Apodemus</i>	0	0.0	3	5.4	3	3.8	5	4.9	0	0.0	0	0.0
Total	22	100.0	56	100.0	79	100.0	102	100.0	50	100.0	9	100.0

Tableau 14: Nombre et fréquence des proies des vipères ≥ 40 cm suivant le mois de récolte des crottes. Voir Tab. 11 pour la légende.

Pour les vipères de plus de 40 cm, les variations saisonnières de régime se manifestent surtout par une forte augmentation relative de micromammifères de mai à août, suivi d'une légère diminution en septembre et en octobre (Tab. 14 et Fig. 21). La tendance inverse est valable pour la consommation de lézards. La consommation relative de grenouilles est toujours très faible et augmente en automne. Si les proies principales sont présentes tout au long de l'année (*Lacerta*, *Sorex* et *Pit.-Mic.*), ce n'est pas le cas d'*Arvicola* (présent en juillet, août et septembre), de *Clethrionomys* (juillet et août) et d'*Apodemus* (juin, juillet et août). Pour les deux espèces, la largeur de la niche est plus élevée en été (juillet et août) qu'au printemps (mai et juin) et en automne (septembre et octobre) (Fig. 22).

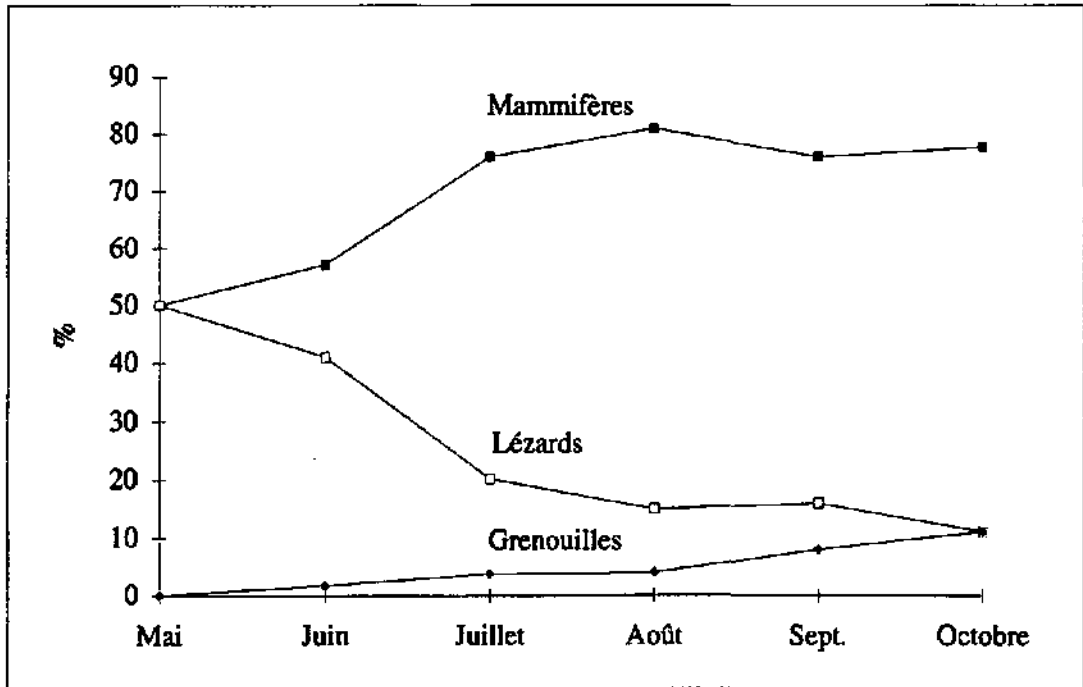


Figure 21: Consommation relative de mammifères, de lézards et de grenouilles suivant le mois de récolte des crottes chez les vipères ≥ 40 cm, espèces confondues.

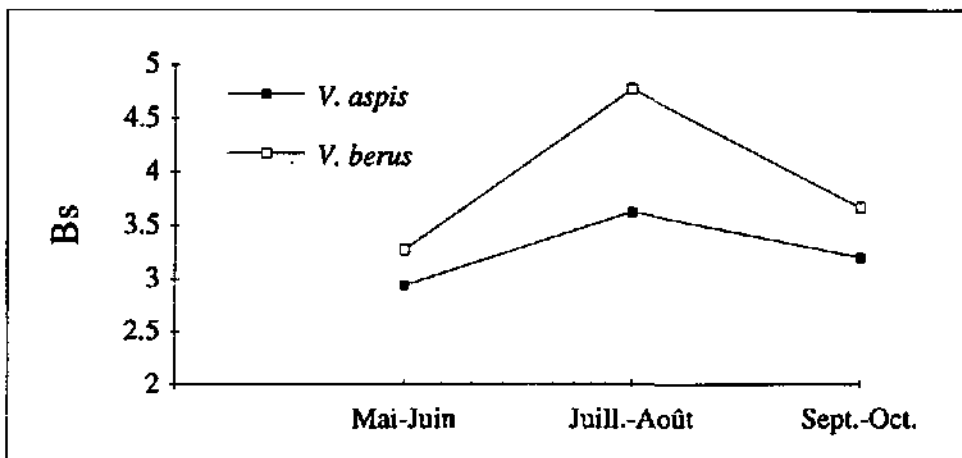


Figure 22: Variations saisonnières de la largeur de la niche trophique (Bs) (Simpson, 1949) chez les vipères ≥ 40 cm.

6.3.6. Piégeages de micromammifères

L'ensemble des piégeages a permis un total de 895 captures et recaptures de 12 espèces de petits mammifères appartenant à 5 familles différentes: *Sorex araneus* (78 individus), *S. minutus* (11 ind.), et *S. alpinus* (6 ind.) (Soricidae); *Microtus agrestis* (10 ind.), *M. arvalis* (1 ind.), *Pitymys subterraneus* (41 ind.), *Chionomys nivalis* (9 ind.), et *Clethrionomys glareolus* (30 ind.) (Cricetidae ou Arvicolidae); *Apodemus sylvaticus* et *A. flavicollis* (136 ind.) (Muridae); *Eliomys quercinus* (17 ind.) (Gliridae) et *Mustela nivalis* (2 ind.) (Mustelidae). Trois autres espèces ont été vues à plusieurs reprises sur le terrain, sans jamais avoir été capturées. Il s'agit d'*Arvicola terrestris* (Cricetidae), de *Muscardinus avellanarius* (Gliridae) et de *Talpa europaea* (Talpidae). Nous avons également capturé, dans nos pièges, une vipère aspic, deux lézards vivipares et un crapaud commun (*Bufo bufo*).

Les deux espèces de mulots sont bien représentées, mais de nombreux individus n'ont pu être déterminés avec certitude. *Apodemus flavicollis* est plus abondant dans le secteur B que dans le secteur A, à l'inverse d' *A. sylvaticus*. Parmi les musaraignes, seules *S. araneus* est abondante dans les deux secteurs. Les 6 *S. alpinus* proviennent du secteur A, de même que 10 *S. minutus* sur les 11 capturées. Les autres espèces de micromammifères semblent réparties uniformément dans les deux secteurs.

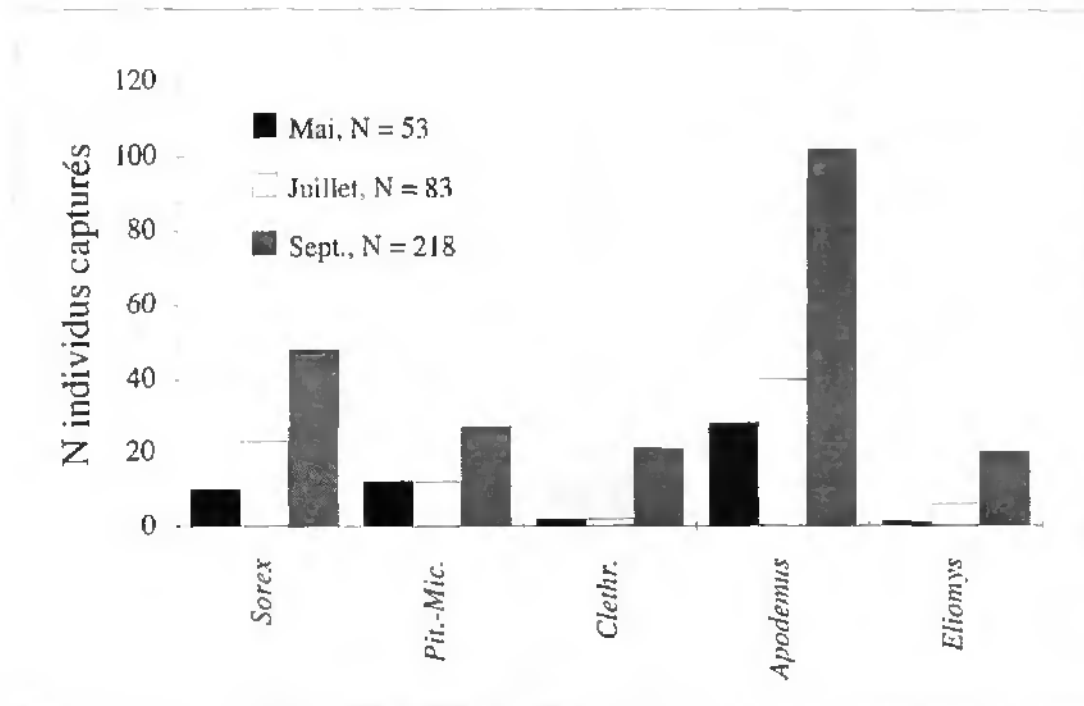


Figure 23: Nombre de micromammifères capturés durant les trois sessions de piégeages de 1991. (Voir Tab. 11 pour la légende).

Dans les résultats qui suivent et sauf précision, les espèces sont regroupées dans les mêmes catégories que pour les crottes de vipères. Les 3 sessions de piégeages de 1991 montrent que les effectifs des différentes espèces de micromammifères augmentent considérablement au cours de l'année pour culminer au mois de septembre (Fig. 23). Leur abondance (nombre total d'individus capturés pour un effort de piégeage de 100 np) passe de 4.27 en mai, à 6.69 en juillet et à 17.58 en septembre.

Pour un même effort de piégeage dans des milieux homologues, le nombre de captures dans le secteur A est plus élevé que dans le secteur B, resp. 139 et 98 individus, soit une abondance de 11.13 et 7.85 (Tab. 11). La proportion globale des différentes espèces est sensiblement la même ($p = 0.122$), mais le secteur A est plus riche en *Sorex* (TFD, $p = 0.012$). Si l'on compare les deux lignes de piégeage le long des 2 torrents des secteurs A et B, la différence est encore plus marquée, soit une abondance respective de 13.78 et 8.01, un index de diversité spécifique de 1.40 et 1.09, et un nombre d'individus capturés de 43 et 25 respectivement.

L'abondance des petits mammifères est particulièrement élevée dans les milieux frais et humides envahis par les hautes herbes. Pour les piégeages d'automne, elle s'élève à 25.00 dans un écotone Molinion-Forêt, milieu dominé par *Filipendula ulmaria* (sect. A), à 28.85 dans une zone à *Epilobium angustifolium* (sect. A), et à 20.19 dans un pâturage envahi par *Petasites hybridus* (sect. B). Dans ces 3 milieux, les cricétidés et les soricidés sont toujours bien représentés, resp. 66%, 50% et 58% des individus capturés. Notre échantillonnage dans une forêt claire d'épicéas nous donne également une abondance élevée de micromammifères (23.08), mais on relèvera l'absence de *Pit.-Mic.* parmi les cricétidés.

Les piégeages du mois d'août 1990 nous permettent une comparaison qualitative de la microfaune mammalienne dans 3 milieux différents. Le Molinion, prairie humide partiellement inondée et fauchée une fois par année, présente une faible diversité spécifique (Ids = 0.96); seuls *S. araneus*, *M. agrestis* et *P. subterraneus* y ont été capturés (N = 7). Le Cynosurion, pâturage parsemé de murgiers, est plus riche en espèces (Ids = 1.47); on y trouve *A. sylvaticus*, *M. agrestis*, *P. subterraneus*, *C. nivalis* et *S. araneus* (N = 12). La zone à *Calamagrostis*, sur sol pierreux non pâturé, a permis plus de captures (N = 19) mais présente un Ids intermédiaire (1.27). Comparé au Cynosurion, nous y avons capturé *E. quercinus*, mais pas *P. subterraneus*.

Selon nos relevés du soir et du matin, le nombre d'animaux pris au piège durant la journée est très faible et représente 6.6% du total des captures. Mais en revanche, la proportion des différentes espèces dans les captures de jour et dans les captures de nuit ne varie pas de façon significative (respectivement 55.9 et 60.4% pour *Apodemus*, 11.9 et 7.8% pour *Clethrionomys*, 10.2 et 12.0% pour *Pit.-Mic.*, 18.6 et 12.6% pour *Sorex*.

6.3.7. Régime alimentaire et abondance des proies

La densité de lézards est beaucoup plus élevée dans le secteur A (295 ind./ha) que dans le secteur B (100 ind./ha) (Tab. 15). Elle est proche de 500 individus par hectare dans le sous-secteur A4, ce qui va de pair avec la plus forte consommation relative de cette proie par les vipères de ce secteur. La densité de lézards est également plus forte en début d'été (juin) qu'à la fin de cette saison, ce qui paraît modifier le régime des vipères (Fig. 21). Cette décroissance est subitement compensée à la fin du mois d'août, après les mises bas des lézards (Cavin, 1992). A cette période de l'année, la pression de prédation des petites vipères des deux espèces est particulièrement forte (Fig. 20b), et va se renforcer avec la naissance des péliades en septembre et des aspics en octobre.

	Secteur A	Secteur B
Surface (ha)	24.3	13.6
Densité (ind./ha)		
<i>V. aspis</i> ≥ 40 cm	3.1	4.5
<i>V. berus</i> ≥ 40 cm	2.4	0.8
<i>V. aspis</i> < 40 cm	4.8	1.8
<i>V. berus</i> < 40 cm	2.6	0.2
<i>L. vivipara</i>	295	100
<i>Sorex</i>	72	36
<i>Pit.-Mic.</i>	40	32

Tableau 15: Surface des secteurs A et B et densités respectives des vipères et de leurs proies principales.

La pression de prédation des grandes vipères, à l'exception des FR, est très forte au mois d'août, lorsque les densités de petits mammifères sont élevées. L'importante disponibilité de ces proies en automne est particulièrement profitable aux femelles postparturientes des deux espèces, alors que les mâles ont diminué leur activité trophique.

Les abondances relatives des différentes espèces de mammifères trouvées dans les crottes et capturées dans nos pièges diffèrent de façon très significative, pour les deux secteurs considérés ($p < 0.0001$) (Tab. 11). Les mulots représentent 47.7 % des captures ($N = 237$) et seulement 5.3 % des proies mammaliennes identifiables des vipères ≥ 40 cm ($N = 187$), et les *Pit.-Mic.* respectivement 13.1 % des captures et 59.4 % des proies. Bien que l'abondance des *Sorex* soit significativement plus faible dans le secteur B que dans le secteur A, les vipères n'en consomment pas moins, bien au contraire. Cette petite proie pourrait compenser la rareté du lézard dans ce secteur. Les pièges de surface utilisés ne permettent naturellement pas une comparaison quantitative de toutes les espèces présentes dans les différents milieux. Les espèces souterraines sont

sous-représentées, voire absentes de nos piégeages, comme *Arvicola terrestris*. Les traces d'activité de ce rongeur (Meylan, 1977) étaient surtout visibles dans les zones pâturées du secteur B et nous n'en avons jamais vu dans les hautes herbes du secteur A, ce qui pourrait expliquer la rareté de cette proie dans les crottes des vipères de ce secteur.

Nos observations de grenouilles rousses sont anecdotiques et il n'existe aucun lieu de ponte régulièrement fréquenté sur notre terrain ou à proximité. De ce fait, aucune très jeune grenouille n'a été observée et cette proie ne fait pas partie du régime des vipères de moins de 30 cm. Par temps pluvieux ou tôt le matin, nous en avons rencontré dans les deux secteurs, mais beaucoup plus souvent dans le secteur A (90% des observations, N = 60). Outre les milieux boisés, les grenouilles fréquentent essentiellement les zones de prairies humides et non pâturées. Il n'est donc pas surprenant qu'aucune vipère capturée dans le secteur B n'ait dévoré cette proie, les zones ouvertes de ce secteur étant pâturées à 100% par le bétail.

6.3.8. Biomasse ingérée

Il est difficile d'estimer la biomasse ingérée par les serpents sans calculer le poids réel des contenus stomacaux. Nous avons tout de même tenté de le faire pour estimer la pression de prédation des serpents. Pour les vipères de plus de 40 cm, les mammifères représentent plus de 90% de la biomasse ingérée, respectivement 92.1 et 92.8 % pour *V. aspis* et *V. berus* (Tab. 16). L'essentiel de ces mammifères est constitué par les cricétidés (resp. 83.6 et 88.8 %), suivis des soricidés (resp. 9.6 et 7.4 %) et des muridés (resp. 6.7 et 3.8 %). Pour ces grandes vipères, la biomasse des lézards ingérés est très faible, resp. 5.8 et 3.7 %. Elle n'est importante que pour les FR (resp. 19.6 et 31.5 %), les vipères comprises entre 30 et 40 cm (resp. 30.6 et 41.8 %) et surtout les vipères plus petites que 30 cm (resp. 72.6 et 87.8 %).

6.3.9. Densité de vipères et pression de prédation

La densité des vipères plus grandes ou égales à 40 cm est très semblable dans les secteurs A (Sous-secteurs 1, 2, 4 et 5) et B, respectivement 5.5 et 5.3 individus à l'hectare (Tab. 15). La densité des jeunes vipères est par contre nettement supérieure dans le secteur A, respectivement 7.4 et 2.0 ind./ha. Les quantités totales de nourriture ingérée par an sont de l'ordre de 1613 g par hectare dans le secteur A et 1118 g dans le secteur B.

Dans le secteur B, la biomasse totale des vipères est supérieure à celle des lézards, respectivement 495 g et 350 g par hectare, ce qui n'est pas le cas dans le secteur A, respectivement 585 g et 1032 g par hectare. Le rapport biomasse des lézards et biomasse des vipères plus petites que 40 cm est par contre assez semblable pour les deux secteurs. La biomasse des lézards représente environ 8 fois celle des petites

	<i>Rana</i> % B	<i>Lacerta</i> % B	<i>Aves</i> % B	<i>Mamm.</i> % B	<i>Cricetidae</i> % B mamm.	<i>Muridae</i> % B mamm.	<i>Soricidae</i> % B mamm.
A < 30 cm	0.0	72.6	0.0	27.4	100.0	0.0	0.0
B < 30 cm	0.0	87.8	0.0	12.2	0.0	0.0	100.0
A > 30 < 40	4.4	30.6	6.2	58.8	43.9	0.0	56.1
B > 30 < 40	0.0	41.8	0.0	58.2	87.3	0.0	12.7
A < 40	2.6	47.4	3.8	46.3	54.0	0.0	46.0
B < 40	0.0	58.1	0.0	41.9	77.4	0.0	22.6
A ≥ 40	1.2	5.8	0.8	92.1	83.6	6.7	9.6
B ≥ 40	3.5	3.7	0.0	92.8	88.8	3.8	7.4
A ≥ 60	3.0	3.0	3.2	90.9	87.2	8.5	4.3
A ≥ 40 < 60	0.6	5.3	0.0	94.1	81.4	6.8	11.8
MA ≥ 40	0.3	4.8	1.3	93.5	84.9	8.1	7.0
MB ≥ 40	1.5	4.5	0.0	94.0	87.4	5.7	6.9
FAR	0.0	19.6	0.0	80.4	90.5	0.0	9.5
FBR	0.0	31.5	0.0	68.5	76.0	0.0	24.0
FANR ≥ 40	3.5	4.1	0.0	92.4	79.0	5.3	15.8
FBNR ≥ 40	4.7	2.0	0.0	93.3	89.9	3.0	7.1
A total	1.3	8.7	1.0	88.9	82.6	6.5	10.8
B total	3.1	9.6	0.0	87.3	88.2	3.6	8.2
TOTAL	1.8	9.0	0.7	88.5	84.2	5.7	10.1

Tableau 16: Biomasse relative des différents types de proies consommées par les vipères.

vipères du secteur B et environ 7 fois celle des petites vipères du secteur A. La pression de prédation des petites vipères sur les lézards n'est donc pas très différente d'un secteur à l'autre, et dans les deux cas, elle est supérieure à celle des vipères adultes, d'environ deux fois dans le secteur B et 8 fois dans le secteur A. Cette pression de prédation sur les lézards, proportionnellement supérieure chez les grandes vipères du secteur B, est atténuée du fait de leur régime un peu différent, notamment une plus faible consommation de lézards que dans le secteur A (voir plus haut). La consommation annuelle de lézards par les vipères du secteur A est d'environ 430 g par hectare, soit 41.6% de la biomasse des lézards de ce secteur (1032 g/ha), et celle des vipères du secteur B d'environ 156 g par hectare, soit 44.6% de la biomasse des lézards (350 g/ha).

A l'inverse des lézards, la pression de prédation des vipères adultes sur les mammifères est supérieure à celle des petites vipères, d'environ 8 fois dans le secteur B et 2 fois dans le secteur A. Cela est surtout vrai pour les cricétidés et les muridés. La pression de prédation des petites vipères du secteur A sur les soricidés est en effet supérieure à celle des grandes vipères de ce secteur. Dans le secteur B par contre, la biomasse de musaraignes ingérées par les grandes vipères reste supérieure.

Il ne nous est guère possible d'estimer les densités absolues et la biomasse des micromammifères présents sur l'ensemble de notre terrain. Pour *Pit.-Mic.* et *Sorex*, les deux types de proies principales, les piégeages d'automne relèvent des densités

importantes: 6 *Pitymys* et 6 *Sorex* piégés sur 400 m² dans la zone à *Epilobium*, 8 *Pitymys* et 3 *Sorex* piégés sur une ligne de 50 m dans la zone à *Petasites*, 6 *Sorex* piégés sur une ligne de 50 m dans la zone à *Calamagrostis*. En admettant des surfaces drainées par les piégeages homologues des secteurs A et B de 2500 m² chacune, nous obtenons 72 *Sorex*/ha et 40 *Pit.-Mic.*/ha pour le secteur A, 36 *Sorex* et 32 *Pit.-Mic.*/ha pour le secteur B. La biomasse de *Sorex* ingérée par les vipères des secteurs A et B représente respectivement 24.6% et 49.3% de la biomasse des *Sorex* au mois de septembre dans ces deux secteurs (respectivement 525.6 et 262.8 g). La biomasse des *Pit.-Mic.* ingérés par les vipères de plus de 40 cm représente 31.6%, resp. 42.67% de la biomasse des *Pit.-Mic.* au mois de septembre dans ces deux secteurs (resp. 764 et 611.2 g). La pression de prédation des vipères sur les principales catégories de proies est donc supérieure dans le secteur B.

6.4. Discussion

Globalement, le régime alimentaire des deux espèces de vipères de notre station ne diffère guère de celui des autres populations étudiées (Béa *et al.*, 1992), en ce sens qu'il est constitué essentiellement de petits mammifères. Seul Pielowski (1962) trouve une proportion d'amphibiens aussi importante que celle des mammifères chez *V. berus* en Pologne. La consommation d'amphibiens par cette espèce a souvent été reportée (Pomianowska-Pilipink, 1974; Sebela, 1980; Luiselli et Anibaldi, 1991), ce qui n'est pas le cas pour *V. aspis* (Saint Girons, 1980a; Dolce *et al.*, 1982; Monney, 1993). Cela est probablement dû au fait que le régime de *V. aspis* a rarement été étudié dans des sites riches en amphibiens et nous ne pensons pas que dans les Préalpes, *V. berus* ait plus d'affinité pour cette proie que *V. aspis*. Dans notre station bernoise, les deux espèces vivent côte à côte, exploitent des habitats semblables et consomment toutes les deux des grenouilles, en faible proportion, respectivement 2.4 et 5.7% des proies. La plus grande proportion de grenouilles chez *V. berus* est liée à ses domaines de chasse en moyenne plus riches en amphibiens, ce qui augmente les probabilités de rencontre. Il n'est cependant pas exclu que les différences physiologiques qui existent entre *V. aspis* et *V. berus* (Nauelleau, 1983, 1983a; Saint Girons *et al.*, 1985) soient en partie responsables de cette différence de régime, la moindre thermophilie de *V. berus* pouvant favoriser une meilleure synchronisation de ses activités de chasse avec celles des grenouilles. En Loire-Atlantique, Saint Girons (1975, 1975a, 1978) relève la fréquence des sorties crépusculaires et nocturnes chez *V. berus*, ce qui confirme nos observations personnelles. Le taux de mélanisme significativement supérieur chez *V. berus* (voir chapitre 5) pourrait d'autre part encore augmenter les performances thermorégulatrices de cette espèce dans des conditions défavorables.

Si les variations ontogéniques de régime chez les deux espèces de vipères de notre station confirment les données d'autres auteurs (Béa *et al.*, 1992), il n'en demeure

pas moins que la consommation de lézards par les grandes vipères de notre station est nettement supérieure. Pour les vipères aspics d'une longueur totale comprise entre 40 et 60 cm, nous obtenons 22.6% de lézards (N = 155), et pour celles de plus de 60 cm, 16.3% (N = 49), ce qui contraste avec le régime de cette espèce en Loire-Atlantique (1.2% de lézards chez les vipères d'une longueur museau-cloaque de plus de 45 cm, N = 83) (Saint Girons, 1971), dans les Préalpes fribourgeoises (0% de lézards chez les vipères d'une longueur totale de plus de 40 cm, N = 41) (Monney, 1988) et en Italie centrale (9.1% de lézards chez les vipères d'une longueur totale de plus de 34 cm, N = 97) (Luiselli et Agrimi, 1991). Notre station bernoise se distingue des trois autres par une biomasse très importante de *Lacerta vivipara*, localement près de deux fois supérieure à celle des vipères, ce qui contraste avec la rareté de *Lacerta agilis* dans les Préalpes fribourgeoises (Monney, 1988) et la faible biomasse de *Lacerta viridis* et *Podarcis muralis* en France et en Italie (Saint Girons, 1980a; Rugiero *et al.*, 1995). Les lézards, proies indispensables pour la survie des très jeunes vipères, paraissent suffisamment abondants dans notre station, tout au moins localement, pour permettre aux vipères adultes de s'en nourrir régulièrement sans porter préjudice à leur descendance. En Loire-Atlantique, les vipères cessent de consommer cette proie vivante à partir d'une taille voisine de 40 cm, réponse probable à une pression de sélection impérieuse (Saint Girons, 1980a). En effet, les jeunes vipères aspics et péliades ne consomment pas d'invertébrés et les lézards représentent souvent leur seule source de nourriture disponible.

Le pourcentage de lézards consommés par les grandes vipères péliades de notre station (17.4%, N = 86) est également supérieur à celui observé en Angleterre (4.6%, N = 65), au Danemark (9.4%, N = 53), en Tchécoslovaquie (1.7%, N = 117) et dans les Alpes italiennes (0%, N = 55) (Prestt, 1971; Kjaergaard, 1981a; Sebela, 1980; Luiselli et Anibaldi, 1991), mais ces auteurs ne précisent pas les densités de lézards sur leurs terrains d'étude. Sur l'île suédoise de Stora Håstholmen, Andren et Nilson (1983) relèvent l'absence totale de lézards et il serait très intéressant de connaître le régime alimentaire des très jeunes vipères péliades sur cette île. Peut-être se nourrissent-elles des jeunes amphibiens de cette région. C'est le cas sur une autre île suédoise, Hallands Väderö, où les jeunes vipères se nourrissent à 100% (N=9) de tritons (*Triturus vulgaris*) (Madsen and Stille, 1988). Sur cette île, *Lacerta agilis* et *Anguis fragilis* sont rares. Nous n'avons pas détecté de restes d'*Anguis fragilis* dans notre échantillon, et cela reflète probablement sa faible densité sur notre terrain. La fréquence de cette proie dans le régime des vipères est toujours très faible, respectivement 2.1%, 2.1% et 1.2% au Danemark, en Angleterre et en Pologne (Kjaergaard, 1981a; Prestt, 1971; Pomianowska-Pilipiuk, 1974). Sur notre terrain, plus de 80% des proies des vipères aspics et péliades de moins de 30 cm sont des lézards, fréquence la plus souvent rapportée pour ces espèces (Béa *et al.*, 1992). Dans certains types d'habitat cependant,

les urodèles jouent un rôle essentiel dans l'alimentation des jeunes de *V. berus* (Madsen and Stille, 1988; Luiselli *et al.*, 1995), ce qui est également le cas pour *V. seoanei* (Brana *et al.*, 1988). Nous n'avons pas détecté de restes de *Salamandra atra* dans notre échantillon, mais la densité de cet amphibien est faible sur notre terrain. Dans d'autres stations des Préalpes suisses, cette proie est extrêmement abondante et il est très probable que les vipères des deux espèces s'en nourrissent régulièrement. La consommation de cette proie par *V. berus* a été rapportée par Sochurek (1956) et Luiselli *et al.* (1995).

Les mammifères les plus souvent consommés par les grandes vipères aspics et péliades de notre station sont les cricétidés (ou arvicolidés), ce qui semble être de règle dans de nombreuses stations (Béa *et al.*, 1992). Les *Apodemus*, malgré leur grand nombre sur notre terrain, sont nettement sous-représentés pour des raisons probablement multiples (Pielowski, 1962; Sebela, 1980; Brana *et al.*, 1988). La grande agilité et l'activité essentiellement nocturne de ces rongeurs sont souvent mentionnées pour expliquer cette très faible consommation. Selon nos piégeages, les muridés ne paraissent guère plus nocturnes que les cricétidés. En Italie centrale, *V. aspis* consomme une quantité beaucoup plus importante de muridés (Luiselli et Agrimi, 1991) et il en est de même pour *V. berus* dans certains biotopes des Alpes italiennes (Luiselli et Anibaldi, 1991). Faut-il y voir là un indice d'activité nocturne chez les vipères vivant dans des régions plus chaudes ou simplement le résultat d'une adaptation au spectre de proies disponibles dans ces milieux ? Dans tous les cas, cela tend à démontrer le caractère très opportuniste du régime de ces deux espèces. Même au sein d'une population, le régime peut varier suivant les habitats fréquentés par les vipères (Saint Girons, 1952, 1971; Monney, 1990a). La consommation supérieure de lézards et de grenouilles dans le secteur A, à l'inverse des *Arvicola*, en est une preuve supplémentaire.

Pour toutes les populations de vipères aspics et péliades étudiées, l'essentiel de la biomasse ingérée est constituée par des mammifères. Dans notre station bernoise, seules les vipères plus petites que 30 cm ingèrent une biomasse de lézards supérieure à celle des mammifères, les vipères d'une longueur comprise entre 30 et 40 cm ingérant déjà une biomasse supérieure de mammifères. Il y a cependant lieu d'être prudent avec ces proportions, car le poids moyen que nous avons choisi pour les muridés et les cricétidés ingérés est peut-être trop élevé et le nombre de petites proies ingérées, tels les lézards et les mammifères nouveau-nés, probablement sous-estimé par l'analyse des crottes.

Outre les variations de régime liées à l'âge des vipères, et donc à leur taille, nous avons détecté une variation intraspécifique de régime liée à l'état sexuel des vipères femelles, ce qui n'avait, à notre connaissance, jamais été rapporté jusqu'ici, peut-être en raison de l'activité trophique très réduite des femelles reproductrices. Le régime de ces femelles est très proche de celui des vipères de moins de 40 cm, avec une forte proportion de lézards ingérés. Il est probable que ces femelles, en raison de leur état

sexuel, font une sélection liée à la taille de leurs proies (Béa *et al.*, 1992). Il n'est pas exclu non plus qu'il s'agisse essentiellement d'un comportement opportuniste, les lézards étant particulièrement abondants durant la brève période d'alimentation de ces femelles (Cavin, 1993), à l'inverse des micromammifères. Il faut également relever que ces vipères sont peu mobiles, ce qui limite probablement le choix de leurs proies. Cette sédentarité est liée à la thermophilie très élevée de ces vipères qui choisissent des sites de gestations particulièrement bien exposés, comportement fréquent chez les serpents vivipares (Viitanen, 1967; Gregory, 1975; Reinert, 1984; Neumeyer, 1987; Charland et Gregory, 1990; Monney, 1992). Malgré le recouvrement important des niches trophiques des femelles reproductrices et des jeunes vipères, la compétition alimentaire est probablement très faible en raison de la courte durée de la période d'alimentation de ces femelles.

Les autres variations intraspécifiques de régime que nous avons mises en évidence chez les vipères de plus de 40 cm sont liées à leur longueur respective, phénomène bien documenté chez les serpents (voir Arnold, 1993 pour une revue). Les mâles de *V. berus*, toujours de petite taille, ne consomment pas d'*Arvicola* et les vipères aspics de plus de 60 cm consomment moins de *Sorex* mais davantage d'*Arvicola*.

Les variations interspécifiques de régime sont faibles, voire inexistantes pour les petites vipères et les femelles reproductrices. Le recouvrement des niches trophiques est toujours supérieure à 90% pour des catégories de taille identiques, ce qui laisse supposer une compétition alimentaire importante entre ces deux espèces. Les différences que l'on observe semblent liées soit à l'importance relative des domaines de chasse respectifs de ces deux espèces (cas des grenouilles), soit à leurs tailles respectives (cas des mammifères nouveau-nés et des *Arvicola* pour les mâles aspics et péliades).

Les variations de Bs entre les deux espèces sont intéressantes. Pour les petites vipères (< 40 cm), la différence ne s'explique pas, pour notre échantillon, par la longueur moyenne des serpents qui est sensiblement la même pour les deux espèces (longueurs totales respectives 31.0 ± 5.8 cm, N = 55, et 30.4 ± 6.0 cm, N = 37, chez *V. aspis* et *V. berus*, $t = 0.44$, $p > 0.05$). Elle pourrait en revanche s'expliquer par la dimension de la tête des vipères, supérieure chez *V. aspis*, ce qui peut faciliter l'ingestion d'une plus grande variété de proies (Forsman et Lindell, 1993). Si l'on affine notre analyse en ne considérant que les vipères dont la longueur est inférieure à 30 cm, on constate que Bs est également plus élevée chez *V. aspis* et que dans ce cas, la longueur moyenne des vipéreaux joue certainement un rôle très important dans le choix des proies. *V. berus*, d'une longueur moyenne de 24.4 ± 3.4 cm (N = 16) consomme 94% de lézards et 6% de *Sorex*, et *V. aspis*, d'une longueur moyenne de 25.6 ± 2.4 cm (N = 27) consomme 81% de lézards, 7% de jeunes Pit.-Mic. et 11% de mammifères nouveau-nés. Pour les grandes vipères, ce n'est pas la taille moyenne des serpents qui peut expliquer la différence de Bs, *V. aspis* étant en moyenne toujours significativement

plus grande que *V. berus* ($p < 0.001$) alors que Bs est supérieur chez cette dernière. Il semble donc que pour un spectre de proies disponible semblable, *V. berus* se montre plus éclectique que *V. aspis*. Il n'est cependant pas exclu que cette différence de Bs soit la conséquence non pas d'un éclectisme plus grand quant au choix des proies, mais quant au choix des habitats de chasse par *V. berus*, les deux espèces semblant avoir un régime très opportuniste.

La théorie de l'alimentation optimale (MacArthur et Pianka, 1966, Charnov, 1976) prédit que les espèces passant plus de temps à rechercher leur proie (searching) qu'à les maîtriser et les consommer (handling) sont plutôt des généralistes, à l'inverse des spécialistes. Si *V. aspis* paraît moins généraliste que *V. berus*, nous avons vu que cela pourrait être en rapport avec les habitats fréquentés par les deux espèces. Il n'est cependant pas exclu que *V. berus* passe effectivement plus de temps à rechercher ses proies - elle paraît plus mobile que *V. aspis* (voir chapitre 7) - et soit foncièrement plus généraliste que *V. aspis*. La théorie de l'alimentation optimale prédit également que la niche trophique d'une espèce est plus large dans un milieu peu productif, où les proies sont relativement rares. En d'autres termes, une espèce aurait un régime plus spécialisé lorsque la densité des proies est élevée. Dans le secteur A, riche en proie, Bs de *V. aspis* ≥ 40 cm mesure 3.43, et respectivement 4.01 dans le sect. B, pauvre en proies. Cette diminution de Bs dans le sect. A, où les deux espèces de vipères sont bien représentées, pourrait également être une conséquence de la compétition interspécifique, celle-ci diminuant la diversité des ressources exploitées par chacune des espèces (Dajoz, 1985).

L'activité trophique des vipères est particulièrement importante durant les mois d'été, ce qui semble être fréquemment le cas chez les vipères (Saint Girons, 1952; Prestt, 1971; Pomianowska Pilipiuk, 1974; Sebela, 1980; Kjaergaard, 1981a; Monney, 1990a; Luiselli et Agrimi, 1991). Les périodes d'alimentation que nous observons chez *V. berus* correspondent globalement aux données de Prestt en Angleterre. Mâles et femelles non reproductrices se nourrissent surtout de juin à septembre, la période d'alimentation des immatures étant plus longue, s'étalant d'avril à septembre en Angleterre et de mai à octobre dans l'Oberland. Dans notre station, les premières prises de nourriture sont très tardives chez les vipères péliades de moins de 30 cm et nous rappellent les observations de Baron (1992) chez *Vipera ursinii* au Mont Ventoux. Chez cette espèce, la période active des immatures est très courte et ne débute qu'à la fin du mois de juin, avec l'apparition d'orthoptères de taille convenable. Il n'est pas exclu que dans notre station, les premières sorties des péliades de moins d'une année soient en partie liées à l'apparition des lézards nouveau-nés. Comme en Angleterre, la période d'alimentation des femelles péliades reproductrices se prolonge jusqu'au mois d'octobre, après les parturitions. Dans l'Oberland, cependant, les sorties d'hivernage de ces femelles sont très tardives et ces vipères ne semblent pas s'alimenter avant le mois de juin. En Angleterre, Prestt constate des prises de nourriture déjà au mois d'avril.

En Loire-Atlantique et dans des conditions semi-naturelles, la durée de la période d'alimentation des vipères aspics et péliades est la même que dans l'Oberland (Saint Girons, 1979), mais les activités trophiques des vipères sont plus tardives dans notre station, d'environ un mois, et elles ne débutent jamais avant le mois de mai chez les adultes. Ce décalage est lié aux conditions climatiques locales, notamment à l'enneigement printanier en montagne qui retarde les premières sorties. En Loire-Atlantique, les femelles péliades gravides ne s'alimentent pas; dans l'Oberland, ces vipères consomment des proies, mais en quantité moindre que les femelles gravides de *V. aspis*. En Italie centrale et dans des conditions semi-naturelles, la durée de la période d'alimentation des vipères aspics est très semblable à celle des vipères de l'Oberland (Luiselli et Agrimi, 1991), et ce malgré un climat très différent. Il n'y a pas de différence pour les mâles et les jeunes vipères, et les activités trophiques printanières sont plus précoces chez les femelles d'Italie.

Le recouvrement des niches alimentaires de *V. aspis* et *V. berus* dans notre station est important et les différences dans les périodes d'alimentation nous paraissent trop faibles pour diminuer notablement la compétition alimentaire entre ces deux espèces. Cette concurrence n'est atténuée qu'au printemps par les prises de nourriture plus précoces des immatures, des mâles et des femelles reproductrices de *V. aspis*, décalage lié aux cycles annuels d'activité respectifs de ces deux espèces (voir chapitre 3).

Les variations annuelles de régime sont faibles et il est peu probable que les fluctuations de densité d'une espèce de proie aient une répercussion sur des populations de vipères au régime varié. Pielowski (1962) en arrive à la même conclusion en Pologne. La situation est toute différente sur une île suédoise où *V. berus* est étroitement liée aux populations de *Microtus agrestis* et subit les conséquences de ses fluctuations cycliques (Andren, 1982; Andren et Nilson, 1983). La consommation d'*Arvicola* et de *R. temporaria*, plus importante en 1991, pourrait être la conséquence de la disponibilité réduite en *Pit.-Mic.* cette année-là, mais également le reflet d'une plus forte densité de ces proies inhabituelles. *Arvicola* est bien connu pour ses fluctuations cycliques (Saucy, 1988) et *R. temporaria*, en l'absence de lieux de reproduction stables, comme cela semble être le cas dans notre station, pourrait également présenter d'importantes fluctuations de densité. *Clethrionomys*, *Apodemus* et *Arvicola* représentent ensemble 7.3% des proies (N = 410) et ne sont consommés qu'en été, lorsque leur densité est élevée et leur dispersion importante. Nous avons observé une tendance similaire dans les Préalpes fribourgeoises (Monney, 1990a), ce qui confirme le régime très opportuniste des vipères étudiées. Pielowski constate en outre que la majorité des petits mammifères consommés sont des individus en phase de dispersion.

L'absence d'influence notable des fluctuations éventuelles des proies sur les populations de vipères et le large spectre alimentaire de ces dernières ne signifient pas

que la pression de prédation des vipères sur les populations de micromammifères est insignifiante, comme cela semble être le cas en Pologne (Pielowski, 1962; Pomianowska-Pilipiuk, 1974) et en France (Saint Girons, 1975). Si, dans notre station, le prélèvement des muridés est très faible, la pression de prédation des vipères sur les cricéidés et les soricidés nous paraît notable. En septembre, les vipères consomment annuellement 40 à 50% de la biomasse de ces proies dans le secteur B, un peu moins dans le secteur A (20 à 30%). Pomianowska-Pilipiuk est également d'avis que l'impact des vipères sur l'espèce *Clethrionomys* est significatif.

La pression de prédation des vipères sur les lézards est importante et influence le profil démographique de cette proie. Le taux de mortalité relativement élevé des lézards subadultes semble indiquer que la prédation se porte aussi bien sur les juvéniles que sur les lézards de grande taille, sans entraîner toutefois une fécondité particulièrement élevée chez cette espèce (Cavin, 1993).

Si la compétition alimentaire existe réellement entre les deux espèces de vipères, nous avons de bonnes raisons de penser qu'elle se manifeste surtout chez les jeunes vipères qui sont des spécialistes et pour qui les densités de lézards peuvent représenter un facteur limitant. En raison de sa petite taille à la naissance (voir chapitre 4), *V. berus* est plus longtemps dépendante de cette proie que ne l'est *V. aspis*. La niche alimentaire plus large des jeunes aspics rend cette espèce plus compétitive dans les habitats aux faibles densités de lézards. Ainsi, dans le secteur B, pauvre en lézards, *V. aspis* semble exclure *V. berus*, alors que dans le secteur A, la biomasse de *L. vivipara* est telle qu'elle permet une cohabitation partielle des deux espèces (voir chapitre 7). La diversité des microhabitats disponibles dans le secteur A semble être le facteur essentiel déterminant la diversité et l'abondance des proies et de leurs prédateurs. Outre les fortes densités de lézards, la cohabitation de 3 espèces de musaraignes dans ce secteur est une autre indication de cette diversité d'habitats (Dickman, 1988; Neet, 1989). Saint Girons (1980) est également d'avis que la compétition alimentaire est certainement bien plus sévère chez les jeunes vipères que chez les adultes et suggère qu'une des raisons de l'avantage que *V. aspis* semble présenter vis-à-vis de *V. berus*, *V. seoanei* et *V. latastei* tient à la plus grande taille de ses nouveau-nés qui lui permet de passer plus rapidement à un régime principalement constitué par des micromammifères sortis du nid, le type de proie de beaucoup le plus abondant. Völkl (1989) a démontré, en captivité, l'importance de l'alimentation des nouveau-nés de *V. berus* durant la période qui précède l'hivernage. Une prise de nourriture de l'ordre de 300% de son poids initial semble nécessaire au nouveau-né pour passer l'hiver, alors que son poids à la naissance n'est pas un facteur primordial. Völkl démontre ainsi l'avantage d'une taille réduite à la naissance dans les habitats pauvres en proies disponibles. Ces résultats ne s'appliquent pas du tout à *V. aspis* chez qui les nouveau-nés peuvent passer l'hiver sans s'alimenter après leur naissance. Les conclusions de Völkl pourraient renforcer notre hypothèse

d'une compétition alimentaire ayant pour conséquence une diminution de taille chez *V. berus* (Monney *et al.*, 1995). D'autres auteurs ont relevé l'influence notable des facteurs alimentaires sur la taille et la reproduction des vipères (Naulleau et Saint Girons, 1981; Saint Girons et Naulleau, 1981; Andren, 1982; Andren et Nilson, 1983). Cependant, la rigueur du climat et la brièveté de la période active des vipères en montagne sont également des facteurs pouvant influencer la taille des serpents. En Loire-Atlantique, dans la zone de contact de plaine étudiée par Saint Girons, aucune modification de la taille des vipères n'a été constatée.

Mis à part le campagnol terrestre, l'abondance des micromammifères, comme celle des lézards, est en moyenne plus élevée dans le secteur A que dans le secteur B. La différence est significative pour les *Sorex*, ce qui pourrait également avantager les vipères de grande taille dans le secteur B et contribuer ainsi à l'exclusion de *V. berus* dans ce secteur. Si la rareté des petites proies semble surtout préjudiciable à *V. berus*, les jeunes de *V. aspis* en subissent également les conséquences. La proportion de petites vipères est très différente dans les secteurs A et B et il est probable que l'émigration des juvéniles est plus importante dans le secteur B, certains individus gagnant probablement le secteur A situé à moins de 300 m. Suivant le concept de métapopulation (Levene, 1953), les secteurs A et B pourraient abriter deux sous-populations interdépendantes de *V. aspis* et deux sous-populations interdépendantes de *V. berus*. En ce qui concerne *V. aspis*, le secteur B, plus favorable thermiquement (Voir Chap.7), représenterait une sous-population "source", produisant des jeunes en excès et alimentant le secteur A, sous-population "puits" ou déficitaire étant donné les conditions climatiques locales qui limitent la reproduction de cette espèce, mais dont la structure des habitats et ses ressources trophiques favorisent la survie des vipéreaux. En ce qui concerne *V. berus*, ce serait au contraire le secteur A qui jouerait le rôle de sous-population "source", avec une abondante reproduction et un excès de jeunes adultes susceptibles d'alimenter le secteur B, sous-population déficitaire en raison de la mortalité des jeunes liée à la faible densité de *L. vivipara* et à leur compétition avec les jeunes de *V. aspis*. Selon le modèle de Pulliam (1988), si le surplus de la sous-population excédentaire est élevé et que le déficit de la sous-population "puits" est faible, une partie importante de la population peut se trouver dans l'habitat ou sous-population "puits", ce qui pourrait effectivement être le cas pour *V. aspis* dans notre zone d'étude. Saint Girons (1981) a mis en évidence des déplacements préhivernaux importants, de l'ordre de 60 à 90 m en moins d'un jour et demi, chez les nouveau-nés de *V. aspis* et *V. berus* nés précocement, au mois d'août. Ces déplacements sont pratiquement nuls chez les vipères nées tardivement et ne commencent qu'au printemps suivant. Saint Girons observe des différences individuelles très importantes et avance deux hypothèses pour expliquer cela: des déplacements circulaires chez certains nouveau-nés, qui pourraient tromper l'observateur, et/ou un polymorphisme au sein d'une population de vipères du point de vue de l'intensité ou de

la durée de cette phase de dispersion. Une troisième hypothèse, n'excluant pas les deux autres, pourrait être liée à la disponibilité en proie du milieu. Peu après leur naissance et si les conditions météorologiques le permettent, les vipéreaux recherchent activement les lézards en se déplaçant et n'interrompent ces activités que suite à l'ingestion d'une ou plusieurs proies. La faible densité de lézards en Loire-Atlantique pourrait en partie expliquer ce polymorphisme, et il pourrait en être de même dans les Préalpes fribourgeoises où les nouveau-nés de *V. aspis*, en l'absence de proies disponibles, quittent les habitats occupés par les vipères adultes (Monney, données non publiées).

En étudiant la zone de contact entre *V. aspis* et *V. berus* en Loire-Atlantique, Saint Girons (1975) a montré que ces deux espèces entraient en compétition et s'excluaient mutuellement (Hardin, 1960). Dans cette région, la compétition alimentaire ne semble pas jouer de rôle important et l'absence de cohabitation semble due au fait que les deux espèces fréquentent les mêmes biotopes mais réagissent différemment à la pression des prédateurs. La situation dans l'Oberland est très semblable en ce qui concerne la répartition spatiale exclusive de ces deux espèces (voir chapitre 7), mais contrairement aux observations de Saint Girons, nous pensons qu'une compétition alimentaire existe dans les Préalpes, surtout chez les jeunes vipères dans les biotopes pauvres en lézards.

En conclusion, nous pouvons dire que les niches trophiques de *V. aspis* et *V. berus* sont très similaires et que la compétition alimentaire interspécifique semble importante, surtout chez les jeunes vipères. Les stratégies reproductrices de ces deux espèces sont très différentes et semblent favoriser *V. aspis* dans les habitats pauvres en lézards, essentiellement en raison de la grande taille de ses vipéreaux qui rend cette espèce moins longtemps dépendante de cette proie. *V. aspis* semble ainsi exclure *V. berus* dans les zones pauvres en proies, alors qu'une cohabitation partielle, mais jamais totale, est possible ailleurs. Les variations de densité de proies sont étroitement liées aux différences structurales et microclimatiques des habitats, mais ces facteurs ne suffisent pas à expliquer l'abondance relative des deux espèces de vipères dans ces différents milieux. L'expansion de *V. berus* semble limitée par la présence de *V. aspis*, alors que ce sont des facteurs climatiques qui limitent l'avancée de cette espèce.

7. DISTRIBUTION, DEPLACEMENTS ET OCCUPATION DES HABITATS

7.1 Introduction

Dans les chapitres précédents, nous avons relevé que les niches écologiques de *V. aspis* et de *V. berus* étaient très similaires. Nous avons suggéré que les différences de régime alimentaire entre ces deux espèces, de même que les différences des taux de mélanisme, pouvaient être la conséquence d'une exploitation d'habitats différents. Nous avons également constaté que *V. aspis*, plus thermophile, était à la limite de ses possibilités de reproduction et devait ainsi dépendre d'habitats particulièrement favorables à la thermorégulation.

Dans ce chapitre, nous analysons la distribution spatio-temporelle des deux espèces dans la zone de contact. Nous tentons de l'expliquer en évaluant la distribution spatiale des ressources trophiques et thermiques du milieu et en analysant le partage des différents types d'habitats à disposition entre les deux espèces.

La distribution géographique de deux espèces ou autres taxons est dite allopatrique lorsqu'il n'existe aucun contact entre les deux taxons, et sympatrique lorsque les aires de distribution se recouvrent largement sans qu'un taxon limite d'aucune manière la distribution de l'autre (Key, 1981). La parapatricité caractérise une situation où deux taxons sont en contact avec absence d'interpénétration de leurs aires de distribution (Key, 1981). Dans ce chapitre, nous utiliserons le terme de "parapatricité locale" pour définir la distribution de *V. aspis* et de *V. berus* dans la zone de contact étudiée, par opposition au terme de "parapatricité régionale" que nous réservons à la situation où les deux espèces ne sont pas directement ou régulièrement en contact, situation que nous avons étudiée pour la comparaison des habitats occupés par chacune des deux espèces.

7.2. Matériel et méthode

7.2.1. Distribution spatiale des deux espèces

La distribution spatiale de *V. aspis* et de *V. berus* a été étudiée sur la base du nombre de points d'observation (quadrats de 5 m sur 5 m) de chacune des deux espèces dans les différents secteurs de notre terrain d'étude (Fig.4). Nous avons comparé leur proportion à l'aide du test de fréquence double (TFD) (Fisher Exact Probability test). Nous avons comparé le secteur A (Sous-sect. 1, 2, 3, 4, 5 et 6) et le secteur B (Sous-sect. 7). Au sein du secteur A, nous avons différencié la rive droite (Sous-sect. 1, 2 et 3) et la rive gauche (Sous-sect. 4, 5 et 6) du torrent. Pour les analyses statistiques, nous n'avons pas tenu compte du Sous-secteur 8 pour lequel nous ne disposons que de 6 points d'observation.

Pour évaluer la dépendance ou l'indépendance des points d'observation de chaque espèce vis-à-vis des 6 habitats principaux (voir chapitre 2.3), nous avons fait un

test de G (Sokal et Rolf, 1981; Neet, 1989). Nous avons également estimé la largeur de la niche (Bs) pour chaque espèce à l'aide de l'index de diversité de Simpson (1949).

7.2.2. Distribution spatiale des individus

Nous avons calculé le nombre d'individus de chaque espèce et leur densité dans les différents secteurs de notre terrain d'étude. L'espace vital d'une même vipère pouvant comprendre plusieurs secteurs ou sous-secteurs, un même individu peut être comptabilisé plusieurs fois. Comme pour les points d'observation, nous avons utilisé le test de fréquence double pour comparer le nombre d'individus de chaque espèce dans les différents secteurs. Le test du Chi^2 a été utilisé pour évaluer les sex-ratio.

7.2.3. Abondance des proies

Pour les méthodes utilisées, nous nous référons au chapitre 6.2 et à la figure 16.

7.2.4. Durée de l'ensoleillement théorique

Nous avons estimé la durée de l'ensoleillement théorique dans les différents sous-secteurs de notre terrain d'étude ainsi que dans 4 stations proches de celui-ci selon la méthode décrite par Tester (1990). Cette méthode consiste à mesurer la hauteur de la ligne d'horizon à l'aide d'un sextant Ebbco et d'une boussole, de la reporter sur du papier millimétré, et de la confronter avec la représentation graphique de l'arc diurne solaire calculé pour la coordonnée géographique de notre station, les 15 de chaque mois (Fig. 24). Cette méthode très simple nous a paru intéressante pour deux raisons principales. L'ensoleillement d'une station est un facteur écologique très important pour les vipères, beaucoup plus important que la température vraie de l'air (Saint Girons et Saint Girons, 1956; Duguay, 1958, 1972; Saint Girons et Kramer, 1963; Viitanen, 1967). D'autre part, si le nombre absolu d'heures d'ensoleillement que nous avons calculé est théorique et ne correspond pas à la réalité puisqu'il ne tient pas compte des journées pluvieuses ou nuageuses, la durée relative de l'ensoleillement théorique des différentes stations n'en demeure pas moins correcte.

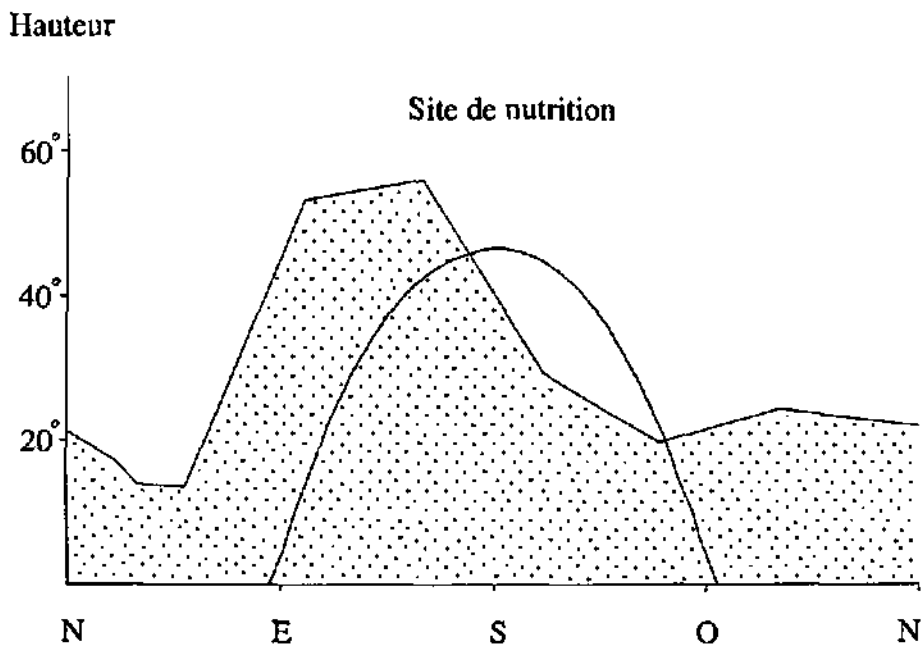
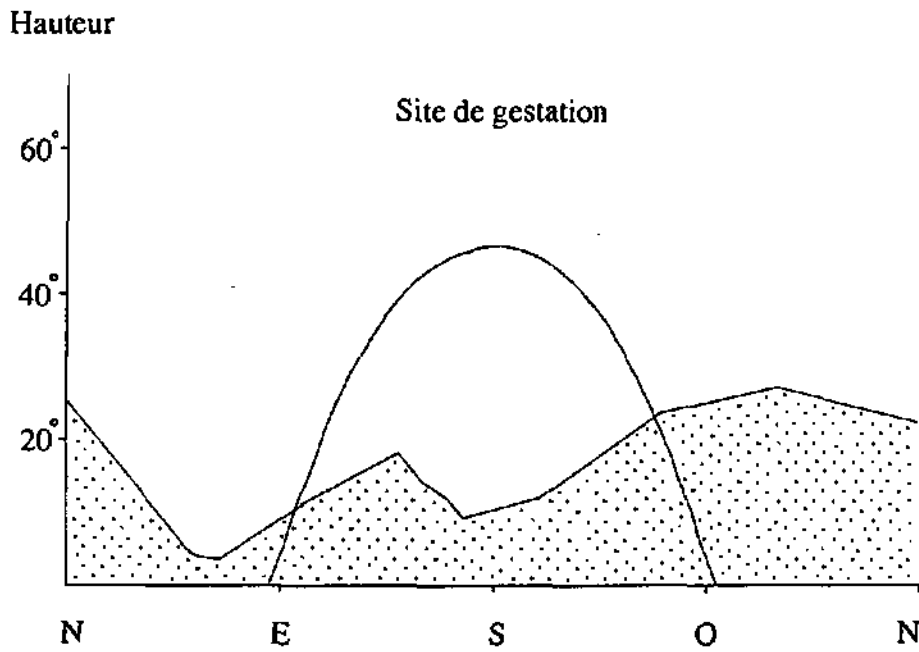


Figure 24: Arc diurne solaire calculé pour la coordonnée géographique de notre terrain d'étude le 15 septembre et hauteur de la ligne d'horizon calculée pour deux points d'observation de la femelle de *V. berus* No 29. Le site de gestation est situé à une altitude de 1465 m et reçoit 9 heures d'ensoleillement. Le site de nutrition est situé à 1430 m et reçoit 4.75 heures d'ensoleillement.

7.2.5. Déplacements individuels et dimension des espaces vitaux

Chaque observation de vipère a été reportée sur une carte au 1:5'000 ème établie sur la base d'une photographie aérienne et d'une carte topographique. Afin de préciser les déplacements des serpents, plusieurs vipères adultes et non gravides ont été équipés d'émetteurs intragastriques dont les caractéristiques techniques et leur utilisation sont décrites en détail dans la thèse de Moser (1988). Ces émetteurs pèsent 3 à 4 g et nous avons adapté leur diamètre en fonction de la taille des vipères, soit 10 mm pour les petits mâles péliades (45 cm) et 15 mm pour les grandes vipères aspics (> 60 cm). La durée de vie minimale des batteries est d'un mois et demi. Les vipères étaient localisées, dans la mesure du possible, une fois dans la journée et une fois le soir. En 1989, 1990 et 1991, nous avons équipé 17 *V. aspis* (9 mâles et 8 femelles) et 15 *V. berus* (8 mâles et 7 femelles), mais au plus 12 individus en même temps. Seules quelques vipères ont pu être suivies en continu sur une longue période, les autres régurgitant l'émetteur et disparaissant pour une durée plus ou moins longue. Le tableau 17 présente le nombre de jours moyen que les mâles et les femelles des deux espèces ont passé avec un émetteur dans l'estomac. En moyenne, les mâles des deux espèces conservent plus longtemps leur émetteur que les femelles, mais la différence n'est significative que pour *V. aspis* (test de Mann-Whitney, $p < 0.05$). Il n'y a pas de différence significative entre les deux espèces.

	Moyenne	Ecart-Type	Min.	Max.	N
<i>M aspis</i>	37.25	15.086	9	82	24
<i>M berus</i>	32.24	15.611	3	54	21
<i>F aspis</i>	24.30	10.350	11	40	10
<i>F berus</i>	25.86	11.122	6	44	15
<i>Tot. aspis</i>	33.44	14.957	9	82	34
<i>Tot. berus</i>	29.58	14.102	3	54	36

Tableau 17: Nombre de jours que les mâles (M) et les femelles (F) des deux espèces ont passé avec un émetteur dans l'estomac

Nous avons constaté que les vipères en intense activité trophique régurgitent souvent leur émetteur. C'est le cas des femelles postparturientes en automne, des femelles non reproductrices et des mâles en été, surtout après la mue. Cela explique en grande partie pourquoi les mâles, qui ne s'alimentent pas durant les activités sexuelles, conservent en moyenne plus longtemps leur émetteur que les femelles. Il existe cependant des différences individuelles très marquées qui pourraient être en relation avec le type de proies consommées. Nous avons ainsi constaté que les longs poils peuvent s'agglutiner contre l'émetteur intragastrique et former un bouchon qui pourrait induire certaines régurgitations. Un tel bouchon a été observé chez le mâle péliade No2

lors du changement de son émetteur. La femelle péliade No 29 a pu être suivie très régulièrement en 1990 et 1991; durant cette période, nous avons changé à 5 reprises les batteries de son émetteur; lors de ces manipulations, nous avons récolté des restes de proies et nous avons constaté qu'il s'agissait de petits mammifères pris au nid, de musaraignes et de grenouilles; il est probable que le transit de ces proies faiblement kératinisées n'était pas gêné par la présence de l'émetteur. Nous avons également constaté que les vipères régurgitent leur émetteur peu avant l'hivernage.

Nous avons estimé la surface des espaces vitaux (EV) par la méthode des polygones convexes (Jennrich et Turner, 1969) pour les vipères adultes ayant fait l'objet d'au moins 4 observations à des périodes différentes de l'année. Pour la plupart des individus, l'EV prend en compte les points d'observation récoltés sur plusieurs années. Pour les cas les mieux connus, notamment pour quelques vipères suivies par télémétrie, nous avons calculé séparément la surface du domaine d'hiver et la surface du domaine d'été (Madsen, 1984; Monney, 1992). Nous avons également distingué l'EV des femelles reproductrices de celui des femelles non reproductrices. Dans bien des cas, la méthode des polygones convexes englobe des surfaces jamais utilisées par le serpent (Naulleau, 1966; Fitch et Shirer, 1971; Madsen, 1984; Monney, 1992). D'autre part, suivant la distribution spatiale des points d'observation, les surfaces des EV varient considérablement. Pour ces deux raisons, nous avons également calculé la distance séparant les deux points d'observation les plus éloignés (DIA). Le lien entre les variables a été estimé par la corrélation de rang de Spearman et le test de Mann-Whitney a été utilisé pour comparer les différentes catégories d'individus entre elles.

7.2.6. Analyse comparative de l'habitat

Pour comparer les habitats de *V. aspis* et de *V. berus* en zone de contact (situation de parapatrie locale), nous avons tiré au hasard trois échantillons de 20 points d'observation, respectivement parmi les 118 points où seule *V. aspis* a été observée (= AS1), les 121 points où seule *V. berus* a été observée (= BE1) et les 106 points où les deux espèces ont été observées (= ASBE). Centré sur ces points, nous avons délimité un quadrat de 10 mètres sur 10 mètres et nous y avons mesuré 10 variables d'habitat. Nous avons mesuré l'altitude, le taux de recouvrement de la strate herbacée (en %), la hauteur de la strate herbacée (en cm), le taux de recouvrement de la strate buissonnante < 1m (en %), le taux de recouvrement de la strate arbustive > 1m et < 5m (en %), le taux de recouvrement de la strate arborescente > 5m (en %) et le taux de recouvrement des pierres (en %). Les trois autres variables, à savoir la lumière, la température et l'humidité, ont été déduites des valeurs écologiques de Landolt (1977) pour les plantes caractéristiques du quadrat. Pour calculer ces variables, nous avons relevé les 10 espèces végétales dominantes dans chaque quadrat et nous avons pris la moyenne des

valeurs de chacune de ces espèces. L'ensemble de ces données a été récolté la deuxième semaine du mois de juin (Annexes 4 et 5).

Pour comparer les habitats de *V. aspis* et de *V. berus* dans des sites où ces deux espèces ne sont pas directement en contact (situation de parapatrie régionale), nous avons tiré au hasard 20 points d'observation provenant de 9 stations différentes pour *V. aspis* (= AS2) et de 8 stations différentes pour *V. berus* (= BE2). Toutes ces stations sont situées dans les Préalpes bernoises, vaudoises et fribourgeoises, dans un rayon de 15 Km. Le nombre de points d'observation décrits pour chaque station varie de 1 à 4. La description des habitats s'est faite de la même manière et durant la même période que pour la zone de contact (Annexe 6).

Le test de Mann-Whitney a été utilisé pour comparer les variables entre elles en mode univarié. Tenant compte de la correction de Bonferroni, nous avons abaissé le seuil de signification à 0.005 étant donné que 10 tests ont été effectués (10 variables). Nous avons choisi ce test non paramétrique car le test de normalité de Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors, 1967) a montré que plusieurs variables s'écartent significativement d'une distribution normale. Pour une comparaison globale multivariée des habitats, nous avons fait une analyse canonique discriminante à l'aide du logiciel SAS (SAS Inst. Inc., Circle Box 8000, Cary, NC 27512-8000). Cela nous a permis de visualiser les différences d'habitat entre les différents groupes étudiés et de calculer les distances entre ces groupes. Le niveau de séparation obtenu par l'analyse discriminante des échantillons a été évalué en recourant au lambda de Wilks et à la distance de Mahalanobis. Ces tests supposent que les variables sont multivariées normales avec une même matrice de covariance dans chaque classe. Toutefois, si p est très petit, la ou les variables correspondantes jouent un rôle (Moret, comm. pers.). Pour mettre en évidence les variables séparant le mieux les différents groupes, nous avons fait une analyse discriminante pas à pas (Stepwise Discriminant Analysis) à l'aide du même logiciel.

7.3. Résultats

7.3.1. Distribution spatiale des deux espèces

De 1988 à 1993, nous avons fait 3830 observations de vipères en 345 points différents dans les secteurs A et B. Sur ces 345 points, 118 n'ont été fréquentés que par *V. aspis*, 121 que par *V. berus* et 106 par les deux espèces à la fois (Tab. 18). Que l'on considère l'ensemble des 345 points d'observation ou seulement les points monospécifiques, on constate que leur distribution dans les différents secteurs n'est pas la même pour les deux espèces (Fig. 25, 26, 27 et 28). La proportion des points d'observation des deux espèces dans le secteur A est significativement différente de celle du secteur B. Au sein du secteur A, il existe des différences significatives entre la rive droite et la rive gauche

du torrent dans leur ensemble, ainsi qu'entre les différents sous-secteurs de part et d'autre du cours d'eau (TFD, $p < 0.0005$ dans tous les cas). Il existe un gradient Nord-Sud dans la proportion relative des points d'observation des deux espèces, d'une part entre le secteur A et le secteur B, d'autre part entre les sous-secteurs de la rive droite et de la rive gauche du torrent du secteur A (Fig. 29). Ce gradient correspond à un changement progressif de l'orientation du versant et il n'est pas corrélé avec l'altitude.

	<i>V. berus</i> seule	<i>V. aspis</i> seule	<i>V. aspis</i> + <i>V. berus</i>	<i>V. aspis</i> total	<i>V. berus</i> total	TOTAL
Sect. A	112	79	86	165	198	277
Sect. B	9	39	20	59	29	68
Sect. A rive droite	96	10	38	48	134	144
Sect. A rive gauche	16	69	48	117	64	133
Sous-sect.1	36	3	12	15	48	51
Sous-sect.2	20	6	25	31	45	51
Sous-sect.3	40	1	1	2	41	42
Sous-sect.4	5	21	21	42	26	47
Sous-sect.5	2	41	23	64	25	66
Sous-sect.6	9	7	4	11	13	20
Sous-sect.7	9	39	20	59	29	68
Alluvions	0	10	8	18	8	18
Aulnaie	27	37	32	69	59	96
Calamagrostis	32	35	44	79	76	111
Cynosurion	14	32	18	50	32	64
Pessière	31	3	2	5	33	36
Molinion	17	1	2	3	19	20
TOTAL	121	118	106	224	227	345

Tableau 18: Nombre de points d'observations où seule *V. aspis*, seule *V. berus*, ou les deux espèces réunies ont été observées dans les différents secteurs et sous-secteurs du terrain d'études, ainsi que dans les 6 milieux principaux.

La distribution des 6 habitats principaux et celle des deux espèces ne sont pas indépendantes (Test G, $p < 0.0001$) (Tab. 18). Les deux espèces opèrent une sélection différentielle des habitats. Le nombre de points d'observation de *V. berus* est proportionnellement plus grand dans le Molinion et dans la Pessière ($p < 0.0005$ dans les deux cas), alors que c'est l'inverse dans le Cynosurion ($p = 0.023$) et l'Alluvion ($p = 0.037$) où les points d'observation de *V. aspis* prédominent. La différence est plus marquée si l'on considère les points d'observation monospécifiques. Les zones à Calamagrostis et les Aulnaies sont occupées indifféremment par les deux espèces ($p > 0.1$). La largeur de la niche (B_s), calculée pour l'ensemble des points d'observations de chaque espèce dans les 6 habitats, vaut 3.62 pour *V. aspis* et 4.37 pour *V. berus*.

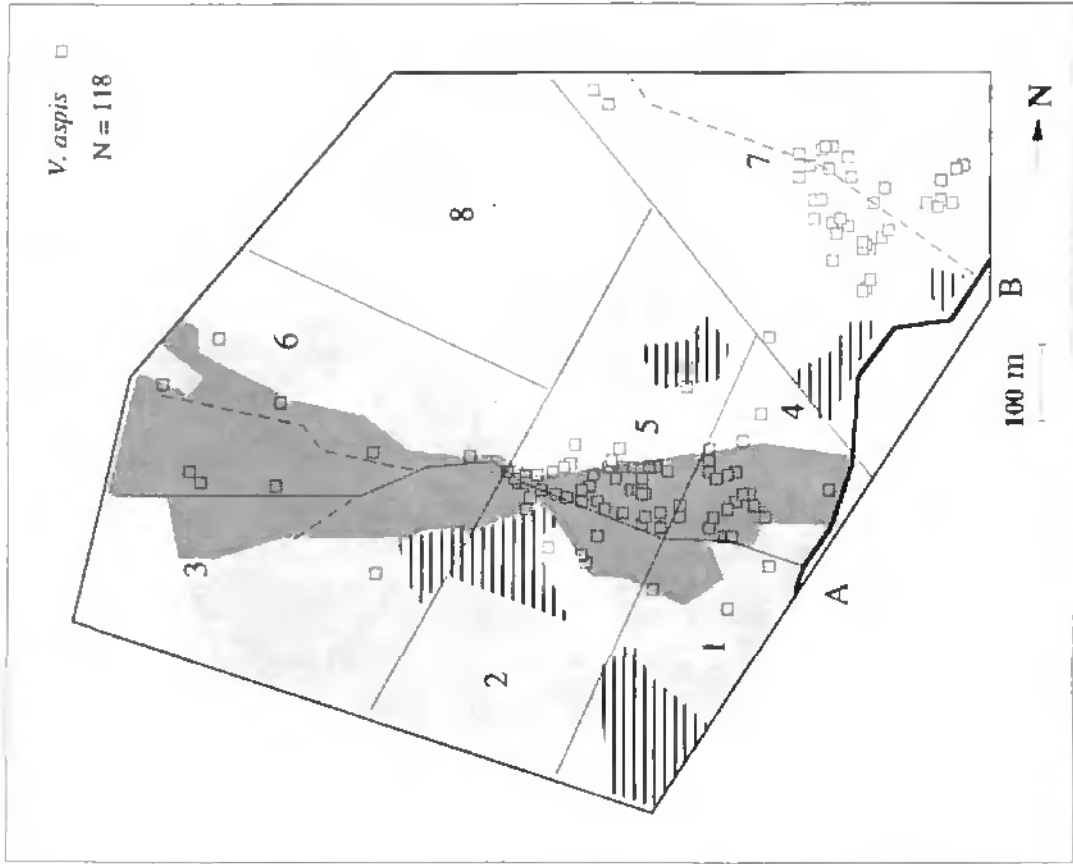


Figure 26: Points d'observation où seule *V. aspis* a été observée. Les données de 1987 à 1993 sont cumulées (Voir Fig.4 pour la légende).

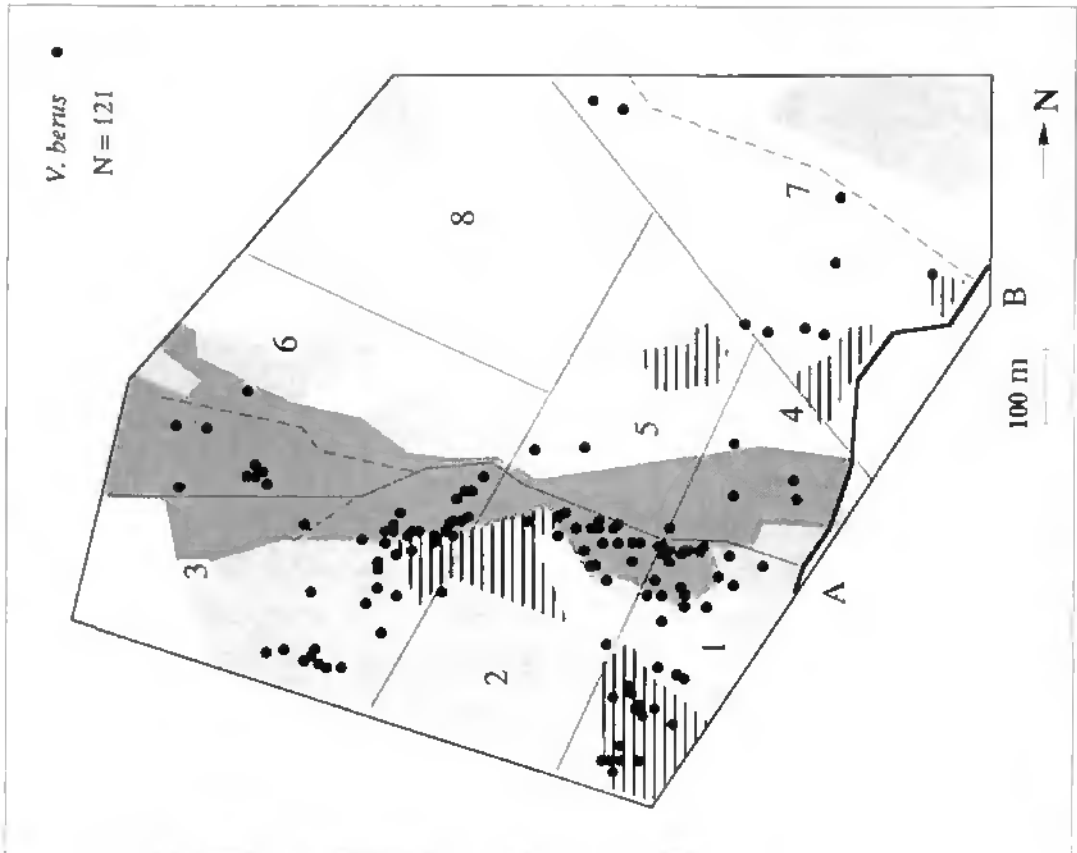


Figure 25: Points d'observation où seule *V. berus* a été observée. Les données de 1987 à 1993 sont cumulées (Voir Fig.4 pour la légende).

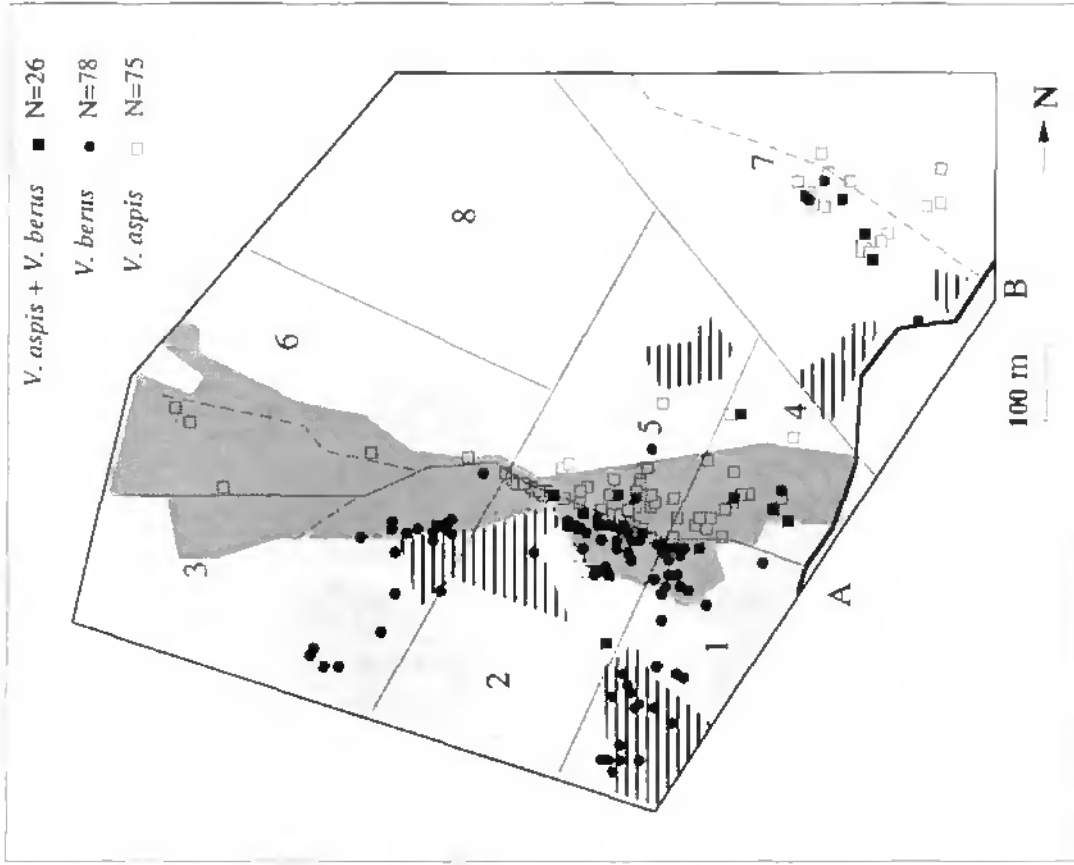


Figure 28: Points d'observation de vipères en 1990 (Voir Fig.4 pour la légende).

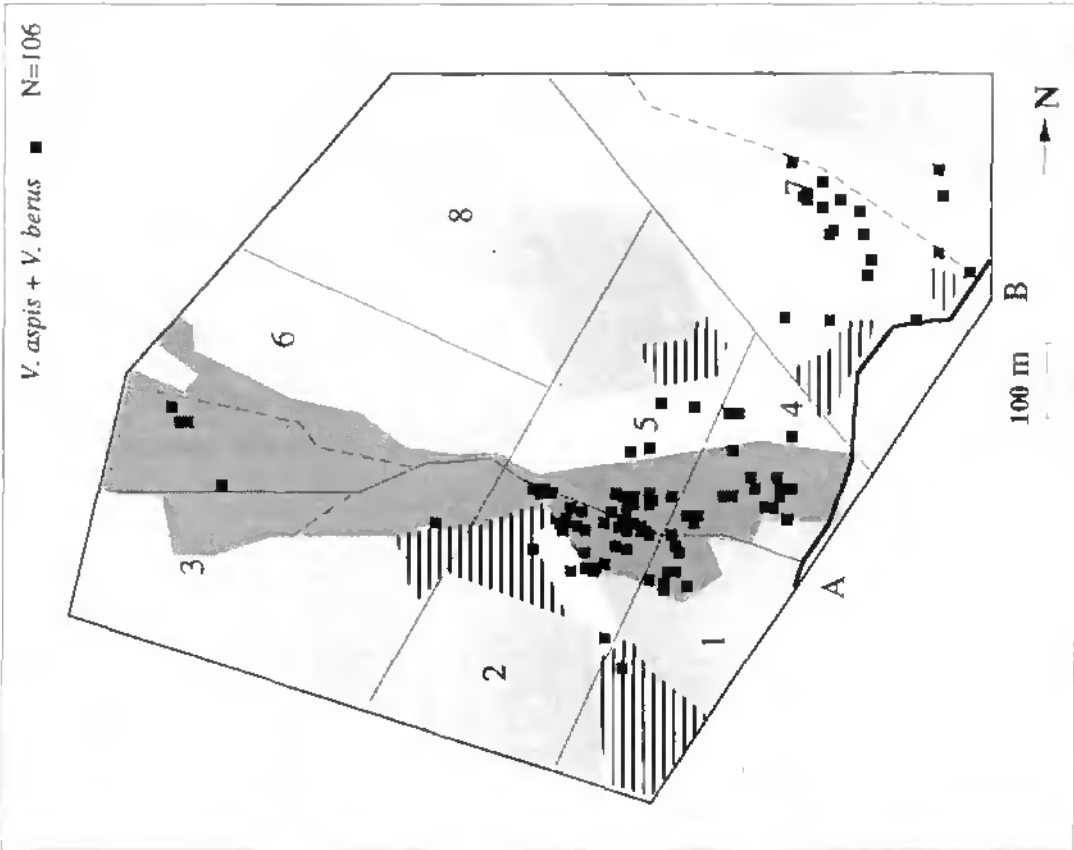


Figure 27: Points d'observation où les deux espèces ont été observées. Les données de 1987 à 1993 sont cumulées (Voir Fig.4 pour la légende).

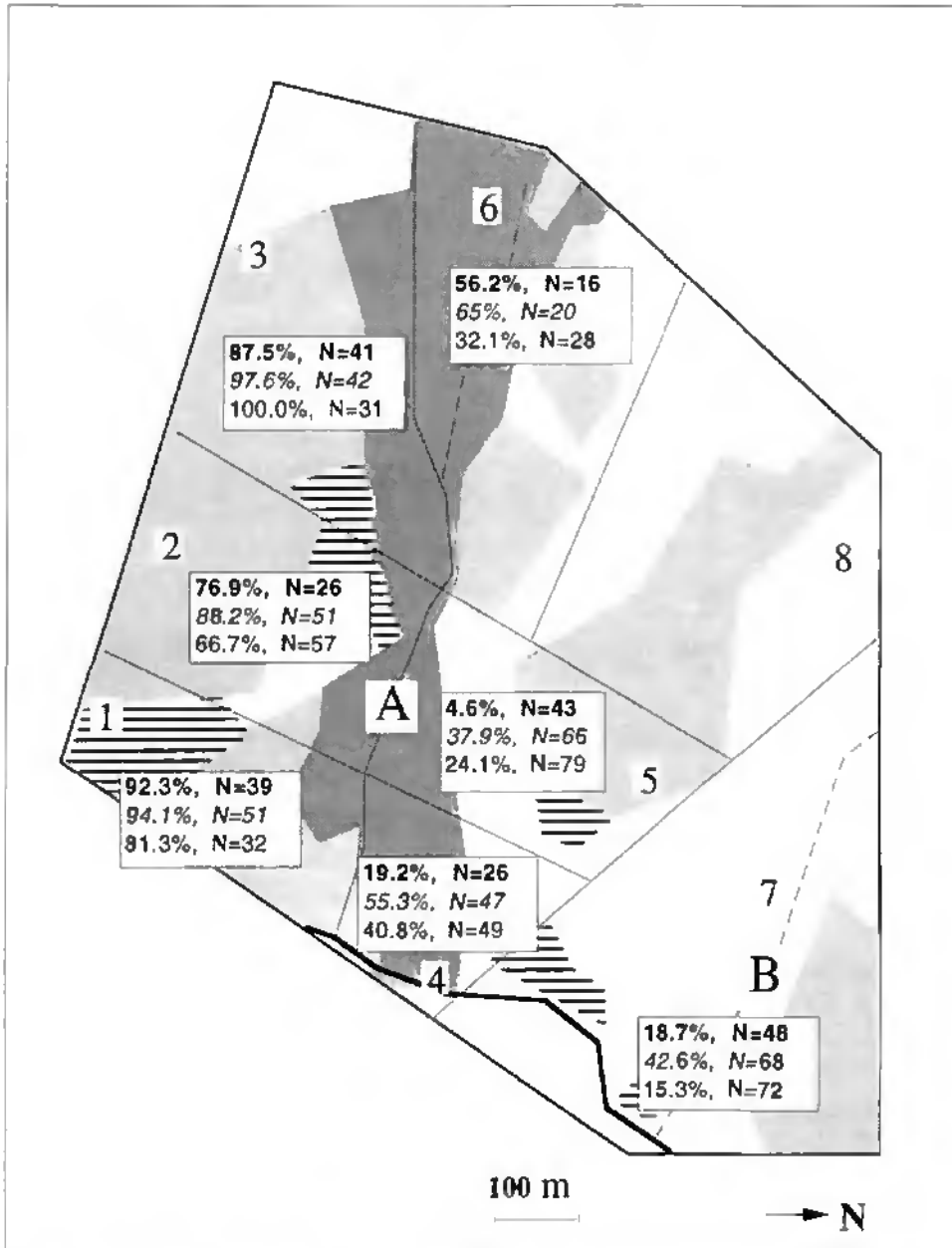


Figure 29: Pourcentage de *V. berus* dans les différents sous-secteurs. En gras: d'après le nombre de points d'observation monospécifiques; en italique: d'après l'ensemble des points d'observation; en standard: d'après le nombre d'individus ≥ 40 cm. Voir Tableaux 18 et 20.

En moyenne, l'altitude des lieux de capture de *V. berus* est plus élevée que celle des lieux de capture de *V. aspis*, que l'on considère l'ensemble des points ou seulement les points d'observation monospécifiques (Test de Mann-Whitney, $p = 0.0056$ et 0.0001 respectivement). (Tab.19).

	Moyenne	Ecart-type	N	Min.	Max.
Total	1484.77	77.59	345	1395	1755
<i>V. berus</i> seule	1516.65	89.09	121	1405	1750
<i>V. aspis</i> seule	1471.10	68.77	118	1405	1755
<i>aspis + berus</i>	1463.59	59.54	106	1395	1755
<i>V. aspis</i> tot.	1467.55	64.54	224	1395	1755
<i>V. berus</i> tot.	1491.87	81.03	227	1395	1755
Sous-sect.1	1442.26	8.08	51	1420	1450
Sous-sect.2	1474.80	14.25	51	1450	1510
Sous-sect.3	1587.74	41.98	42	1505	1680
Sous-sect.4	1433.51	11.18	47	1405	1455
Sous-sect.5	1474.55	17.49	66	1440	1515
Sous-sect.6	1707.75	39.49	20	1595	1755
Sous-sect.7	1440.29	43.71	68	1395	1610
Ss 1+2+3	1496.22	65.28	144	1420	1680
Ss 4+5+6	1495.11	93.98	133	1405	1755

Tableau 19: Altitudes moyennes des points d'observation.

7.3.2. Distribution spatiale des individus

Le nombre de vipères de chaque espèce et leur densité dans les différents secteurs sont présentés dans les tableaux 20 et 21. Trente-trois vipères (16 *V. aspis* et 17 *V. berus*) ont été observées sur les deux rives du torrent du secteur A et seules 4 vipères (3 *V. aspis* et 1 *V. berus*) ont fréquenté à la fois les secteurs A et B.

Le secteur A abrite un nombre très semblable de *V. aspis* et de *V. berus* ≥ 40 cm, respectivement 91 et 86 individus. Le sex-ratio, pour les deux espèces, ne diffère pas significativement de 1 : 1 ($p > 0.05$). Il est en faveur des femelles pour les deux espèces, respectivement 49:42 pour *V. aspis* et 54:32 pour *V. berus*. La proportion relative des deux espèces de part et d'autre du torrent va dans le même sens que la distribution des points d'observation (Fig. 29). Il existe également un gradient Nord-Sud dans la proportion relative des deux espèces, d'une part entre le secteur A et le secteur B, d'autre part entre les sous-secteurs de la rive droite et de la rive gauche du torrent du secteur A ($p < 0.001$). Des 86 *V. berus* occupant le secteur A, 64 (74.4 %) ont été observées sur la rive droite du torrent, et des 91 *V. aspis*, 23 seulement (25.3%).

Sous-secteur	<i>Vipera</i> ≥ 40	<i>V.aspis</i> ≥ 40	<i>V.aspis</i> fem.	<i>V.aspis</i> mâles	<i>V. berus</i> ≥ 40	<i>V. berus</i> fem.	<i>V. berus</i> mâles	<i>Vipera</i> juv.	<i>V.aspis</i> juv.	<i>V.berus</i> juv.
1	32	6	3	3	26	13	13	18	2	16
2	57	19	7	12	38	25	13	45	8	37
3	31	0	0	0	31	17	14	6	3	3
4	49	29	15	14	20	13	7	37	33	4
5	79	60	33	27	19	10	9	88	76	12
6	28	19	12	7	9	7	2	4	2	2
7 = Sect.B	72	61	35	26	11	5	6	28	25	3
8	5	4	2	2	1	1	0	1	0	1
Total	249	152	86	66	97	60	37	216	144	72
1 et 2	68	23	9	14	45	29	16	60	10	50
4 et 5	98	68	35	33	30	17	13	121	105	16
1, 2 et 3	87	23	9	14	64	40	24	65	13	52
4, 5 et 6	123	84	46	38	39	24	15	125	107	18
1,2,3,4,5,6	177	91	49	42	86	54	32	185	117	68
1, 2, 4 et 5	134	75	38	37	59	36	23	181	117	64

Tableau 20: Nombre de vipères marquées (≥ 40 cm) dans chaque secteur.

Sous-secteur	Surface Ha	<i>Vipera</i>	<i>V.aspis</i>	<i>V. berus</i>	<i>Vipera</i>	<i>V.aspis</i>	<i>V. berus</i>	<i>V.aspis</i>	<i>V.berus</i>	<i>Vipera</i>
		≥ 40 Ind./ha	≥ 40 Ind./ha	≥ 40 Ind./ha	juv. Ind./ha	juv. Ind./ha	juv. Ind./ha	tot. Ind./ha	tot. Ind./ha	tot. Ind./ha
1	5.3	6.1	1.1	4.9	3.4	0.4	3.0	1.5	8.0	9.5
2	7.2	8.0	2.7	5.3	6.3	1.1	5.2	3.8	10.5	14.3
3	11.7	2.6	0.0	2.6	0.5	0.3	0.3	0.3	2.9	3.2
4	5.2	9.4	5.6	3.8	7.1	6.3	0.8	11.9	4.6	16.5
5	6.7	11.8	8.9	2.8	13.1	11.3	1.8	20.3	4.6	24.9
6	10.6	2.6	1.8	0.9	0.4	0.2	0.2	2.0	1.0	3.0
7 = Sect.B	13.6	5.3	4.5	0.8	2.1	1.8	0.2	6.3	1.0	7.4
8	11.3	0.4	0.4	0.1	0.1	0.0	0.1	0.4	0.2	0.5
Total	71.5	3.5	2.1	1.4	3.0	2.0	1.0	4.1	2.4	6.5
1 et 2	12.4	5.5	1.9	3.6	4.8	0.8	4.0	2.7	7.6	10.3
4 et 5	11.9	8.2	5.7	2.5	10.2	8.8	1.3	14.5	3.9	18.4
1, 2 et 3	24.1	3.6	1.0	2.7	2.7	0.5	2.2	1.5	4.8	6.3
4, 5 et 6	22.5	5.5	3.7	1.7	5.6	4.8	0.8	8.5	2.5	11.0
1,2,3,4,5,6	46.6	3.8	2.0	1.8	4.0	2.5	1.5	4.5	3.3	7.8
1, 2, 4 et 5	24.3	5.5	3.1	2.4	7.4	4.8	2.6	7.9	5.1	12.9

Tableau 21: Densité de vipères dans les différents secteurs

Le secteur B abrite 72 vipères ≥ 40 cm, 61 *V. aspis* (84.7%) et 11 *V. berus*. Le nombre de jeunes vipères observées dans ce secteur est faible ($N = 28$) et représente 38.9% des vipères ≥ 40 cm. Il s'agit surtout de jeunes *V. aspis* ($N = 25$). A l'inverse, le nombre de jeunes vipères est très élevé dans le secteur A ($N = 185$), proche de celui des vipères ≥ 40 cm. Comme pour les grandes vipères, les jeunes de *V. berus* du secteur A sont plus abondantes sur la rive droite du torrent et ceux de *V. aspis* sur la rive gauche ($p < 0.01$). Pour *V. aspis* dans le secteur B, le sex-ratio est également en faveur des femelle (35:26), mais cette déviation de l'égalité n'est pas significative ($p > 0.1$).

L'estimation des densités de vipères est délicate et varie fortement suivant que l'on considère l'ensemble des sous-secteurs ou une partie de ceux-ci (Tab.21). D'autre part, nos estimations prennent en compte l'ensemble des vipères observées durant toute la période d'étude. Sur l'ensemble du secteur A, la densité de *V. aspis* ≥ 40 cm est de l'ordre de 2 individus à l'hectare, celle de *V. berus* de l'ordre de 1.8 ind./ha. De part et d'autre du torrent, ces valeurs sont très différentes. La rive droite abrite respectivement 1 *V. aspis* et 2.7 *V. berus* à l'hectare, la rive gauche 3.7 *V. aspis* et 1.7 *V. berus*. La densité de vipères paraît plus élevée dans le secteur B, respectivement 4.5 *V. aspis* et 0.8 *V. berus* à l'hectare. Cette densité totale de vipère (5.3 ind./ha) correspond à celle de la partie basse du secteur A (Sous-secteurs 1, 2, 4 et 5) qui est de l'ordre de 5.5 ind./ha. Pour ces deux parcelles, les densités de vipères juvéniles sont par contre très différentes, respectivement 2.1 et 7.4 individus à l'hectare.

Comme nous le verrons plus bas en décrivant les déplacements individuels, les vipères des deux espèces se dispersent en été et occupent une plus grande variété d'habitats, notamment certains habitats plus frais et plus humides. C'est ainsi que le Molinion par exemple n'est fréquenté que durant la période chaude de l'année, de juin à début septembre. Pour les deux espèces, l'essentiel des observations a été faite dans deux milieux, la zone à Calamagrostis et les Aulnaies (77.1%, $N = 3824$) (Fig.30 et Tab. 22). Le pic d'observations dans les aulnaies a lieu au printemps, au mois de mai, alors que c'est en août que nous réalisons un maximum d'observations dans la zone à Calamagrostis. La figure 31 illustre cette dispersion pour l'ensemble de nos observations. Le cas des femelles est particulier car ces vipères modifient considérablement leur comportement en fonction de leur état sexuel (Fig. 32).

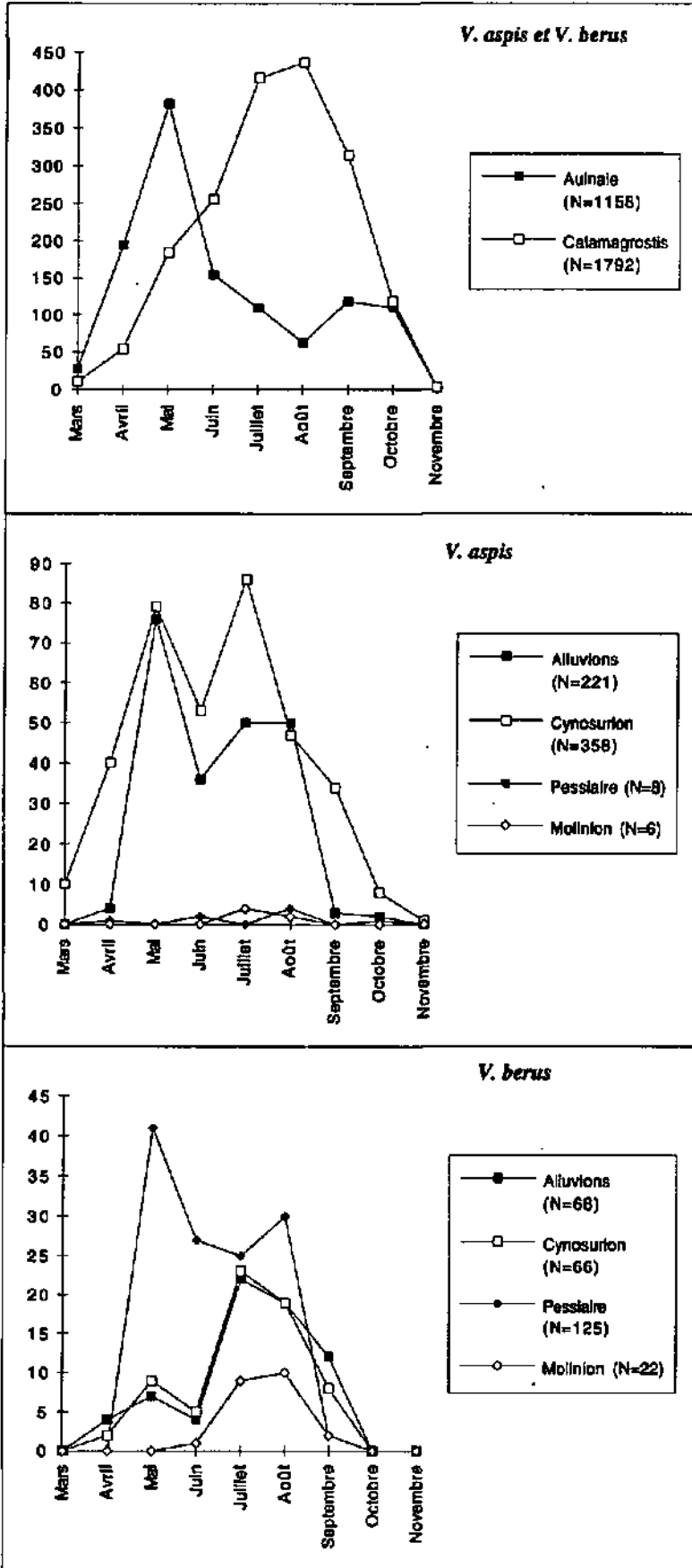


Figure 30: Nombre d'observations de vipères dans les 6 milieux principaux au cours de l'année

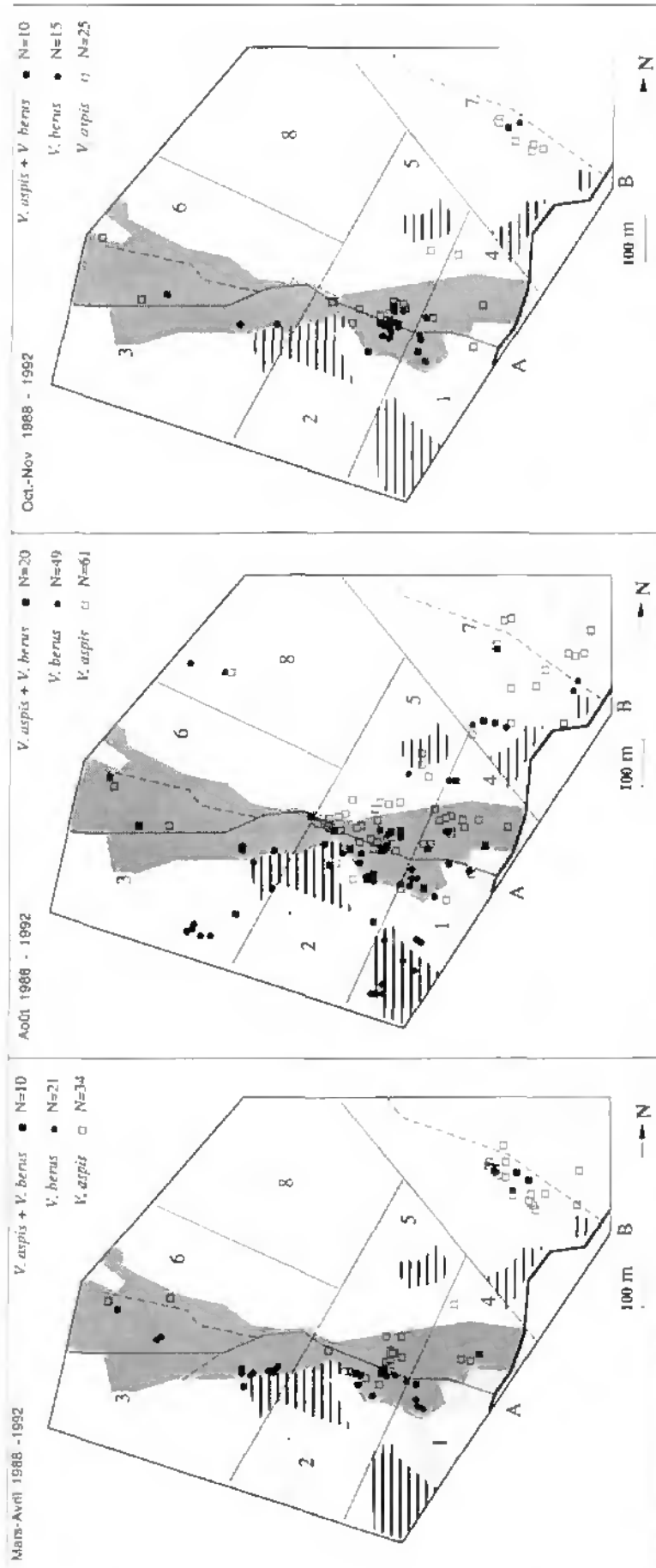


Figure 31: Points d'observation des vipères au printemps (mois de mars et d'avril), en été (mois d'août) et en automne (mois d'octobre et de novembre). Les données de 1988 à 1992 sont cumulées (Voir Fig.4 pour la légende).

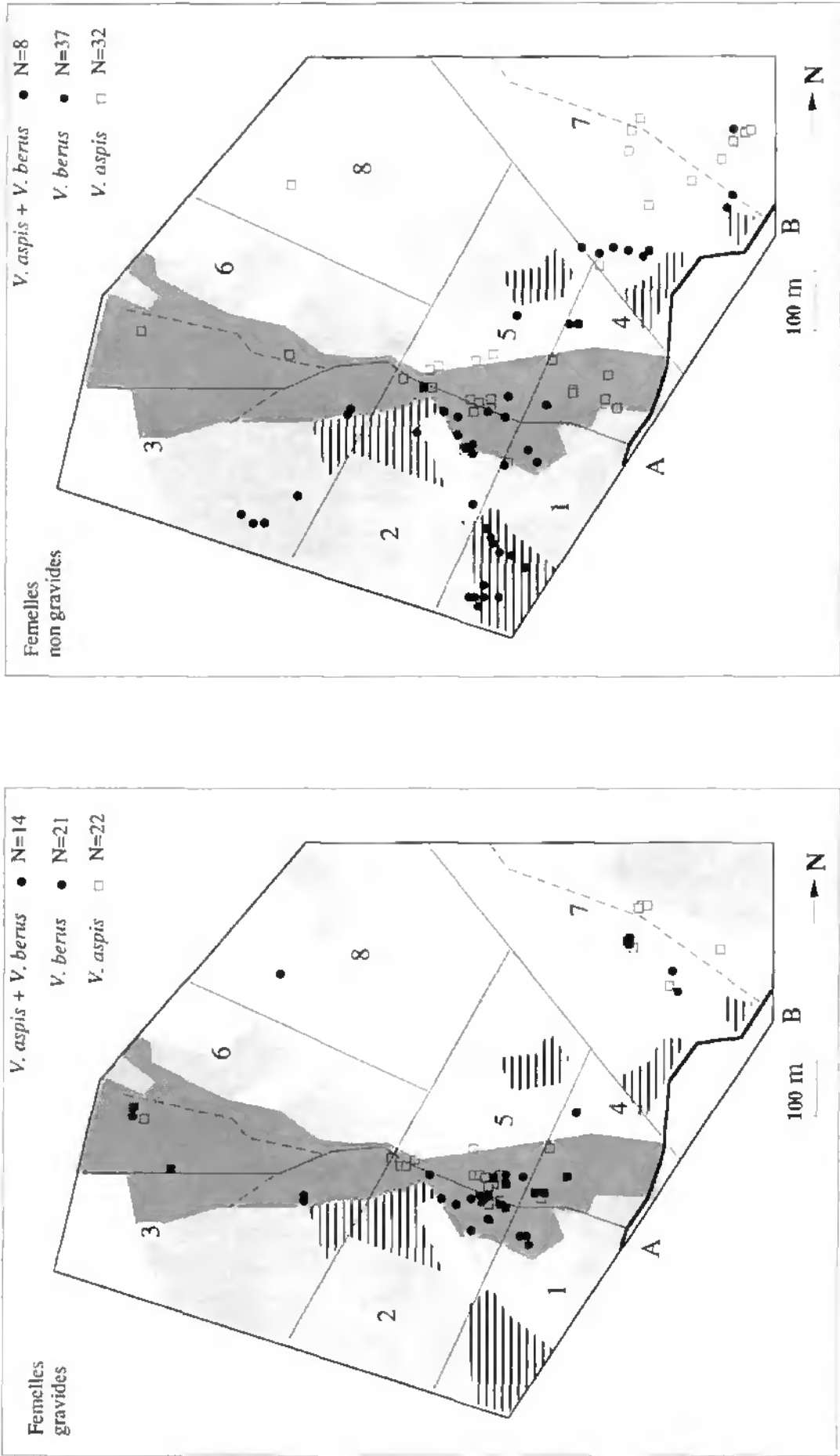


Figure 32: Points d'observation des femelles gravides et des femelles non gravides en juillet et en août. Les données de 1987 à 1993 sont cumulées (Voir Fig.4 pour la légende).

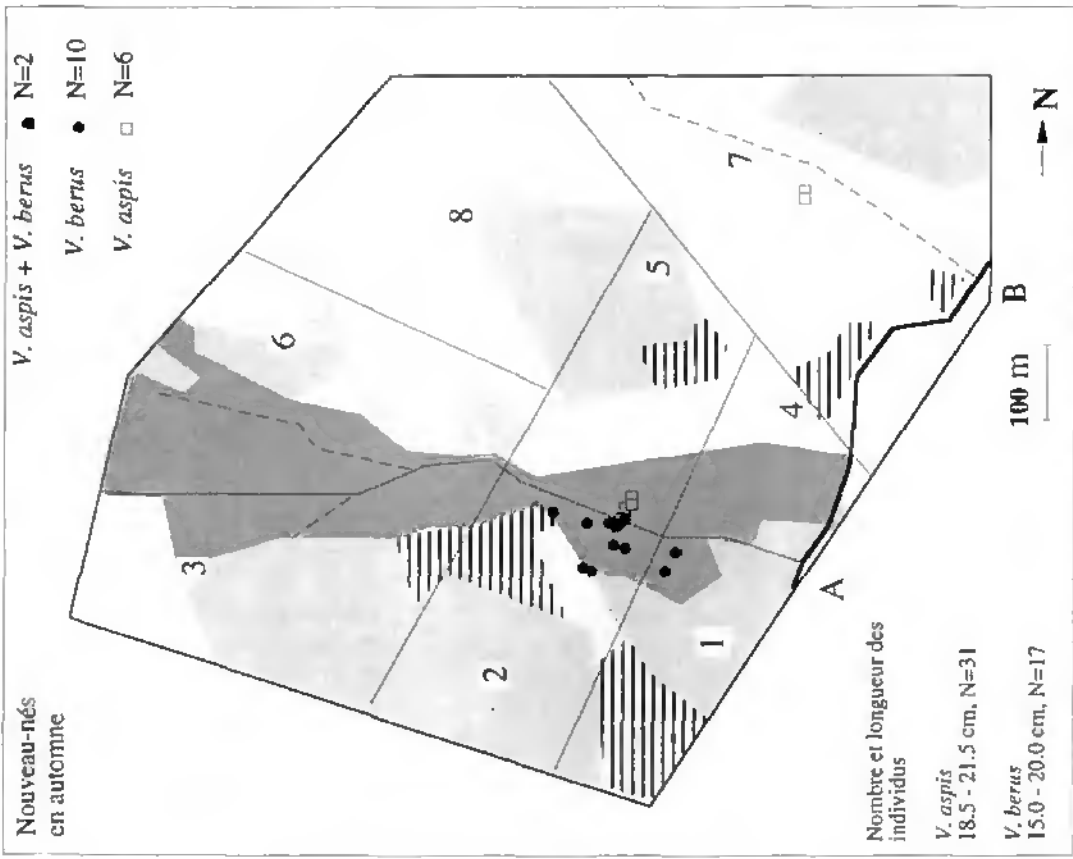
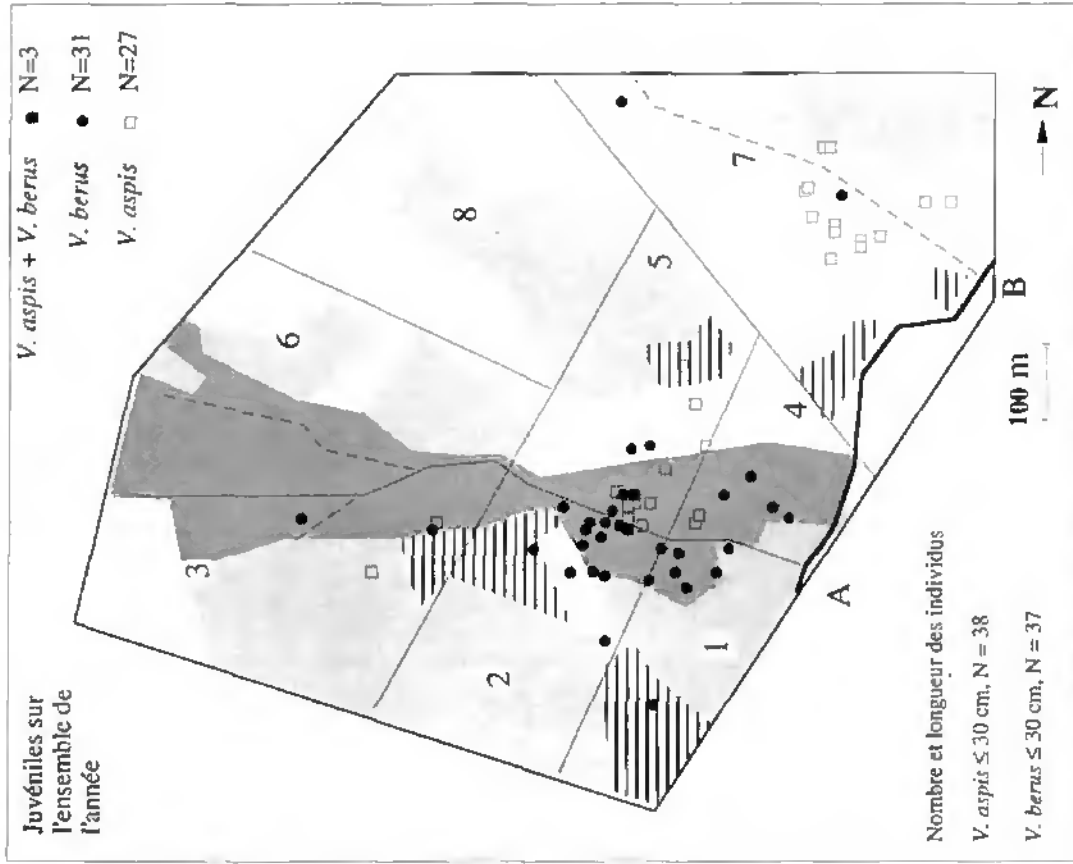


Figure 33: Points d'observation des vipères nouveau-nés en automne et des jeunes vipères (≤ 30 cm) sur l'ensemble de l'année. Les données de 1988 à 1992 sont cumulées. Ces deux schémas illustrent la dispersion des jeunes vipères dès le printemps suivant leur naissance. En automne, nous n'avons observé des nouveau-nés que dans la partie basse du secteur A et il n'y a eu de migration de nouveau-nés du haut vers le bas (Voir Fig.4 pour la légende).

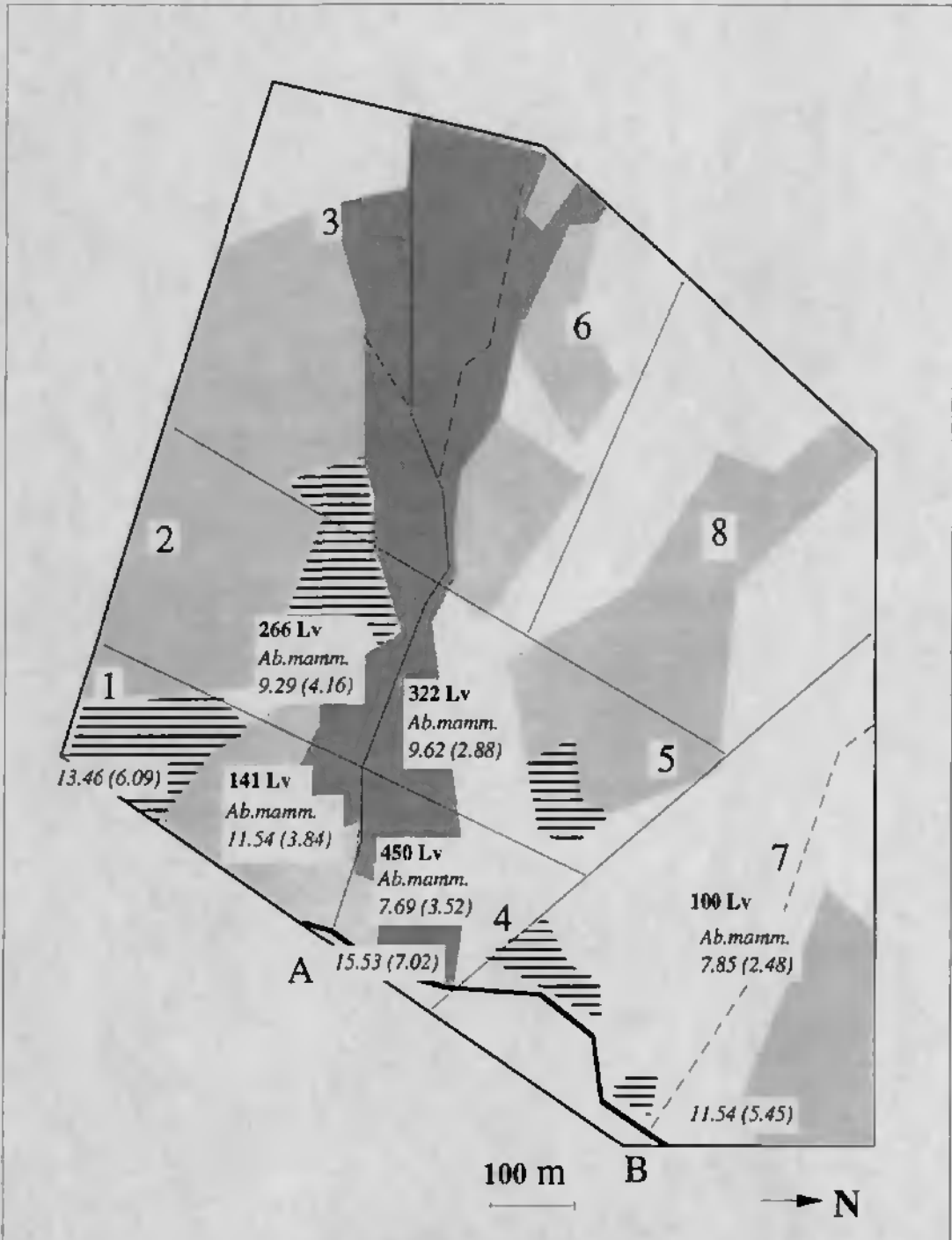


Figure 34: Abondance des lézards et des micromammifères dans les secteurs échantillonnés. L'abondance des mammifères (*Ab.mamm.*) est exprimée en nombre d'individus capturés pour un effort de piégeage de 100 nuits/piège. Le chiffre entre parenthèse indique l'abondance de *Pit.-Mic.* et *Sorex*, proies principales des vipères. L'abondance des lézards (*Lv*) est exprimée en nombre d'individus/ha.

Les femelles gravides mettent bas dans leur site de gestation et c'est de là que vont se disperser les nouveau-nés. Les déplacements des vipéreaux en automne sont faibles, plus importants chez *V. berus* en raison des parturitions plus précoces chez cette espèce (Fig. 33). La dispersion des jeunes vipères a surtout lieu dès le printemps suivant leur naissance, mais nous n'avons pas pu mettre en évidence d'importants déplacements individuels.

	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Total
<i>V. aspis</i>										
Alluvions	0	4	76	36	50	50	3	2	0	221
Aulnaie	20	107	188	85	77	55	74	79	1	686
Calamagrostis	4	20	95	178	247	224	184	81	1	1034
Cynosurion	10	40	79	53	86	47	34	8	1	358
Pessière	0	1	0	2	0	4	0	1	0	8
Molinion	0	0	0	0	4	2	0	0	0	6
Total	34	172	438	354	464	382	295	171	3	2313
<i>V. berus</i>										
Alluvions	0	4	7	4	22	19	12	0	0	68
Aulnaie	8	87	194	69	32	7	44	31	0	472
Calamagrostis	7	34	89	77	169	213	130	37	2	758
Cynosurion	0	2	9	5	23	19	8	0	0	66
Pessière	0	0	41	27	25	30	2	0	0	125
Molinion	0	0	0	1	9	10	2	0	0	22
Total	15	127	340	183	280	298	198	68	2	1511

Tableau 22: Nombre d'observations de *V. aspis* et *V. berus* dans les 6 milieux principaux au cours de l'année.

7.3.3. Abondance des proies

Les micromammifères, dans leur ensemble, sont plus abondants dans le secteur A (Ab. = 10.98) que dans le secteur B (Ab. = 7.85). La différence existe également si l'on ne considère que les petits campagnols et les musaraignes, les proies principales des vipères (Ab. = 4.48 et 2.48 resp.) (Fig. 34 et Tab.23). Ces proies sont également plus abondantes sur la rive droite que sur la rive gauche du torrent du secteur A.

L'abondance des micromammifères est particulièrement élevée dans les parties basses de notre terrain (piégeages No 1, 9 et 8 sur la fig. 16), soit en lisière du Molinion (Ab. = 13.46), dans la zone à *Epilobium* (Ab. = 15.53) et dans la zone à *Pétasites* (Ab. = 11.54) (Fig. 34 et Tab.23).

La densité des lézards est en moyenne 3 fois plus élevée dans le secteur A (295 ind./ha) que dans le secteur B (100 ind./ha). Au sein du secteur A, elle est supérieure sur la rive gauche du torrent et particulièrement élevée dans le sous-secteur 4 (450 ind./ha) (Fig. 34 et Tab.23).

	<i>L. vivipara</i> (N ind./ha)	Abondance de Micromammifères (N ind./100 np)	Abondance de <i>Pit.-Mic. + Sorex</i> (N ind./100 np)
Sect.A	295	10.98	4.48
Sect.B	100	7.85	2.48
Sect.A1	141	11.54	3.84
Sect.A4	450	7.69	3.52
Sect.A2	266	9.29	4.16
Sect.A5	322	9.62	2.88
Molinion		13.46	6.09
Épilobes		15.53	7.02
Petasites		11.54	5.45

Tableau 23: Abondance des principales proies des vipères dans les secteurs échantillonnés de notre terrain d'étude. Les densités de *L. vivipara* sont tirées du travail de Cavin (1992). L'abondance des micromammifères dans le milieu "Épilobes" a été estimé d'après le piégeage de septembre 1991. Pour les autres, il s'agit du total des 3 sessions de piégeage de 1991 (Voir Annexe 2).

7.3.4. Ensoleillement théorique

Globalement, nos estimations de l'ensoleillement théorique mettent en évidence, pour une même altitude, un gradient Nord-Sud le long de la zone de contact entre les deux espèces (Fig. 35). L'ensoleillement diminue du Sud au Nord et les différences sont bien marquées au niveau des sites de gestation G1, G1' et G3. G2, site de gestation jamais occupé par *V. aspis*, paraît être le moins bien exposé au soleil. On peut également relever un gradient vertical de l'ensoleillement théorique, les points d'observation au fond de la vallée étant les moins bien exposés. Toutefois, les 3 sites principaux de gestation (G1, G1' et G3) font exception et sont particulièrement bien exposés malgré une altitude peu élevée, respectivement 1465, 1465 et 1455 m. La différence d'ensoleillement entre ces trois sites varie au cours des mois (Tab. 24 et Fig. 36, Annexe 3) et le gradient se manifeste en début et en fin de saison. Le 15 septembre, G1 se distingue de G1' et G3 par un déficit de l'ordre de 1 heure par jour d'ensoleillement théorique. La différence entre G1 et G1', deux sites distants d'une vingtaine de mètres de part et d'autre du torrent, s'explique par la ligne d'horizon très contrastée à cet endroit.

Pour comparaison, nous avons estimé l'ensoleillement théorique dans 4 stations proches de notre terrain d'étude et abritant des vipères. La durée de l'ensoleillement théorique de 3 d'entre elles, situées à plus de 1900 m d'altitude dans la même vallée, est supérieure à celle de G3 (84.7 heures), respectivement 86.0, 85.5 et 85.7 heures. La première, en amont de notre terrain d'étude, n'abrite que *V. berus* (site de gestation). La seconde, situé en aval de notre terrain, n'abrite que *V. aspis* (site de gestation). La troisième, situé au-dessus de la limite supérieure du secteur A, n'abrite aucune population de vipères et seule une vipère aspic juvénile y a été observée. La quatrième

station est située dans la vallée adjacente, à 3 km à vol d'oiseau au Sud de notre terrain , à une altitude de 1600 m. La durée de son ensoleillement théorique total (82.2 heures, site de gestation) est intermédiaire entre ceux de G1 (81.5) et G1' (83.7). Par contre, son ensoleillement le 15 septembre (9 heures) est identique à celui de G1. Cette station n'abrite que *V. berus*.

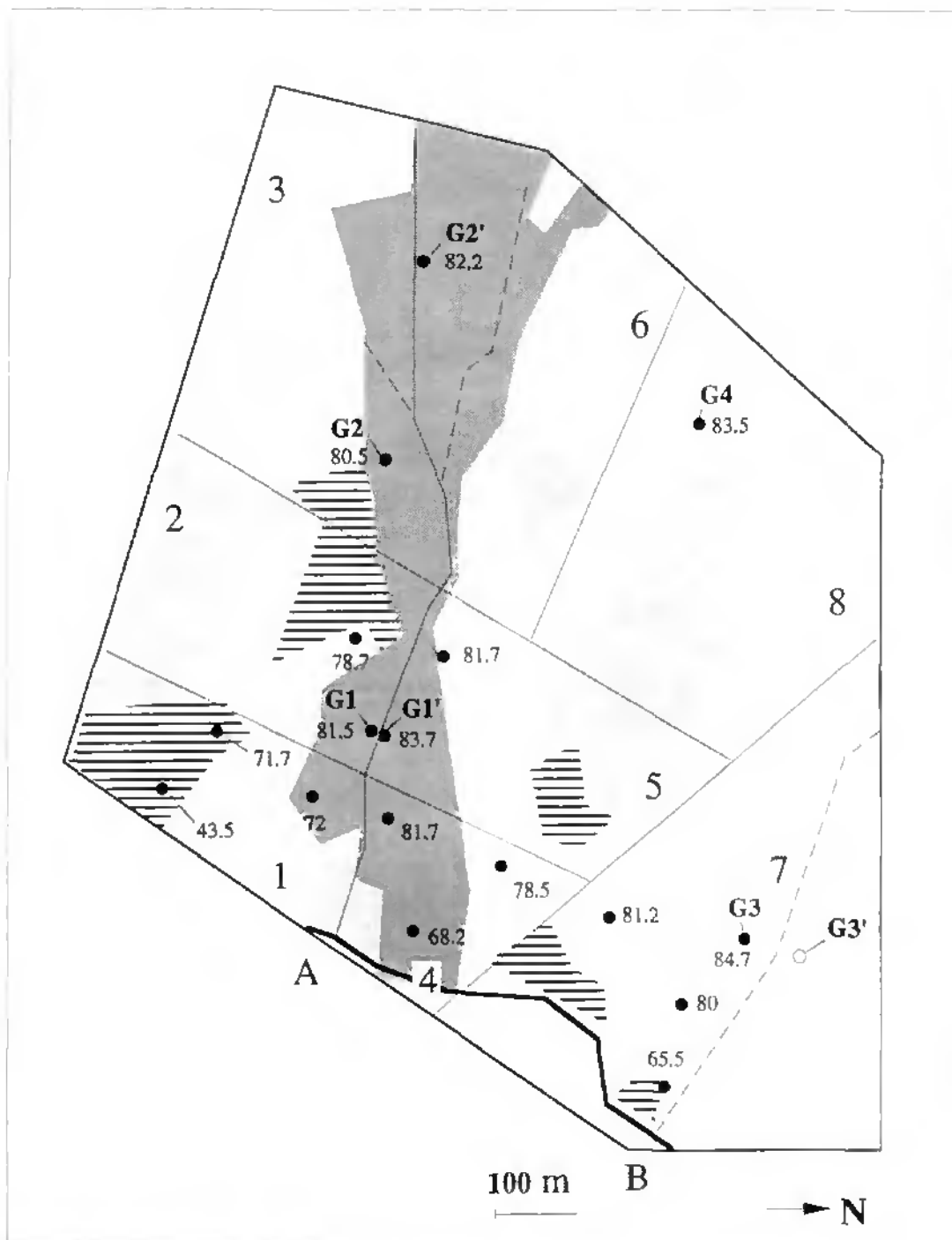


Figure 35: Nombre d'heures d'ensoleillement théorique au niveau de 17 points d'observation de vipères. Il s'agit de la somme des heures d'ensoleillement les 15 de chaque mois, de mars à novembre (Voir annexe 3). Les points G1, G1', G2, G2', G3, G3' et G4 représentent les centres de gravité des 7 sites de gestation principaux. La superficie de ces sites est de 50 à 150 mètres carrés, soit 2 à 6 quadrats de 5 m sur 5 m (points d'observation) (Voir Fig.4 pour la légende).

	G1	G1'	G3
Mars	8.25	8.50	9.25
Avril	10.25	10.25	10.75
Mai	11.75	11.75	11.50
Juin	12.25	12.50	12.00
Juillet	12.00	12.25	12.00
Août	11.00	11.00	11.25
Septembre	9.00	10.00	10.00
Octobre	7.00	7.50	8.00
Total	81.50	83.75	84.75

Tableau 24: Nombre d'heures d'ensoleillement théorique le 15 de chaque mois dans 3 sites de gestations, G1, G1' et G3 (voir Fig. 35 pour leur localisation). Le gradient d'ensoleillement se manifeste en début et en fin de saison.

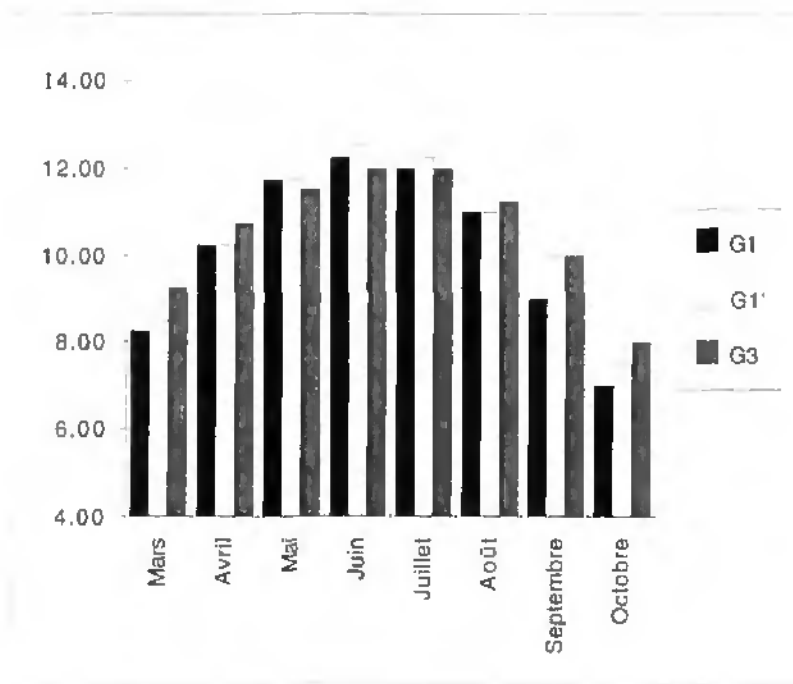


Figure 36: Nombre d'heures d'ensoleillement théorique le 15 de chaque mois dans 3 sites de gestations, G1, G1' et G3 (voir Fig. 35 pour leur localisation). Le gradient d'ensoleillement se manifeste en début et en fin de saison.

7.3.5. Répartition des deux espèces de vipères et abondance des proies

Comme nous l'avons déjà relevé dans notre étude du régime alimentaire des vipères (Chapitre 6), la densité des lézards vivipares paraît être un facteur limitant pour les jeunes vipères. Le secteur B, pauvre en lézards, n'est pratiquement occupé que par *V. aspis*, dont les jeunes sont moins longtemps dépendants de cette proie. Au contraire, le secteur A, riche en lézards, abrite les deux espèces en nombre important. Une analyse plus fine de ce secteur montre que le sous-secteur 1 est moins riche en lézards que les

autres sous-secteurs. Dans ce cas, c'est *V. berus* qui domine largement, avantaagé par les conditions microclimatiques plus rigoureuses de ce site (Fig. 29 et 34).

Il existe également, pour une altitude semblable, un gradient du secteur A vers le secteur B quant à l'abondance des micromammifères (Chapitre 7.3.3). La différence est significative pour les *Sorex*, peu abondantes dans le secteur B. Dans les deux secteurs, les micromammifères sont plus abondants dans les parties basses, plus fraîches et moins ensoleillées. Nous verrons dans le chapitre suivant que cela influence très certainement les déplacements saisonniers des vipères.

7.3.6. Déplacements individuels et espaces vitaux

7.3.6.1. *Vipera berus* mâles

7.3.6.1.1. Secteur A

Deux grands mâles se partagent le secteur A. Tous deux sont mélaniques et mesurent plus de 50 cm de longueur totale. Ils ont été suivis périodiquement par télémétrie en 1990 et 1991. Le mâle No2 a fait l'objet de 96 observations de 1988 à 1991, en 35 points différents. Son EV mesure 7.61 ha et son DIA 540 m (Fig. 37 et 38). En 1990 et 1991, son EV mesure respectivement 6.26 et 3.93 ha, et son DIA respectivement 482 et 490 m. Le mâle No5 a fait l'objet de 124 observations de 1988 à 1992, en 24 points différents. Son EV mesure 2.03 ha et son DIA 235 m (Fig. 37 et 38). En 1990 et 1991, son EV mesure respectivement 0.7 et 1.3 ha, et son DIA respectivement 192 et 200 m. Les espaces vitaux de ces deux mâles sont complémentaires et ne se chevauchent que périodiquement, au printemps. Ils sont "centrés" sur les deux sites d'hivernage principaux de *V. berus* dans ce secteur et recouvrent en grande partie les espaces vitaux des autres vipères péliades de ce secteur. Plusieurs autres mâles de *V. berus* exploitent les mêmes espaces vitaux que le mâle 5 ou le mâle 2. Ces vipères sont plus petites et dominées par ces derniers lors des combats rituels printaniers que nous avons observés. Leur chance de s'accoupler avec une femelle est réduite, mais jamais nulle, comme nous avons souvent eu l'occasion de le constater. Le 17 mai 1989 par exemple, le mâle normal No 8 (43 cm, 30 g) a courtsié la femelle No 29 de 10h40 à 11h20 avant de s'accoupler avec elle jusqu'à 12h20. A 12h30, le mâle No5 a surgi et a chassé vigoureusement le petit mâle sur 2 mètres après une brève lutte ritualisée. De 12h45 à 14h15, le grand mâle s'est efforcé de localiser et de rejoindre la femelle qui, à chaque contact, s'enfuyait, parcourant ainsi plus de 30 mètres. Ce n'est qu'à 14h15 que le mâle réussit à immobiliser la femelle et à s'accoupler avec elle sans préliminaire. La femelle l'entraîna alors sur 2 mètres dans l'herbe sèche.

Cette importante territorialité printanière conduit certains mâles subordonnés à effectuer des déplacements importants à la recherche d'une partenaire sexuelle et nous avons retrouvé le mâle mélanique No13 (46 cm) écrasé sur la route dans le secteur B, à 680 m de son site d'hivernage.

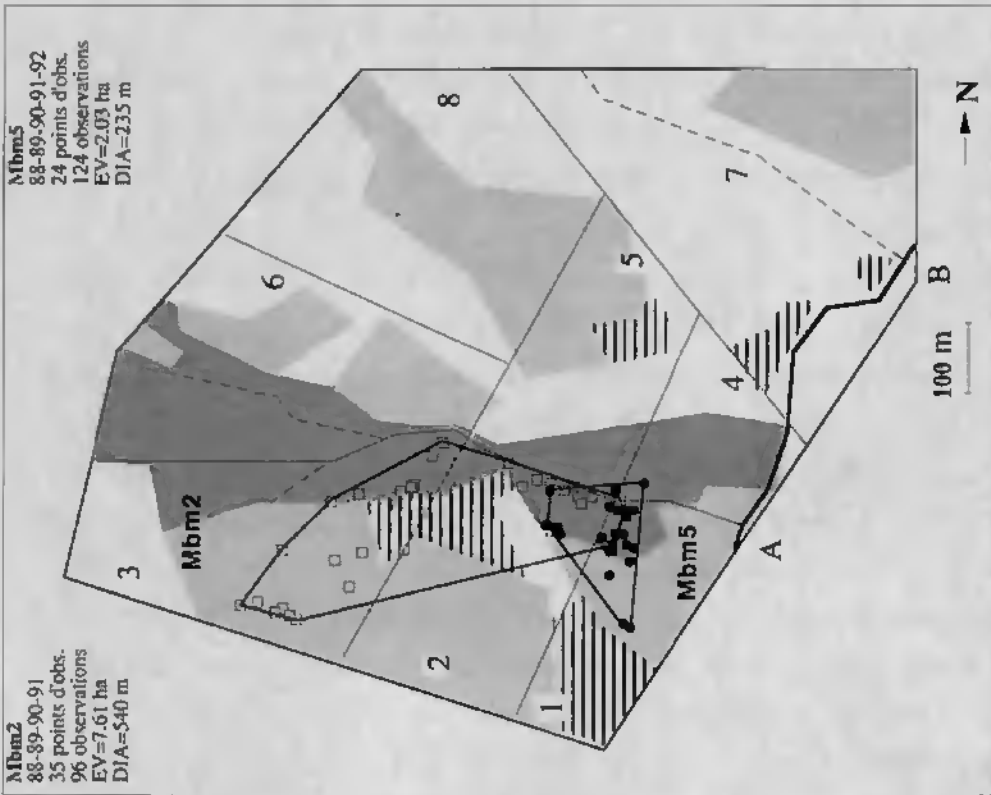


Figure 37: Points d'observation et espaces vitaux des mâles de *V. berus* No2 mélanique et No5 mélanique. Le Mbms5 a été observé 5 années consécutives, de 1988 à 1992, en 24 points différents. Le Mbms2 a été observé 4 années consécutives, de 1988 à 1991, en 35 points différents. Ces deux vipères ont été suivies par télémétrie en 1990 et 1991. EV=Espace vital, DIA=Distance séparant les deux points d'observation les plus éloignés (Voir Fig.4 pour la légende).

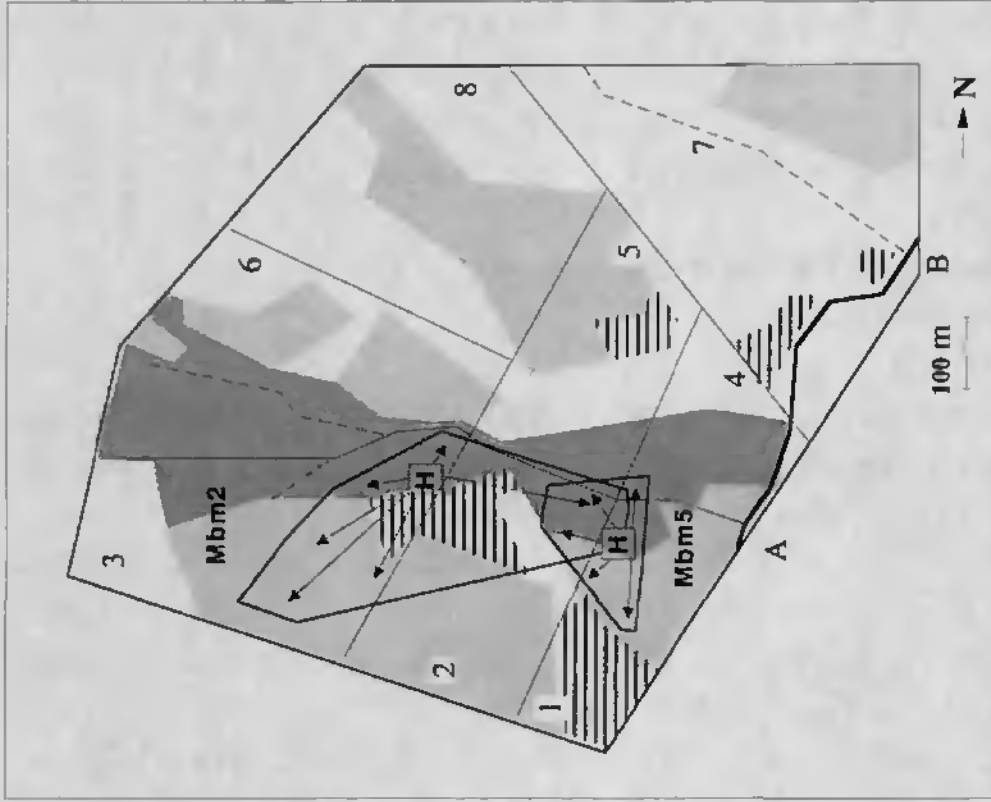


Figure 38: Localisation des sites d'hivernage des mâles de *V. berus* No2 et No5. Ces sites d'hivernage sont les mêmes d'une année à l'autre et comprennent chacun 3 quadrats de 25 mètres carrés (Voir Fig.4 pour la légende).

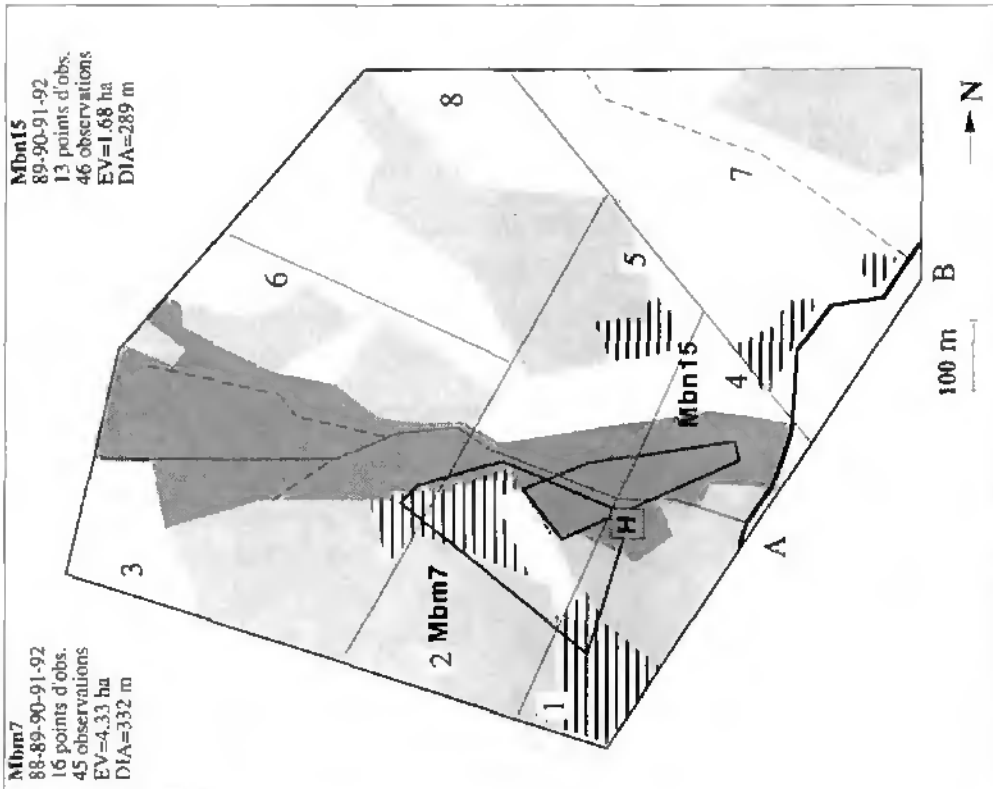


Figure 41: Espaces vitaux de 2 mâles de *V. berus* dont le site d'hivernage (H) est situé dans le sous-secteur 1, comme celui du Mbm5. Le Mbm7, suivi par télémétrie en 1990, a été observé de 1988 à 1992 en 16 points différents. Son espace vital mesure 4,33 ha. Le Mbn15, suivi par télémétrie en 1991, a été observé de 1989 à 1992 en 13 points différents. Son espace vital mesure 1,68 ha (Voir Fig.37 pour la légende).

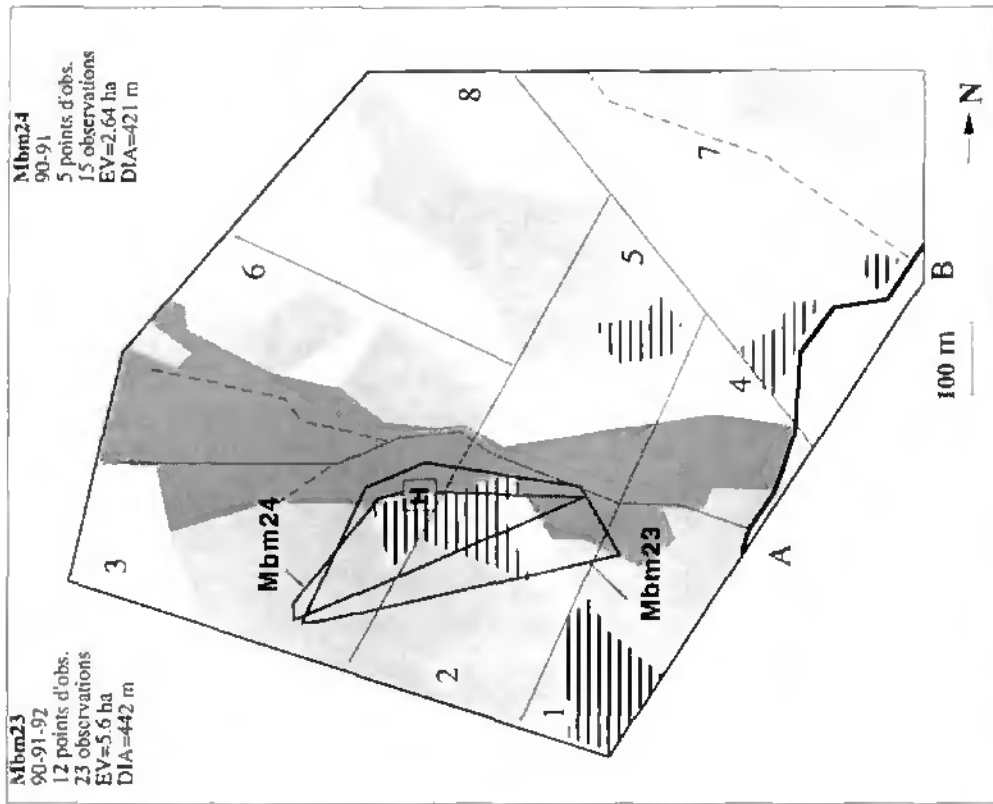


Figure 42: Espaces vitaux de 2 mâles de *V. berus* dont le site d'hivernage (H) est situé dans le sous-secteur 3, comme celui du Mbm2. Le Mbm23 a été observé de 1990 à 1992 en 12 points différents. Son espace vital mesure 5,6 ha. Le Mbm24 a été observé en 1990 et 1991 en 5 points différents. Son espace vital mesure 2,64 ha.

<i>V. berus</i>			<i>V. berus</i>			<i>V. aspis</i>			<i>V. aspis</i>			<i>V. aspis</i>		
Sexe	No	Col	Sexe	No	Col	Sexe	No	Col	Sexe	No	Col	Sexe	No	Col
M	5	m	M	2	m	M	25	n	M	4	n	M	32	n
M	1	n	M	3	m	M	7	m	M	6	n	M	5	m
M	7	m	M	4	n	M	12	n	M	13	m	M	18	m
M	8	n	M	6	m	M	15	n	M	22	n	M	23	n
M	9	n	M	13	m	M	16	n	M	31	n	M	34	m
M	10	n	M	16	n	M	19	m	M	75	n	M	69	n
M	11	n	M	19	n	M	20	n				M	70	m
M	15	n	M	22	m									
M	18	n	M	23	m									
M	20	m	M	24	m									
M	35	m	M	25	m									
M	37	n	M	27	n									
			M	36	m									
F	1	m	F	4	m	F	11	m	F	21	m	F	6	n
F	2	m	F	7	m	F	22	n	F	26	n	F	15	n
F	20	n	F	8	n	F	23	m	F	30	n	F	19	m
F	23	m	F	9	m	F	27	n				F	24	n
F	29	n	F	10	m	F	37	n				F	32	m
F	30	m	F	19	m	F	43	m				F	34	n
F	31	n	F	32	m	F	50	n				F	81	m
F	33	n	F	35	m									
F	34	n	F	37	m									
F	39	m	F	47	m									
			F	54	m									

Tableau 25: Vipères adultes occupant des espaces vitaux, ou tout au moins des sites d'hivernage similaires dans le secteur A. En gras, les mâles dont les espaces vitaux et les sites d'hivernage sont représentés sur les figures 38 et 46 (n = normal, m = mélanique).

7.3.6.1.2. Secteur B

Seules 4 mâles péliades de petite taille et de coloration normale résident dans ce secteur. A l'exception d'un subadulte observé en octobre 1988, ces vipères n'ont été observées qu'en 1991 et 1992. Il s'agit des mâles No12, 28, 29 et 31. Leur site d'hivernage est situé en bordure du torrent et ne diffèrent pas de ceux de *V. aspis*, ce qui n'est pas le cas dans le secteur A. Il s'agit d'une zone pâturée (Cynosurion) avec de nombreux empierrements naturels ou anthropogènes, embroussaillés ou boisés de saules et d'aulnes. Un mâle de *V. aspis* (No 61) et un mâle de *V. berus* (No 28) étaient entrelacés, en thermorégulation, le 21 mars 1991 à 10h00. Les domaines d'été de ces péliades mâles ne nous sont pas connus et nous n'avons observé ces vipères qu'en mars, en avril, en mai et en octobre. Deux autres mâles ont été observés à une seule reprise dans ce secteur. L'un provenait du secteur A et l'autre nous était inconnu.

7.3.6.2. *Vipera berus* femelles

7.3.6.2.1. Secteur A

Plusieurs femelles n'ont été observées que l'année de leur reproduction et nous ne connaissons pas l'ensemble de leurs espaces vitaux (Fem. No 2, 8, 35). Les femelles

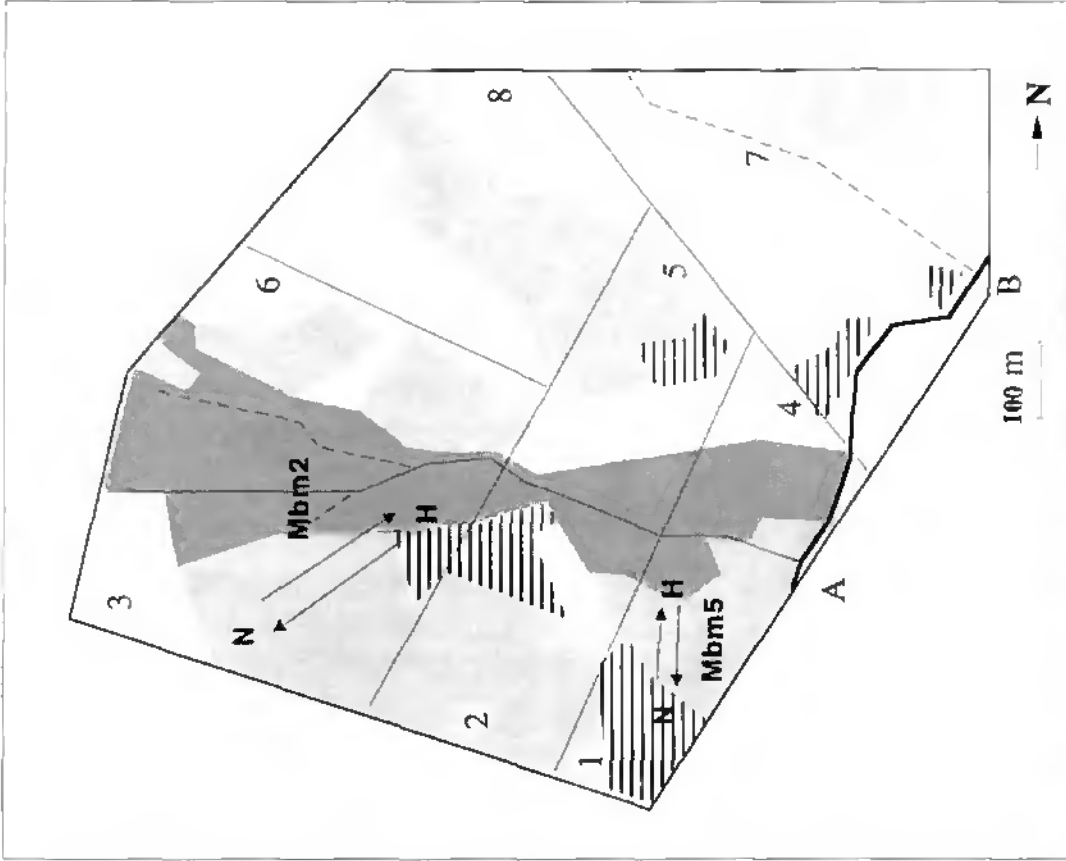


Figure 40: Déplacements saisonniers des mâles de *V. berus* No2 et No5, en rapport avec les activités trophiques (N = Nutrition).

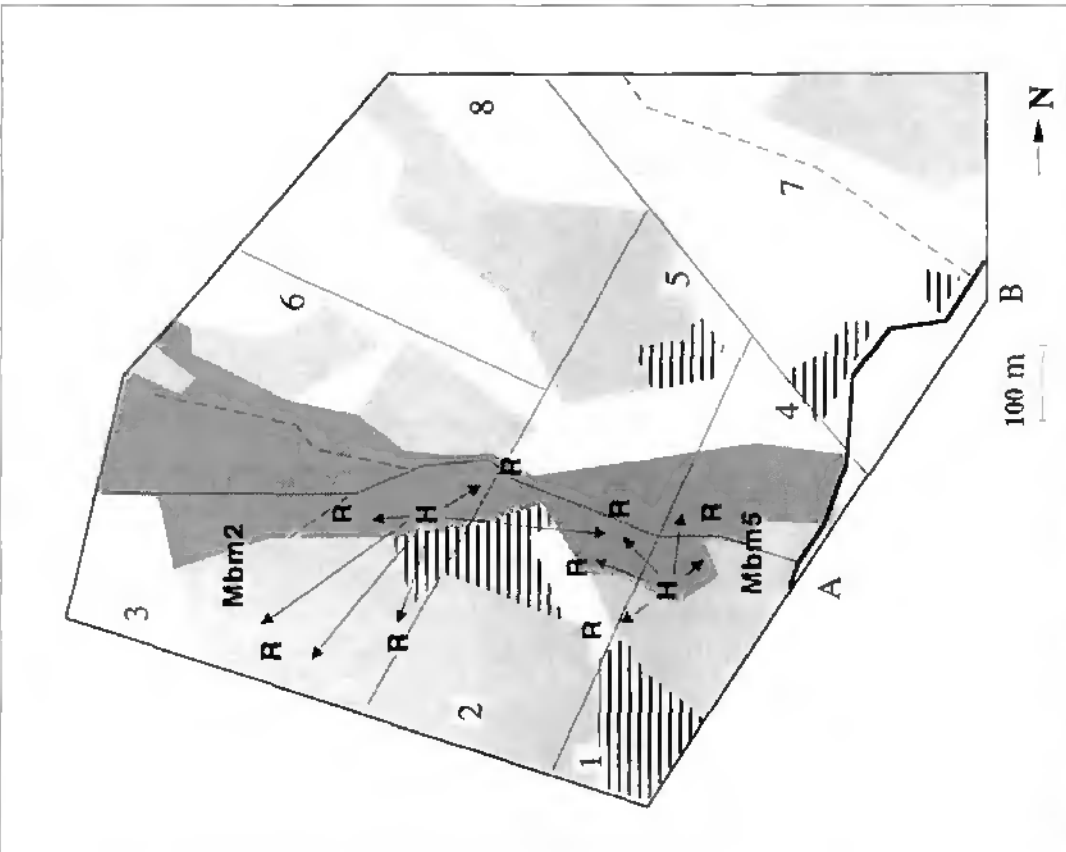


Figure 39: Déplacements printaniers des mâles de *V. berus* No2 et No5, en rapport avec les activités sexuelles (R = Reproduction).

L'espace vital du mâle 5 comprend la partie basse du secteur A, située à une altitude moyenne de 1452 m (1430 à 1475 m). Son domaine d'hiver, ou site d'hivernage, se trouve sur la rive droite du torrent. Il s'agit d'une clairière dans une forêt d'épicéas, en bordure de la berge pierreuse du torrent. Résultat d'une grosse avalanche qui eu lieu au mois de janvier 1968 (voir chapitre 2.3 et Fig.5), cette zone ouverte comprend de nombreuses vieilles souches et de gros blocs alluvionnaires. La strate herbeuse et buissonnante est dominée par *Calamagrostis varia* et *Vaccinium myrtillus*. Outre l'épicéa, on trouve de nombreux arbres feuillus comme *Acer pseudoplatanus* et *Alnus incana*, et des arbustes comme *Prunus padus*, *Sorbus aucuparia* et plusieurs espèces de *Salix sp.*. Au printemps, le mâle 5 recherche ses partenaires sexuelles dans les sous-secteurs 1, 2 et 4, sans jamais pénétrer le sous-secteur 3 (Fig. 39). Le domaine d'été de ce mâle est situé en bordure d'un Molinion, dans la partie la plus basse et la plus fraîche de son espace vital (Fig. 40). La durée d'occupation de ce domaine varie d'une année à l'autre et est de l'ordre d'un à deux mois, de la mi-juin à la mi-août.

De 1988 à 1993, nous avons marqué 7 petits mâles qui exploitent également surtout la partie basse du secteur A et dont le site d'hivernage est le même que celui du Mb5. Il s'agit des mâles No1n, 7m, 8n, 15n, 20m, 35m et 37n (Tab.25 et Fig. 41). On peut encore relever la présence sporadique de petits mâles en quête de proies dans les sous-secteurs 4 et 5 (No9n, 10n, 11n et 18n). Le 21 mai 1992, le mâle 5 affronta le mâle mélanique No23 de 12h20 à 12h40. Ce mâle, provenant de l'autre site d'hivernage, réussit à mettre en fuite le mâle 5, vaincu jusqu'ici selon nos observations.

L'espace vital du mâle 2 comprend la partie haute du secteur A, située à une altitude moyenne de 1562 m (1445 - 1680 m), sur la rive droite du torrent. Son site d'hivernage est une zone herbeuse très raide à *Calamagrostis varia*, rapidement déneigé au printemps, ce qui contraste avec l'hibernaculum du mâle 5, plus longtemps sous la neige. Cette différence crée un décalage phénologique important, d'une quinzaine de jours environ. Les premières sorties printanières, la mue prénuptiale, et par là-même les activités sexuelles sont légèrement décalées (voir chapitre 3). Les déplacements printaniers de ce mâle, liés à la recherche d'une partenaire sexuelle, sont très importants et concernent surtout les sous-secteurs 3 et 2 (Fig. 39). Son domaine d'été est constitué de forêts claires et humides, en bordure de Molinions ou de mégaphorbiaies (Fig. 40). De 1988 à 1993, nous avons marqué 12 mâles dont l'espace vital chevauche largement ou se superpose complètement à celui du mâle 2 (Tab.25). A une exception près, leur longueur totale est inférieure à 50 cm. Il s'agit des mâles 3m, 4n, 6m, 13m, 16n, 19n, 22m, 23m, 24m, 25m, 27n et 36m (Fig. 42).

G1	G1'	Année(s)	G2	G2'	Année(s)	G3	G3'	Année(s)
<i>V. aspis</i>								
	F4	93		F28	88-91		F3	88
	F6	90		F38	90	F5		88-91
F11	F11	88		F42	89-92	F7		89
	F15	88		F48	89-92	F8		88
	F16	88-91		F49	89	F9		90
	F19	88		F68	91	F12		90
	F21	90-93		F70	91		F13	88
	F22	91		F86	91	F14		90
F23	F23	89-92		F96	92	F17		88-91
	F24	89				F18		88
	F26	89				F25		91
	F27	89				F29		90
F30	F30	89				F31		89
	F32	89-92				F51		90
	F33	89				F53		90
	F34	89-93					F54	90
	F37	90				F55		90
	F43	93					F56	90
	F50	90					F57	91
	F52	90				F64		91
	F58	91				F66		91
	F77	91					F67	91
	F81	93				F69		91
	F91	92					F74	91
	F98	93				F78		91
							F95	92
						F103		93
N=3	N=25		N=0	N=9		N=19	N=8	
<i>V. berus</i>								
F2	F2	87-90	F4		88	F6		91
F8	F8	88-91	F7		88	F44		90
F10		93	F9		88	F45		90
	F14	88	F10		89	F46		90
F17		89		F5	89			
F19	F19	92		F25	88-91			
	F20	89-92		F61	91			
	F22	88		F62	91			
F23		88-90-92		F28	89			
F29	F29	89-93		F42	89			
F30		92						
F31	F31	92						
F32		93						
F34	F34	89						
F35		89-91						
F37		90						
	F38	90						
	F39	92						
F47		91						
F54		92						
N=15	N=11		N=4	N=6		N=4	N=0	

Tableau 26: Occupation des différents sites de gestation (G) par les femelles reproductrices des deux espèces (Voir Fig. 35 pour leur localisation).

péliades du secteur A sont liées à l'un ou l'autre des espaces vitaux des deux mâles dominants et à leurs sites d'hivernage respectifs (Tab.25). Par contre, les sites de gestation de ces deux groupes de femelles sont souvent confondus (Tab.26). Ces femelles sont fidèles à un même site de gestation, alors que la fidélité au site d'hivernage paraît moins stricte que chez les mâles.

Les espaces vitaux d'au moins 11 femelles, dont une seule (F8) n'est pas mélanique, sont compris dans l'espace vital du mâle No2 (F4, 7, 8, 9, 10, 19, 32, 35, 37, 47, 54). F8 n'est observée qu'en 1988 et 1991, années de sa reproduction. En début de gestation, à la mi-juin, cette femelle quitte la partie haute du secteur A, où elle a passé l'hiver (Calamagrostis en 1988 et forêt claire d'épicéas en 1991), et gagne son site de gestation situé dans la partie basse de ce secteur. En 1991, elle parcourt ainsi 430 m entre le 11 et le 30 juin. Les déplacements et le site de gestation de la F35 sont identiques à ceux de la F8 (Fig. 43). F47 et F54 présentent également le même type de déplacements. Au contraire, les femelles 4, 7 et 9 demeurent dans la partie haute de ce secteur l'année de leur reproduction.

L'espace vital d'au moins 10 femelles, dont 5 ne sont pas mélaniques, recourent largement l'espace vital du mâle No5 (F1, 2, 20, 23, 29, 30, 31, 33, 34, 39). L'année de leur reproduction, ces vipères ne s'éloignent guère de leur site d'hivernage. Les années où elles ne se reproduisent pas, elles effectuent des migrations saisonnières calquées sur celles du mâle No5. Elles quittent la zone rocheuse à Calamagrostis dès la fin-mai - début-juin et gagnent un Molinion où elles trouvent une nourriture abondante. Elles regagnent leur site d'hivernage à la fin-septembre - début-octobre, soit plus d'un mois après le mâle 5. (Fig. 44).

Les sites de gestation de 20 femelles sont situés dans la partie basse du secteur A (G1 et G1' sur la Fig. 35). Les sites de 9 femelles se trouvent sur la rive droite du torrent (G1), ceux de 5 femelles sur sa rive gauche (G1'), et ceux de 6 femelles sont situés des deux côtés (Tab.26). De 1988 à 1992, G1 et G1' abrite chaque année 4.6 femelles (4.4 en comptant 1993). 5 femelles reproductrices ont été observées deux années différentes et 1 trois années différentes (Tab.27).

Les sites de gestation de 10 femelles se trouvent dans la partie haute du secteur A, dans les sous-secteurs 3 et 6 (G2 et G2' sur Fig. 35).

Les habitats occupés par les femelles gestantes présentent de nombreuses caractéristiques communes: milieux bien ensoleillés, pierreux ou rocheux, avec une microexposition Sud-Est. La plupart de nos points d'observations (quadrats de 5m sur 5m) sont situés en bordure du torrent dont les berges sont faiblement embuissonnées et herbeuses. Plusieurs points se sont montrés particulièrement attractifs. Ils étaient fréquemment occupés par plusieurs femelles en même temps. Le point 55, centre de gravité du site de gestation G1 (Fig. 35), a fait l'objet de 178 observations de 8 femelles différentes, ce qui représente 32.4% du total des observations de femelles berus

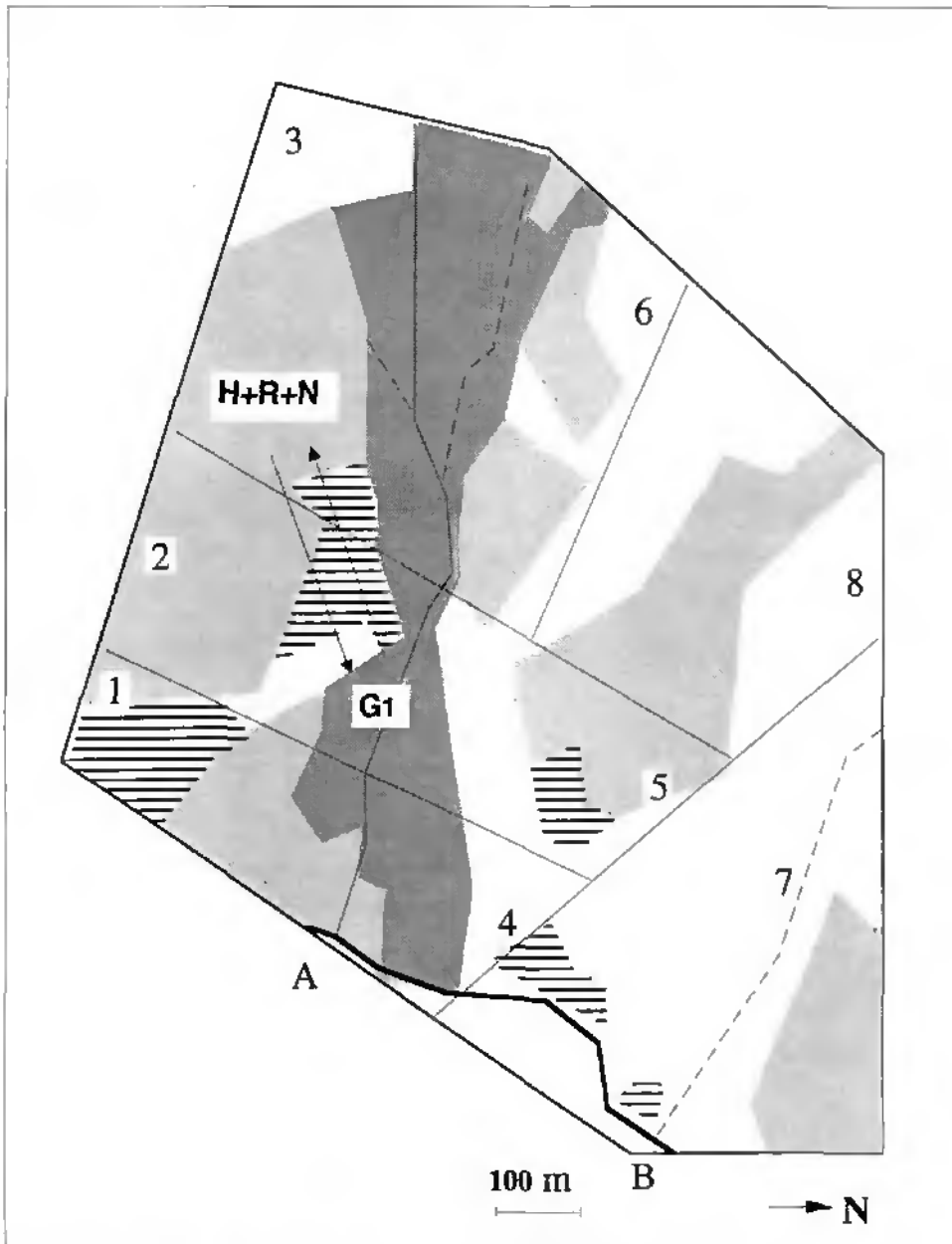


Figure 43: Déplacements schématiques de 4 femelles de *V. berus* l'année de leur reproduction, soit 1988 et 1991 pour Fbn8, 1989 et 1991 pour Fbm35, 1991 pour Fbm47, et 1992 pour Fbm54. G1 = site de gestation, R = site d'accouplement, N = site de nutrition l'année où ces femelles ne se reproduisent pas (Voir Fig.4 pour la légende).

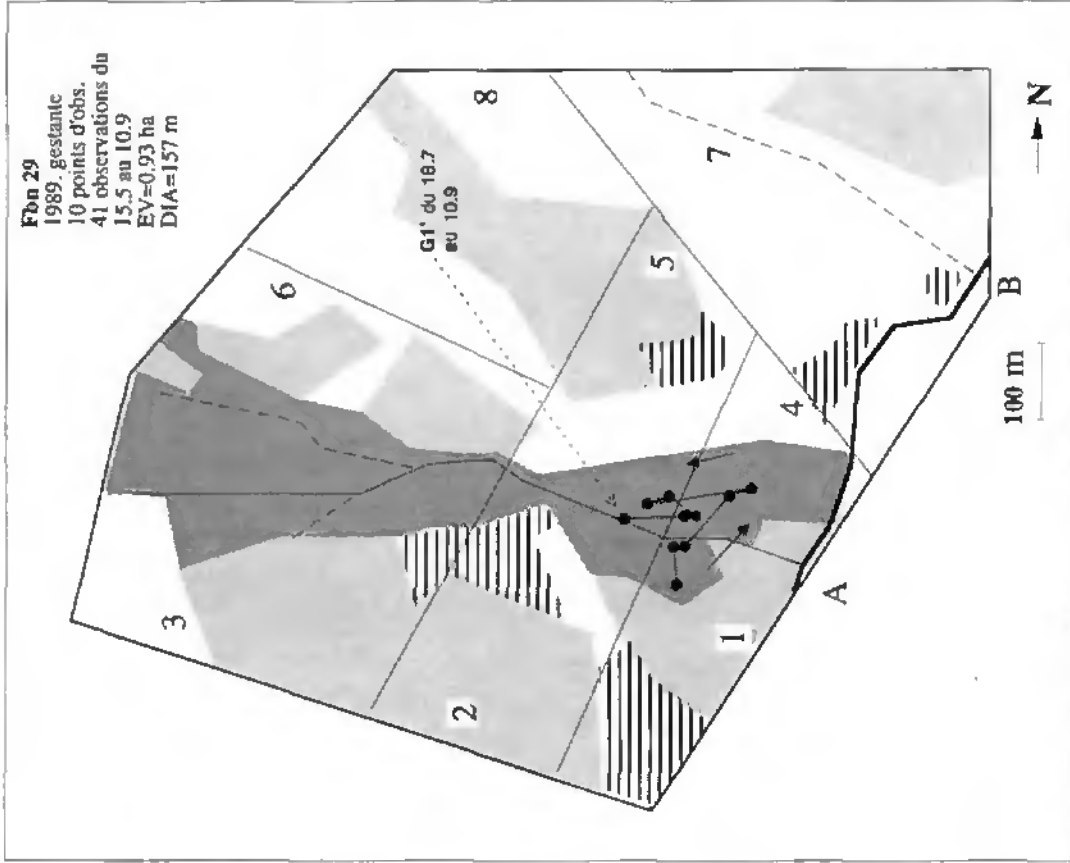


Figure 44b: Domaine vital et déplacements de la femelle *V. berus* No29 en 1989, année de sa reproduction. Cette femelle ne quitte pas son site de gestation (G1') les deux derniers mois de sa gestation. Son domaine est compris dans la zone à *Calamagrostis* et l'aulnaie.

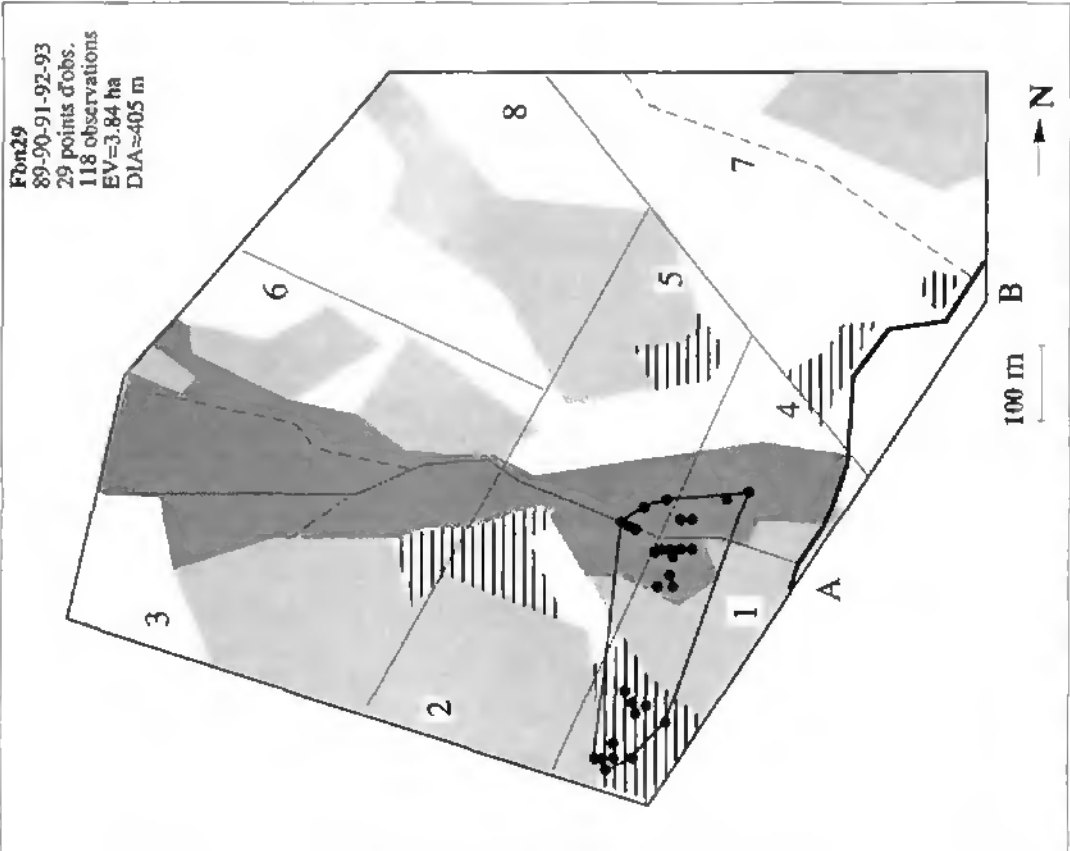


Figure 44a: Espace vital de la femelle *V. berus* normale No29 observée 5 années consécutives et gravide en 1989 et 1992. Cette vipère a été observée 118 fois en 29 points différents (Voir Fig.4 et 37 pour la légende).

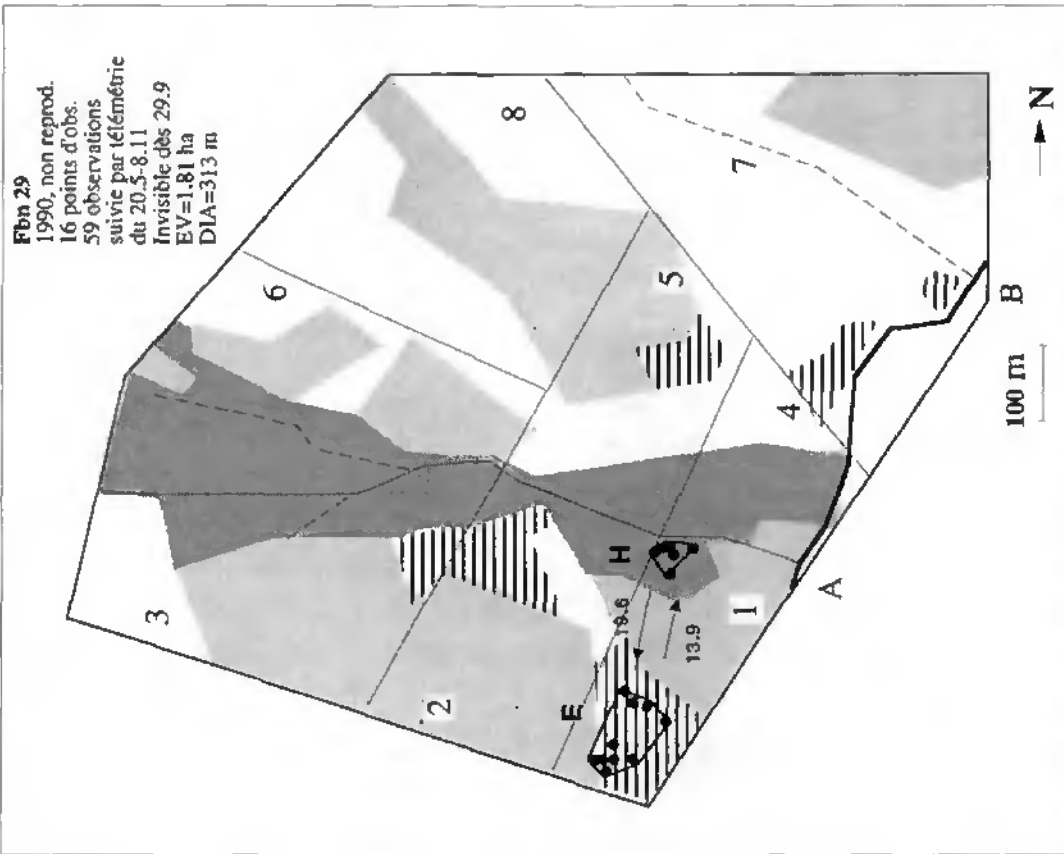


Figure 44c: Déplacements saisonniers de la femelle *V. berus* Nc29 en 1990. Son espace vital mesure 1.81 ha, son domaine d'été (E), occupé du 19.6 au 13.9, 0.48 ha, et son domaine d'hiver (N), occupé du 13.9 au 19.6, 1.01 ha. Son espace vital comprend un molinon (site de nutrition estivale) et une aulnaie bordant la zone à *Calamagrostis*.

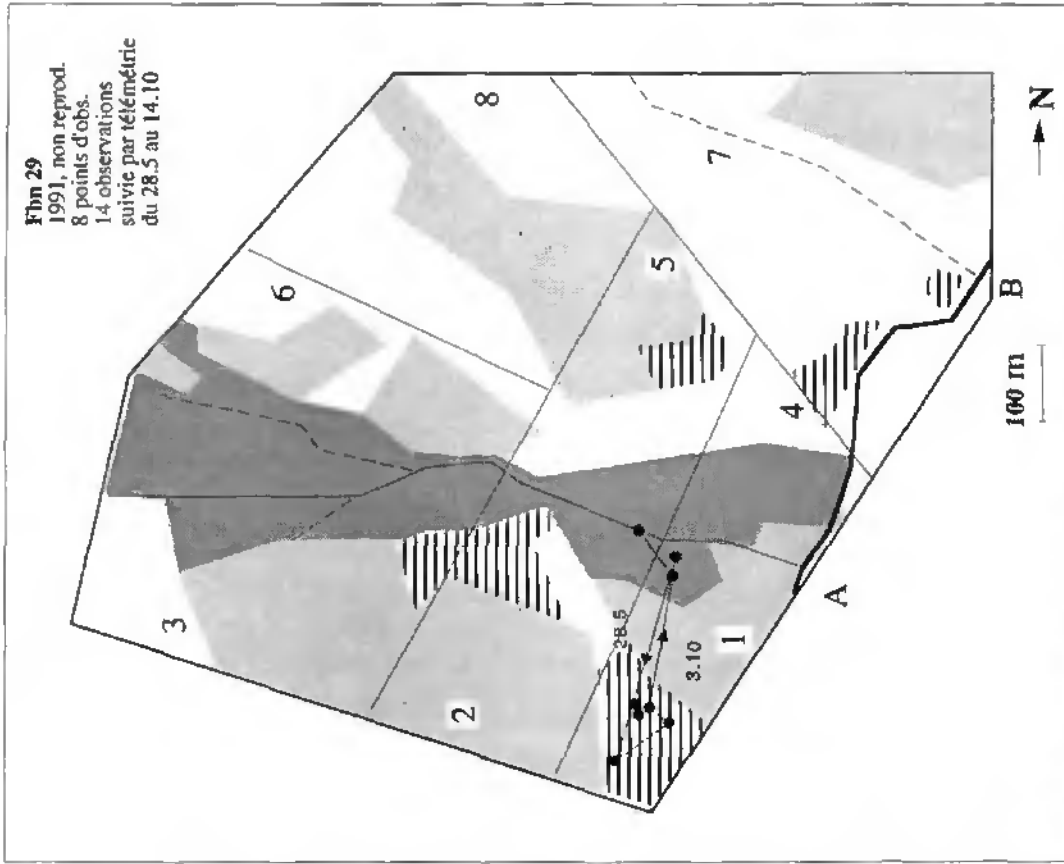


Figure 44d: Déplacements saisonniers de la femelle *V. berus* Nc29 en 1991. déplacements similaires à ceux observés en 1990.

reproductrices de 1988 à 1993 (N = 550, 71 points d'observation). A partir du mois de juillet et jusqu'à la parturition, ces femelles sont très peu mobiles.

7.3.6.2.2. Secteur B

Seules 4 femelles normales reproductrices ont été marquées dans ce secteur (Tab.26). Les femelles No 44,45 et 46, de petite taille, se sont reproduites en 1990. Fbn6 était gestante en 1991 et Fbn46 était à nouveau gestante en 1993. Le site d'hivernage des 3 petites femelles se confond avec celui des mâles péliades. Il est situé en bordure du torrent, dans une aulnaie pâturée. Durant leur gestation, ces femelles se déplacent peu et occupent les mêmes sites que *V. aspis* (G3 sur Fig. 35). Il s'agit d'empierrements bien ensoleillés non loin du torrent. L'année suivante, elles se déplacent beaucoup, à la recherche de proies, et colonisent les bordures des zones humides et les prairies grasses. (Fig. 45).

Fem. berus reprod. du secteur A (Sous-secteurs 1,2,4 et 5)						Fem. aspis reprod. du secteur A (Sous-secteurs 1,2,4 et 5)					
1988	1989	1990	1991	1992	1993	1988	1989	1990	1991	1992	1993
F8	F2	F23	F8	F19	F10	F11	F23	F6	F16	F23	F4
F14	F17	F37	F35	F20	F29	F15	F24	F21	F22	F26	F21
F22	F20	F38	F47	F23	F32	F16	F26	F37	F58	F32	F34
F23	F29			F30		F19	F27	F50	F27	F91	F43
	F34			F31			F30	F52			F81
	F35			F39			F32				F98
				F53			F33				
							F34				
N=4	N=6	N=3	N=3	N=7	N=3	N=4	N=8	N=5	N=4	N=4	N=6
Moyene: 4.4 fem./an (4.6 sans 1993)						Moyenne: 5.2 fem./an (5 sans 1993)					
Fem. berus repr. du secteur B (Sect.7)						Fem. aspis reprod. du secteur B (Sect.7)					
1988	1989	1990	1991	1992	1993	1988	1989	1990	1991	1992	1993
F6	0	F44 F45 F46	F6	0	F46	F3	F7	F9	F5	F95	F103
						F5	F31	F12	F17		
						F8		F14	F25		
						F13		F29	F57		
						F17		F51	F64		
						F18		F53	F66		
								F54	F67		
								F55	F69		
								F56	F74		
									F78		
N=1	N=0	N=3	N=1	N=0	N=1	N=6	N=2	N=9	N=10	N=1	N=1
Moyenne: 1 fem./an						Moyenne: 4.8 fem./an (5.6 sans 1993)					

Tableau 27: Nombre de femelles reproductrices des deux espèces et chaque année dans les secteurs A (partie basse) et B.

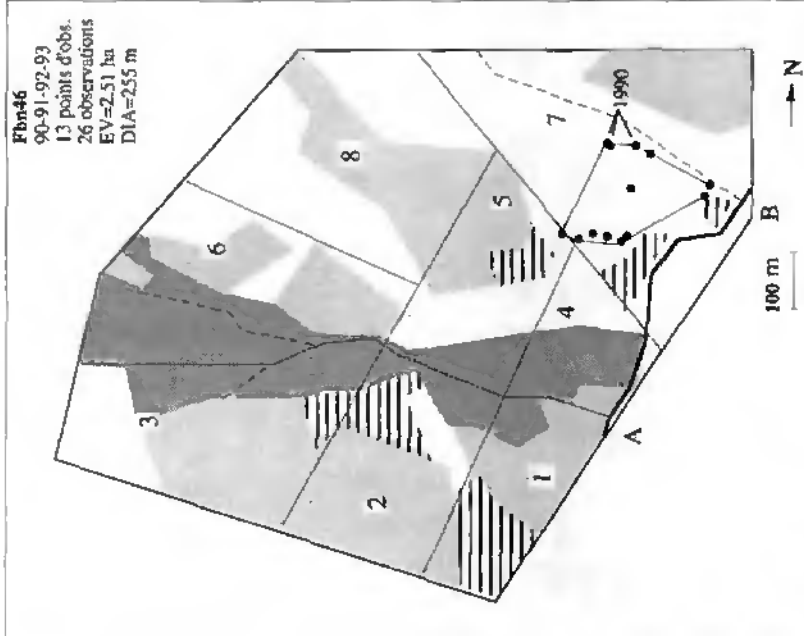


Figure 45a: Espace vital de la femelle *V. berus* normale No46 (Voir Fig.4 pour la légende). En 1990, cette femelle se reproduit et son domaine vital mesure 0.04 ha (3 points d'observation, DIA=47 m).

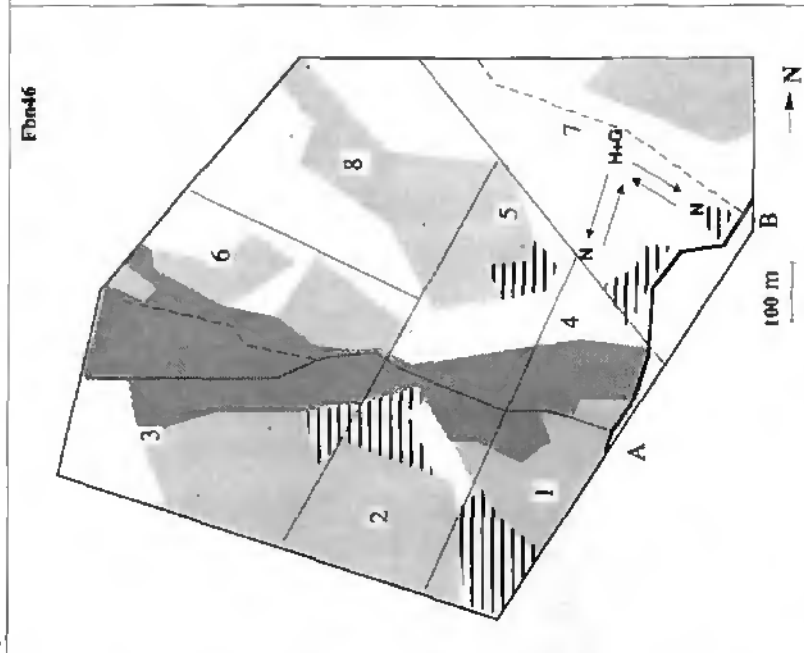


Figure 45b: Déplacements saisonniers schématiques de la femelle *V. berus* No46 entre son site d'hivernage (H) et de gestation (G), et ses sites de nutrition (N).

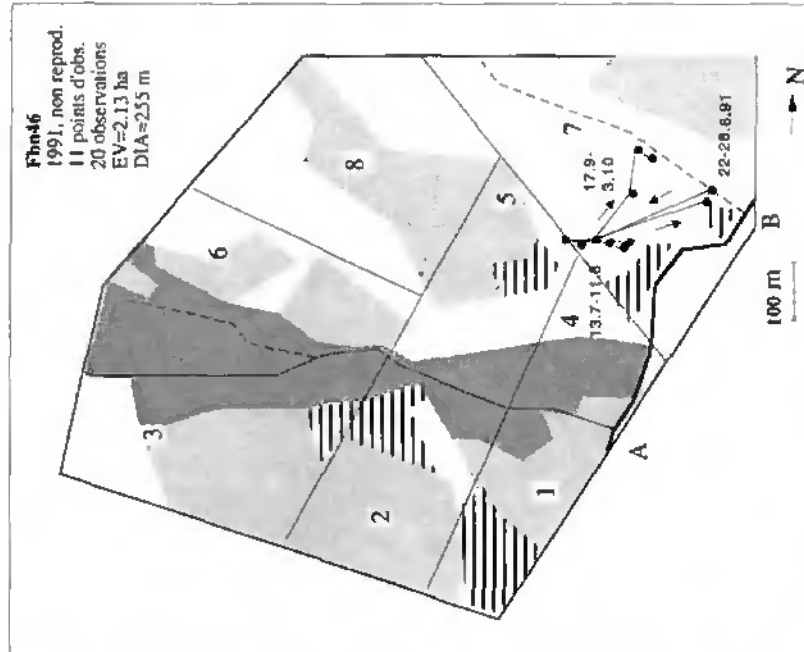


Figure 45c: Déplacements de la femelle *V. berus* No46 en 1991. Cette vipère non reproductrice a été suivie par télémétrie du 13.7 au 3.10.91. Ses sites de nutrition comprennent une prairie grasse momentanément non pâturée et la bordure d'un molinion envahi de *Petasites hybridus*. Son domaine vital en 1991 mesure 2.13 ha.

7.3.6.3. *Vipera aspis* mâles

7.3.6.3.1. Secteur A

Nous avons mis en évidence 3 sites d'hivernage principaux (Fig. 46). Le premier (H1) est situé sur la rive droite du torrent, dans une aulnaie du sous-secteur 2. Il est constitué d'un empierrement alluvionnaire exposé au Sud. 7 mâles de petite taille (< 60 cm) l'ont régulièrement fréquenté de 1988 à 1993. Il s'agit des mâles No 7m, 12n, 15n, 16n, 19m, 20n et 25n. Le deuxième site d'hivernage (H2), régulièrement fréquenté par 6 mâles différents, est constitué d'un grand murgier situé dans un pâturage (Cynosurion), sur la rive gauche du torrent (sous-secteur 4). Ses occupants sont les mâles No 4n, 6n, 13m, 22n, 31n et 75n. Le mâle 6 mesure plus de 60 cm et paraît être le mâle dominant du site de 1987 à 1989. Le troisième site d'hivernage (H3) est plus diffus et comprend la partie centrale du sous-secteur 5, zone pierreuse dominée par *Calamagrostis varia*. 7 mâles, dont deux mesurent plus de 60 cm, occupent ce site: mâles No 5m, 18m, 23n, 32n, 34m, 69n et 70m (Tab. 25).

La fidélité des mâles à leur site d'hivernage est importante. Elle paraît cependant moins stricte que chez *V. berus* en raison notamment des appariements qui ont souvent déjà lieu en automne chez *V. aspis*. La présence d'une femelle attractive semble déterminer le lieu d'hivernage du couple. C'est ainsi par exemple que le mâle No10, résidant dans le secteur B, passa l'hiver 1989-1990 dans le secteur A (H2) en compagnie de la femelle No 21 avec laquelle il s'accoupla le 30 mars 1990 avant de regagner le secteur A (Fig. 47). On peut relever que le mâle dominant de H2 (No6) n'occupait plus ce site à ce moment-là, tué au mois de juin par un promeneur ou un prédateur.

Comparés aux 2 sites d'hivernage principaux de *V. berus* dans ce secteur, les 3 sites que nous venons de décrire pour *V. aspis* sont relativement proches les uns des autres. D'une manière générale, les déplacements saisonniers entre un site d'hiver et un site d'été sont moins marqués que chez *V. berus*. Les milieux occupés par *V. aspis* paraissent plus homogènes et moins contrastés que ceux de *V. berus*. Le suivi télémétrique du mâle 4 montre que cette vipère est fidèle à H2 (4 hivers sur 5) et que son domaine de chasse comprend aussi bien la zone à *Calamagrostis* que le Cynosurion. L'espace vital du mâle 32, également suivi par télémétrie, est entièrement compris dans la zone à *Calamagrostis* et les déplacements de ce mâle sont peu importants. Quand aux petits mâles fréquentant H1, leurs déplacements sont également peu importants et leurs espaces vitaux comprennent essentiellement la zone à *Calamagrostis*. Le mâle No15 y a été observé 6 années consécutives. Suivi par télémétrie en 1991, ses déplacements se sont avérés être très faibles, notamment au printemps (10 m du 10 avril au 2 juillet). Nous n'avons observé aucune activité sexuelle chez ce mâle à cette période, et il en est de même du mâle No23. Nous avons également constaté que certains mâles ne sortaient pas de leur cachette malgré des conditions d'ensoleillement optimales. Le mâle No18

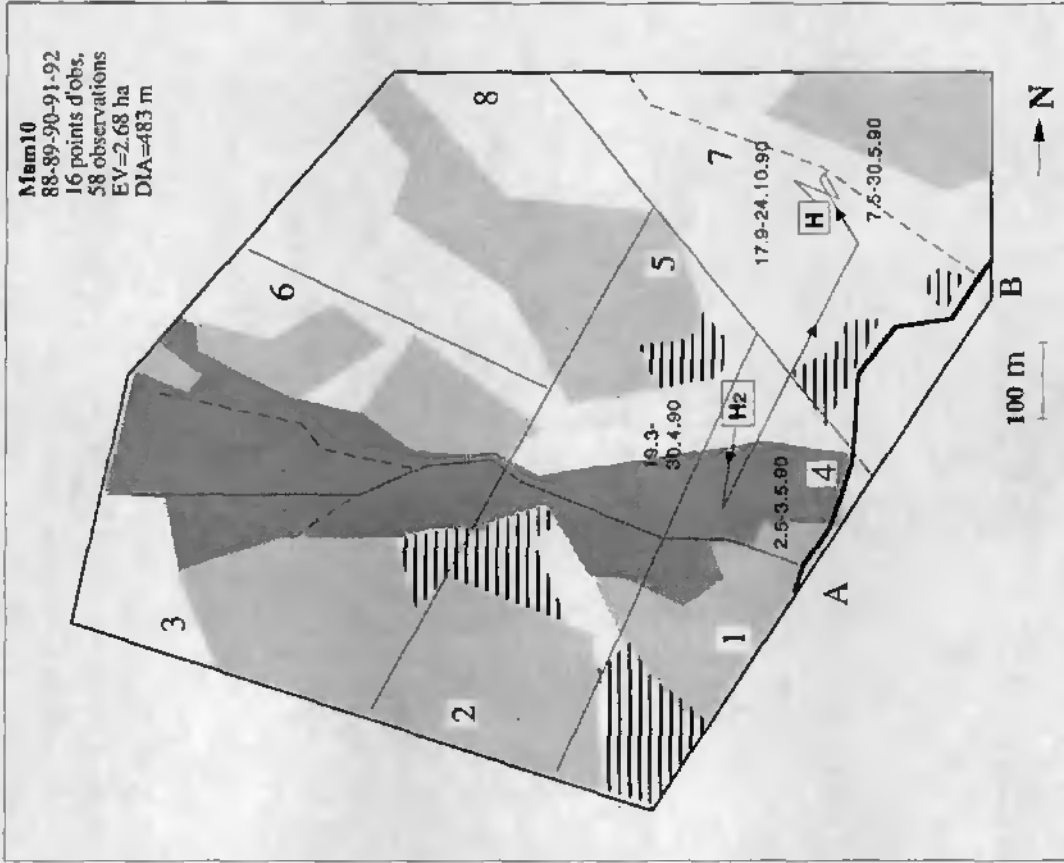


Figure 47: Déplacements du mâle *V. aspis* mélanique No10 suivi par télémétrie en 1990, avec la localisation de ses deux sites d'hivernage 89-90 et 90-91. Ce mâle s'accouple avec la femelle No21 le 30 mars 1990, dans leur site d'hivernage commun (H2).

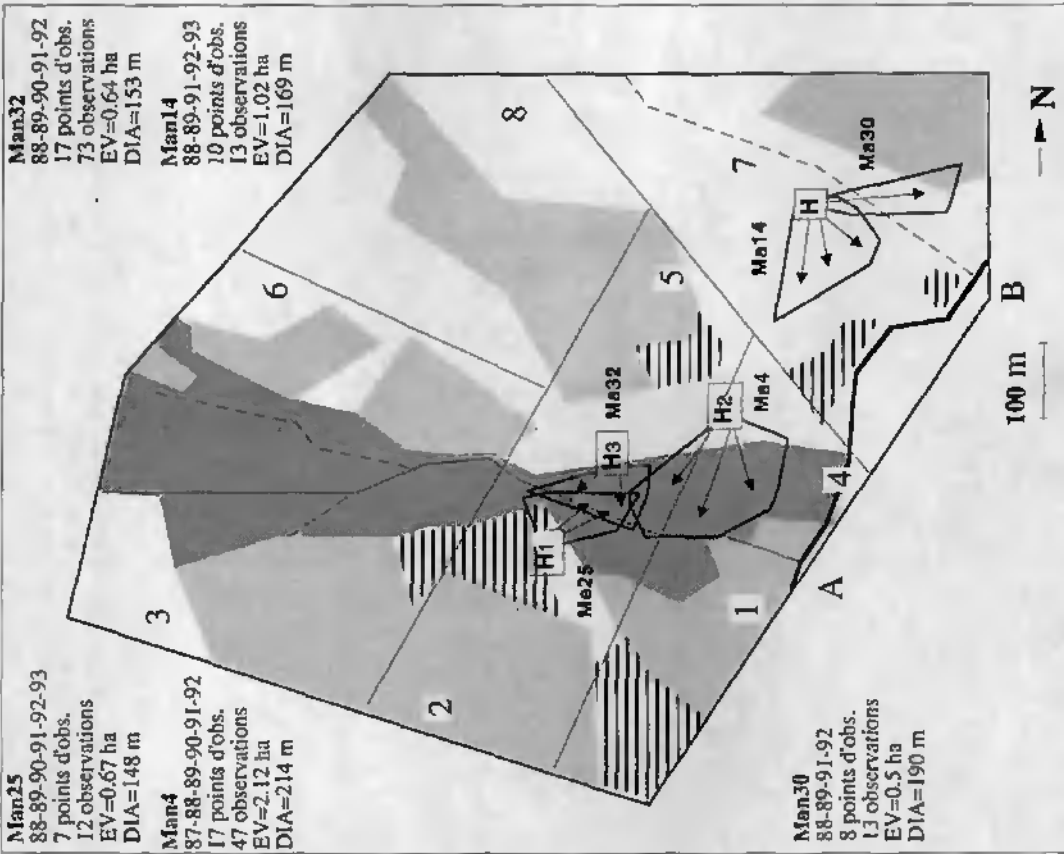


Figure 46: Situation des 3 sites d'hivernage principaux de *V. aspis* dans la partie basse du secteur A et dans le secteur B, avec les espaces vitaux de 5 mâles représentatifs. Les sites d'hivernage du secteur A sont monospécifiques, ce qui n'est pas le cas du site du secteur B (Voir Fig.4 pour la légende).

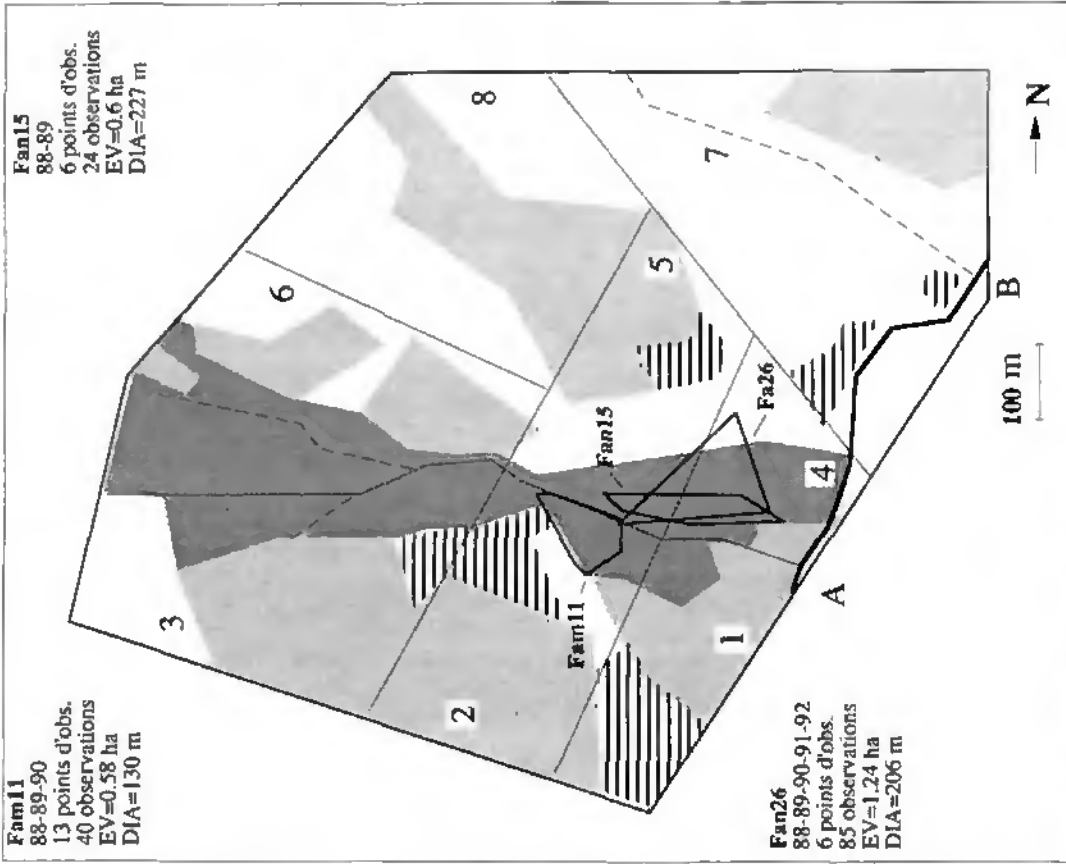


Figure 49: Espèces vitaux de 3 femelles *V. aspis* dont les sites d'hivernage respectifs sont les mêmes que ceux des mâles espèces No 25, 32 et 4 (voir figure 46). Fam11 et Fam15 sont gestantes en 1988, Fam28 est gestante en 1989.

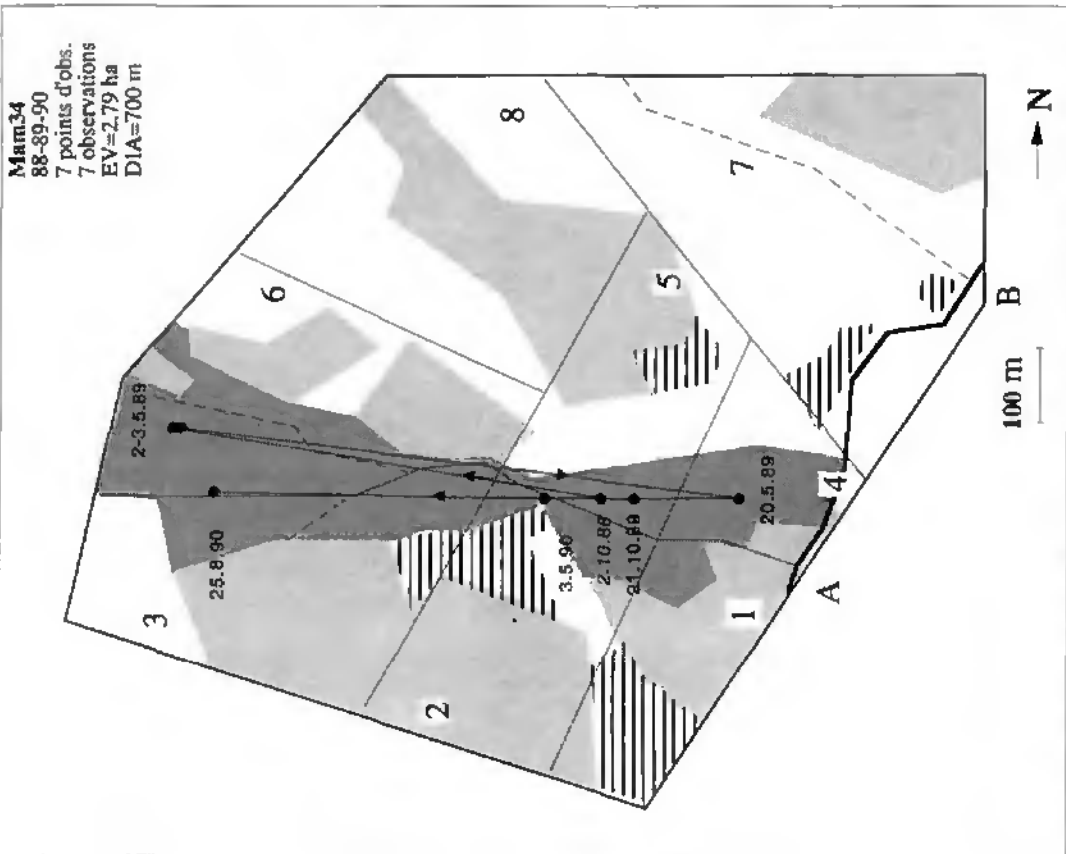


Figure 48: Déplacements du mâle *V. aspis* mélanique No34. Ce mâle, dont le site d'hivernage (H) est situé dans la partie basse du secteur A, se montre particulièrement mobile au printemps surtout (Voir Fig.4 pour la légende).

par exemple resta invisible et immobile du 7 mai au 17 juin 1990. Nous l'avons découvert en creusant et en déplaçant des pierres, à 40 cm de profondeur, dans un état "d'hibernation", ne pensant trouver que l'émetteur régurgité.

Si les déplacements liés à la recherche de proies sont souvent plus faibles que chez *V. berus*, les distances parcourues à la recherche d'une partenaire sexuelle peuvent être très importantes chez cette espèce aussi (Fig. 47). Le mâle 34m (63 cm et 98 g le 2.10.88, 63 cm et 91 g le 3.5.90) a parcouru ainsi 750 m, en ligne droite, entre le 3 et le 20 mai 1989, passant de 1735 m à 1430 m d'altitude. Ce type de déplacement ne semble pas exceptionnel pour ce mâle qui effectue un déplacement similaire en 1990 (Fig. 48).

Comme chez *V. berus*, plusieurs mâles aspics n'ont été observés qu'occasionnellement et ne résidaient pas à long terme dans la zone étudiée: Ma26n, 28n, 33m, 35n, 41n, 54m, 57n, 66n, 71m.

On peut d'autre part relever l'absence de site d'hivernage commun entre les mâles des deux espèces dans ce secteur.

7.3.6.3.2. Secteur B

Ce secteur comprend un site d'hivernage principal situé sur la rive droite du torrent à une altitude de 1450 m. Il s'agit d'un pâturage embuissonné et riche en pierriers alluvionnaires. Lors des crues, le torrent a creusé de petits ravins secondaires, ce qui diversifie les microexpositions des habitats. Les abris d'hivernage des vipères sont situés sur les talus pierreux exposés au Sud. 12 mâles de *V. aspis* ont régulièrement fréquenté ce site de 1988 à 1992 (Tab.28). Le mâle dominant de ce secteur est le mâle No10, la plus grande vipère observée sur notre terrain d'étude. Sa longueur totale est de 67.5 cm en 1988 et 70 cm en 1992. En 1988, 1989 et 1991, ce mâle a partagé le même abri d'hiver que le mâle No 9, plus petit, mesurant 59 cm en 1988 et 61 cm en 1992. Comme nous l'avons déjà mentionné plus haut, le mâle 10 passa l'hiver 89-90 dans un tout autre site, dans le secteur A. Le 11 avril 1991, nous avons assisté à plusieurs interactions entre ces deux mâles et une femelle reproductrice: de 11h00 à 13h30, nous avons observé les ébauches de 5 combats entre ces deux mâles. A chaque rencontre, le mâle 9 s'enfuyait sans vraiment combattre, connaissant son adversaire. Cela ne l'a pas empêché de s'accoupler avec la femelle à 12h30, le mâle 10 s'accouplant avec cette même femelle à 13h10. A 16h45, le mâle 9 et la femelle étaient cachés sous une pierre alors que le mâle 10 mettait en fuite le mâle 64, inconnu jusqu'ici, après un combat qui dura plusieurs minutes.

La dispersion estivale des mâles qui passent l'hiver dans ce secteur se fait dans deux directions différentes: certains se déplacent vers le Sud-Ouest et gagnent des murgiers disséminés dans le pâturage (mâle No10, 14, 61, 62, 63, 73), alors que d'autres traversent le torrent vers le nord-est et colonisent des pâturages frais et humides, envahis localement par *Petasites hybridus* (mâle No 17, 27, 30, 53). (Fig. 46) . En plus de ces

mâles bien connus, nous avons marqué plusieurs individus dont les espaces vitaux étaient en marge du secteur étudié. Il s'agissait soit de mâles en quête d'une partenaire sexuelle (mâles No 26n, 64n, 67n) ou en quête de proies (mâles No 24, 29, 56), soit de jeunes mâles inconnus (mâles No 11n, 42m, 59m, 74n).

Sexe	No	Coloration
M	9	m
M	10	m
M	14	n
M	17	n
M	27	n
M	30	n
M	52	m
M	53	m
M	61	n
M	62	n
M	63	m
M	73	n

Tableau 28: Mâles adultes de *V. aspis* régulièrement observés dans le secteur B

7.3.6.4. *Vipera aspis* femelles

7.3.6.4.1. Secteur A

Comme pour les femelles péliades, l'observation des femelles aspics est irrégulière en raison de leur cycle sexuel pluriannuel qui modifie considérablement leur comportement et leurs déplacements. Plusieurs individus n'ont été observés que l'année de leur reproduction, période durant laquelle ces vipères sont peu mobiles et s'exposent davantage à l'extérieur (Fa4m, 16n, 30n, 33n, 37n, 50n, 52n). Les espaces vitaux de 7 femelles chevauchent largement l'espace vital du mâle 25, ceux de 7 autres femelles celui du mâle 32 et ceux de 3 femelles celui du mâle 4 (Tab. 25 et Fig. 49). Comme chez les mâles de *V. aspis*, les déplacements saisonniers entre un site d'hiver et un site d'été sont moins marqués que chez *V. berus*. L'espace vital de la plupart des femelles est entièrement compris dans la zone à Calamagrostis des sous-secteurs 2, 4 et 5. L'année de leur reproduction, les femelles exploitent essentiellement le sous-secteur 5 (669 observations), mieux ensoleillé que le sous-secteur 4 (88 observations). Au contraire, les femelles non reproductrices exploitent indifféremment ces deux sous-secteurs (resp. 40 et 48 observations) (Tab.29). Parmi les 88 observations de femelles reproductrices dans le sous-secteur 4, 82 ont été réalisées en mai, juin et juillet, pendant la période d'alimentation de ces femelles, avant l'ovulation et en début de gestation. Pour la majorité des femelles, le site d'hivernage varie d'une année à l'autre suivant qu'elles se reproduisent ou non.

Sect.	Fanr	Fbnr	Far	Fbr	Ma	Mb	Juva	Juvb	Juva	Juvb	Total
							< 40	< 40	< 30	< 30	
1	36	94	1	54	2	215	2	26	2	22	430
2	47	49	32	264	204	121	8	51	7	33	776
3	0	19	0	41	0	136	3	12	3	12	211
4	40	15	88	46	164	19	37	8	36	7	417
5	48	6	669	101	255	23	90	15	56	10	1207
6	5	2	15	24	13	3	3	2	3	1	67
7	68	26	155	18	185	53	30	3	24	1	538
8	2	0	0	2	2	0	0	1	0	1	7
Année											
1988	29	21	100	51	86	30	16	20	14	12	353
1989	36	23	460	254	187	45	39	30	20	20	1074
1990	53	94	202	111	190	193	26	34	12	25	903
1991	103	58	157	104	312	267	70	26	64	22	1097
1992	21	15	29	25	43	34	22	8	21	8	197
1993	4	0	12	5	7	1	0	0	0	0	29
Total	246	211	960	550	825	570	173	118	131	87	3653

Tableau 29: Nombre d'observations des différentes catégories de vipères dans les différents secteur d'une part (voir figure 4 pour leur localisation), les différentes années d'autre part. F = Femelle, M = Mâle, a = aspis, b = berus, r = reproductrice, nr = non reproductrice, Juv = juvénile, < 40 = < 40 cm de longueur totale.

Les sites de gestation de 25 femelles sont situés dans la partie basse du secteur A, dans les sous-secteurs 4 et 5, sur la rive gauche du torrent (G1' sur Fig. 35). Seules 3 de ces femelles ont temporairement occupé la rive droite du torrent (G1 sur Fig. 35). De 1988 à 1993, G1' abrite chaque année en moyenne 5.2 femelles (Tab. 27). 5 femelles reproductrices ont été observées deux années différentes.

Les sites de gestation de 9 femelles se trouvent dans la partie haute du secteur A, sur la rive gauche du torrent, dans le sous-secteur 6 (G2' sur Fig. 35).

Les sites de gestation des femelles aspics présentent les mêmes caractéristiques que ceux des femelles péliades et plusieurs points d'observation (quadrats de 5 m sur 5 m) étaient occupés par les deux espèces (Tab.30). D'une manière générale, on constate que les sites de gestation de *V. berus* sont situés de part et d'autre du torrent, alors que ceux des aspics se trouvent uniquement sur sa rive gauche (Tab.26). Les trois femelles de *V. aspis* observées en G1 (Fig. 35), sur la rive droite, ne l'ont été qu'occasionnellement et pour une durée limitée de leur gestation. Les points d'observation T.55 et T.90, centres de gravité des sites de gestation G1 et G1' resp. (Fig. 35), sont remarquables. Situés de part et d'autre du torrent, à 20 mètres l'un de l'autre, leur

structure et leur exposition sont très semblables et seul leur ensoleillement théorique diffère quelque peu (Fig. 35). T.90, sur la rive gauche, a abrité 18 femelles aspics, dont 4 deux années différentes, ainsi que 3 femelles péliades, dont une deux années différentes. T.55, sur la rive droite, a abrité 8 femelles péliades différentes, dont 2 deux années différentes et 1 trois années différentes, ainsi que temporairement une femelle aspic. En 1989, T.90 abritait simultanément 6 femelles aspics et 1 femelle péliade, et T.55 deux femelles péliades. Cet exemple relève la répartition parapatrique locale des femelles reproductrices des deux espèces, parapatrie accentuée par la présence du torrent. Le point T.90 a fait l'objet de 395 observations de femelles aspics reproductrices, ce qui représente 41.2% du total des observations de cette catégorie de vipères (N = 960, 79 points d'observation). Le même phénomène est observé pour les femelles péliades reproductrices au point T.55 (Chap.7.3.6.2.1).

T No	Fag No	n	Fbg No	n	N
6	11, 30	2	17, 31, 35, 37	4	6
13	21, 26, 30	3	20, 38	2	5
46	6, 15, 19, 23, 34	5	2	1	6
47	16, 19, 21, 22, 23, 32, 34, 91	8	8	1	9
52	19, 30, 34	3	14, 29	2	5
55	11	1	8, 10, 17, 23, 30, 35, 37, 47	8	9
75	33, 77	2	34	1	3
90	4, 6, 11, 16, 21, 22, 23, 26, 27, 30, 32, 33, 43, 50, 52, 81, 91, 98	18	29, 31, 39	3	21
97	11	1	23, 34	2	3
99	21	1	20, 22, 29, 34	4	5
116	28, 48, 86, 96	4	5, 25, 61	3	7
133	38, 48	2	5	1	3
151	30	1	19, 54	2	3
167	42	1	5, 28, 62	3	4
183	23	1	19, 20, 31	3	4
192	23, 34	2	29	1	3

Tableau 30: Femelles gravides de *V. aspis* (Fag) et de *V. berus* (Fbg) ayant partagé un même point d'observations (T No = Numéro du point d'observation correspondant à un quadrat de 5 m sur 5 m).

Les sites de gestation situés dans la partie haute du secteur A (Sous- sect. 6) sont moins bien connus en raison de nos visites moins régulières (G2' sur la Fig. 35). Trois points d'observation étaient mixtes et nous y avons observé 6 aspics et 5 péliades (T.116, 133 et 167 sur le tableau 30). Nous avons encore observé 1 péliade et 3 aspics en trois points différents dans le même secteur (T.136, 299, 206).

La femelle aspic 6 a été observée chaque année de 1988 à 1991 (Fig. 50). Son EV est entièrement compris dans la zone à Calamagrostis. L'année de sa reproduction, en 1990, elle quitte son site d'hiver à la fin avril et gagne le sous-secteur 5 où elle est régulièrement observée jusqu'à la fin juin. Du 1er juillet au 24 octobre, elle occupe à nouveau son site d'hiver et ne se déplace pratiquement plus, même après sa mise bas précoce, en début octobre. Suivi par télémétrie dès le 12 juin 1991, elle demeure dans le sous-secteur 4 du 18 juillet au 9 septembre, et regagne son site d'hiver le 18 septembre. L'EV et les déplacements de la femelle 15 sont identiques à ceux de la femelle 6.

La femelle 11, dont l'EV comprend essentiellement la rive droite du torrent (Fig. 49), occupe, en fin de gestation, le même site que les autres femelles du secteur A, sur la rive gauche du torrent (G1' sur Fig. 35). Les femelles 22 et 23 exploitent indifféremment les rives droites et gauches du torrent (Fig. 51). Le cas de la femelle 23 est particulièrement intéressant car c'est la seule vipère aspic qui exploite régulièrement le sous-secteur 1. Son EV recoupe largement l'EV du Mb5 et ses déplacements sont proches de ceux de la femelle péliade No29. Ces deux individus ont les mêmes sites de nutrition (Molinion), d'hivernage et de gestation. L'année de leur reproduction, ces femelles quittent les sous-secteurs 1 ou 2 (rive droite du torrent) pour gagner leur site de gestation commun (G1') sur l'autre rive où elles sont observées côte-à-côte du 18.7 au 10.9.89 (Fig. 44b et Fig. 52). En 1991, ces deux femelles exploitent une prairie humide. Cet exemple tend à démontrer que l'exploitation spatio-temporelle du milieu est très semblable chez les deux espèces lorsque les habitats sont les mêmes.

L'EV et les déplacements des femelles 21 et 26 sont très similaires. La femelle 21 s'accouple avec le mâle 10 à sa sortie d'hivernage (H2), le 31 mars 1990. Le 30 mai, elle a gagné son site de gestation G1' (T.90) qu'elle ne quitte plus jusqu'à sa parturition, durant la deuxième quinzaine d'octobre. Cette femelle passe les hivers 87-88, 89-90 et 91-92 au H2. A nouveau gestante en 1993, elle occupe le même site de gestation qu'en 1990 (G1'). La femelle 26 passe l'hiver 88-89 au H2, où elle s'accouple avec le mâle 6 le 7 avril 1989, en présence de deux autres mâles (No4 et 13). Elle occupe G1' (T.90) dès le 27 mai, et met au monde ses jeunes dans ce même site, le 13 octobre, où elle passera l'hiver (Fig. 53). Le 18 septembre 1991, cette femelle en pleine activité trophique est courtisée par les mâles No 75 et 31. Elle passe l'hiver 91-92 au H2 et s'y accouple avec le mâle 31 le 21 avril, en présence du mâle 75.

Les déplacements des femelles reproductrices des deux espèces se réduisent fortement dès les mois de juin ou juillet, en début de gestation; les vipères occupent

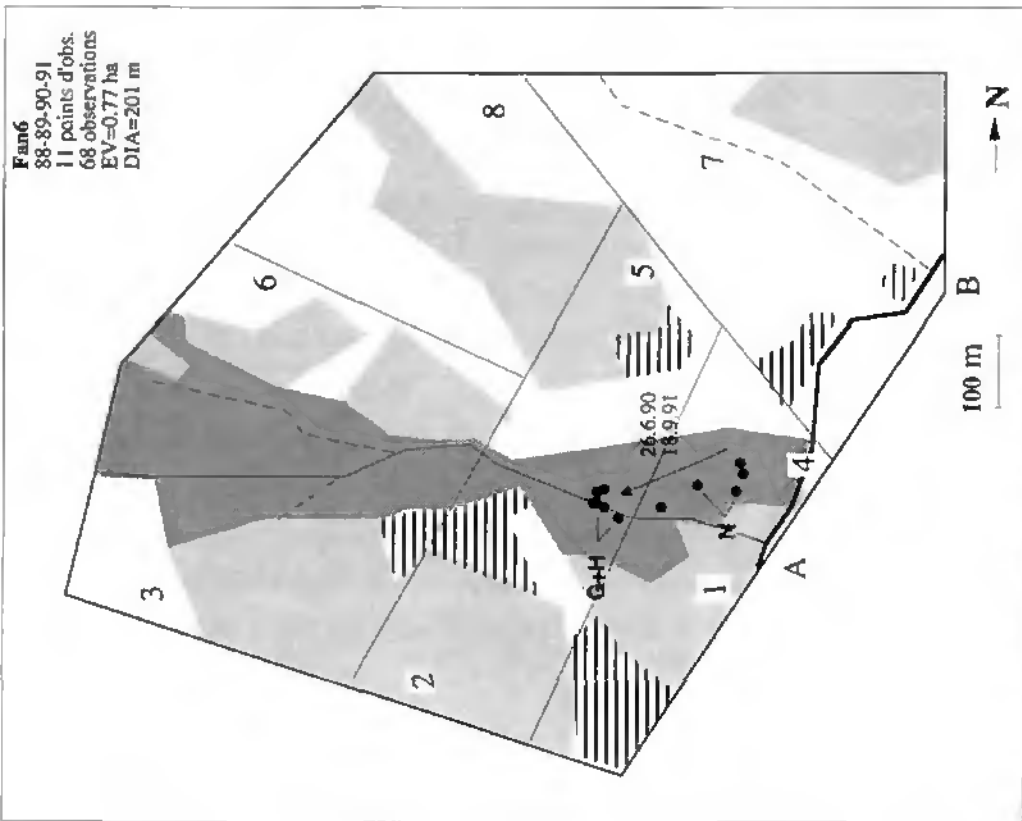


Figure 50: Déplacements saisonniers de la femelle *V. aspis* normale No6. Observée chaque année de 1988 à 1991, cette femelle se reproduit en 1990 et nous la suivons par télémétrie en 1991. L'année de sa reproduction, elle quitte son site de nutrition (N) à la fin-juin pour gagner son site de gestation (G) et d'hivernage (H). En 1991, non reproductrice, elle ne regagne son site d'hivernage que le 18 septembre.

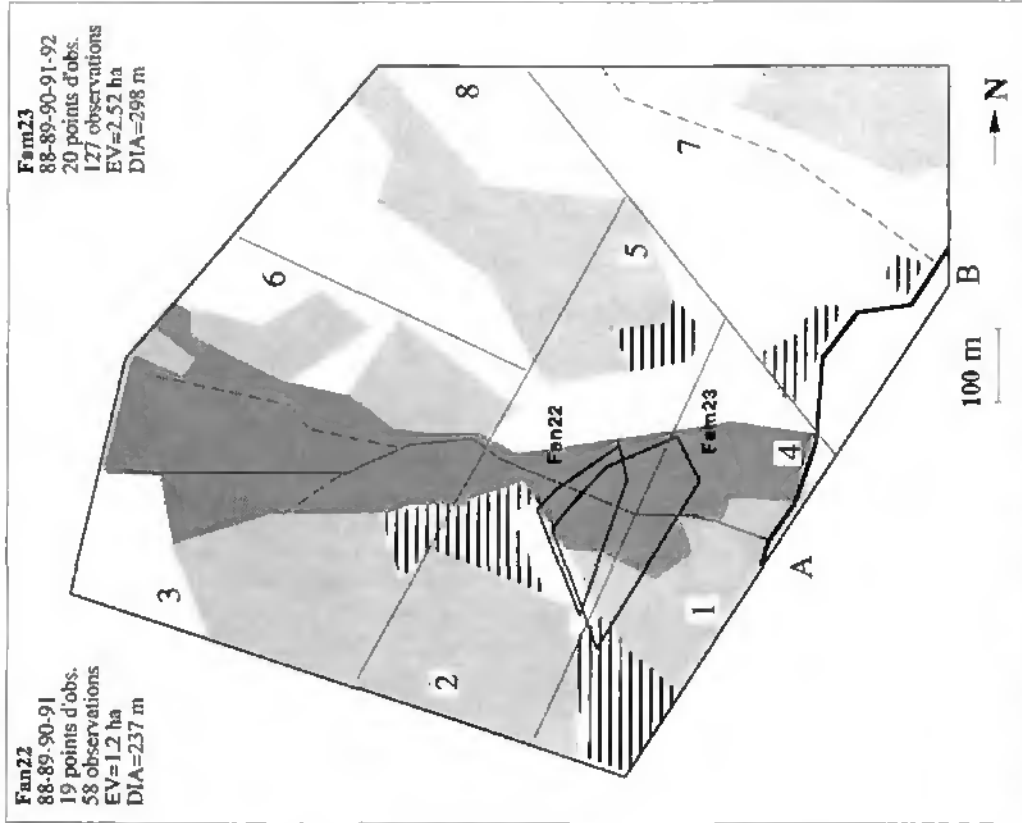


Figure 51: Espaces viraux de deux femelles *V. aspis* observées sur les deux rives du torrent. Fam22 a été observée chaque année de 1988 à 1991. Elle se reproduit en 1991 et est suivie par télémétrie en 1990. Fam23 est observée chaque année de 1988 à 1992. Elle se reproduit en 1989 et 1992 et est suivie par télémétrie en 1991.

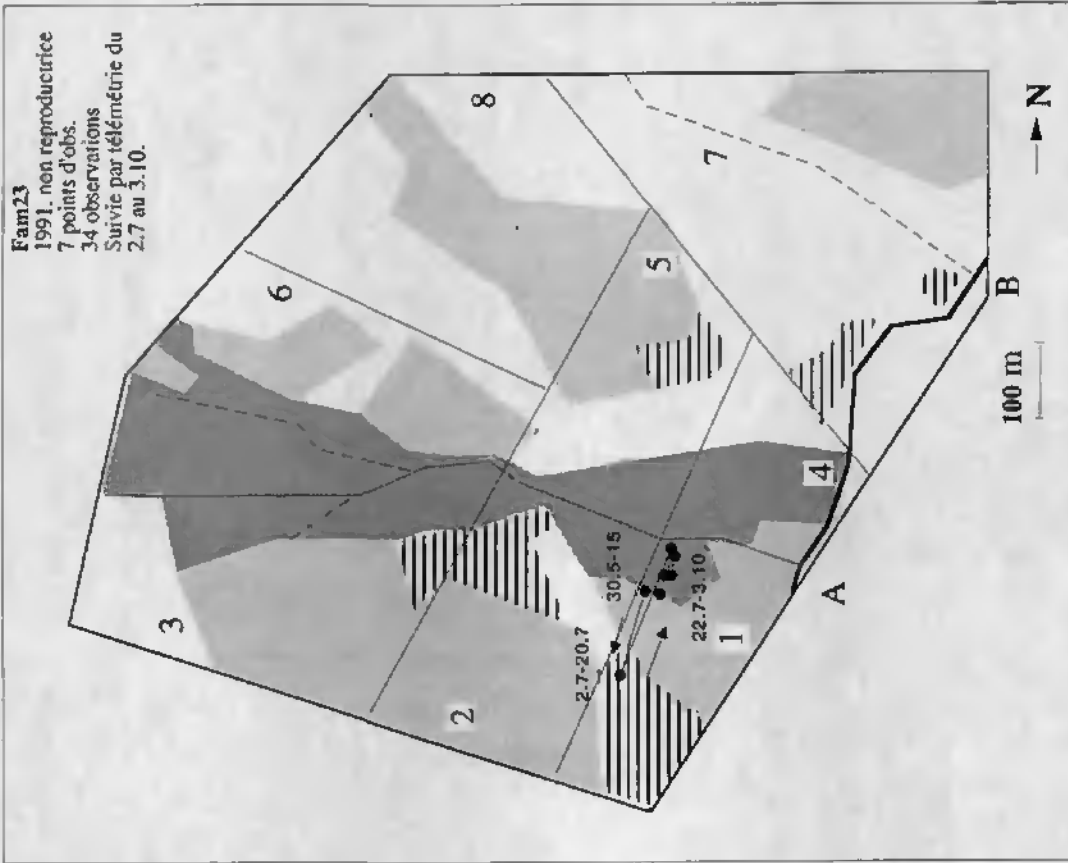


Figure 52b: Déplacements de la femelle *V. aspis* mélanique No23 en 1991. Comme la femelle *V. berus* No29 (Fig.44d), cette vipère exploite momentanément une prairie humide et consomme des grenouilles.

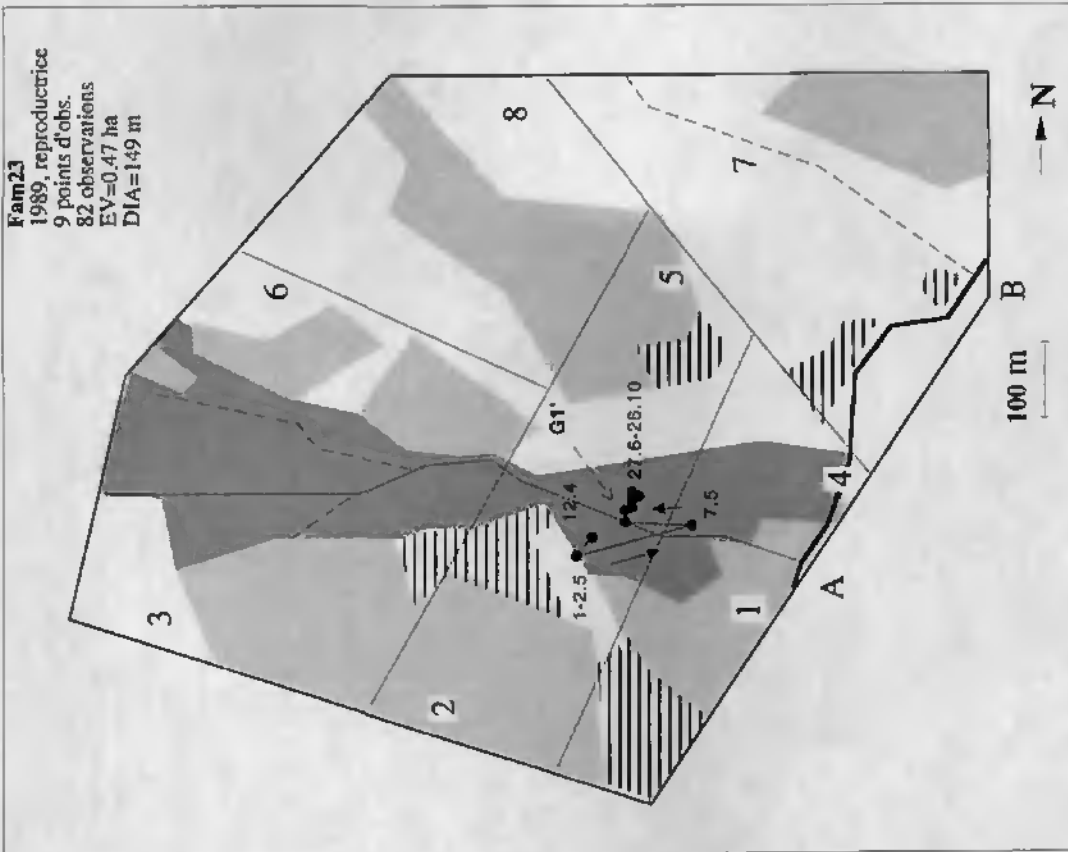


Figure 52a: Déplacements de la femelle *V. aspis* mélanique No23 en 1989, année de sa reproduction. Cette femelle occupe son site de gestation (G1') du 27.8 au 26.10, en compagnie de la femelle *V. berus* normale No29 du 18.7 au 10.9 (Fig.44b).

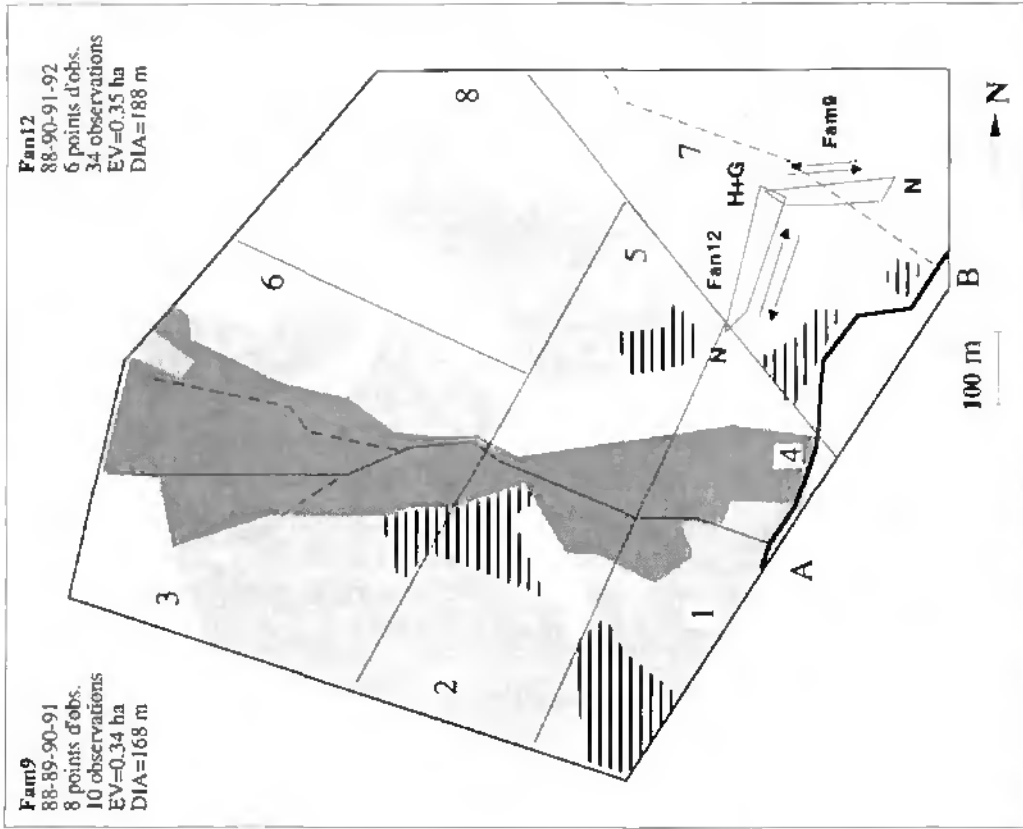


Figure 54: Espaces vitaux de deux femelles *V. aspis* du secteur B dont les sites d'hiver et de gestation sont les mêmes, à l'inverse de leurs sites de nutrition. Ces deux femelles sont gestantes en 1990.

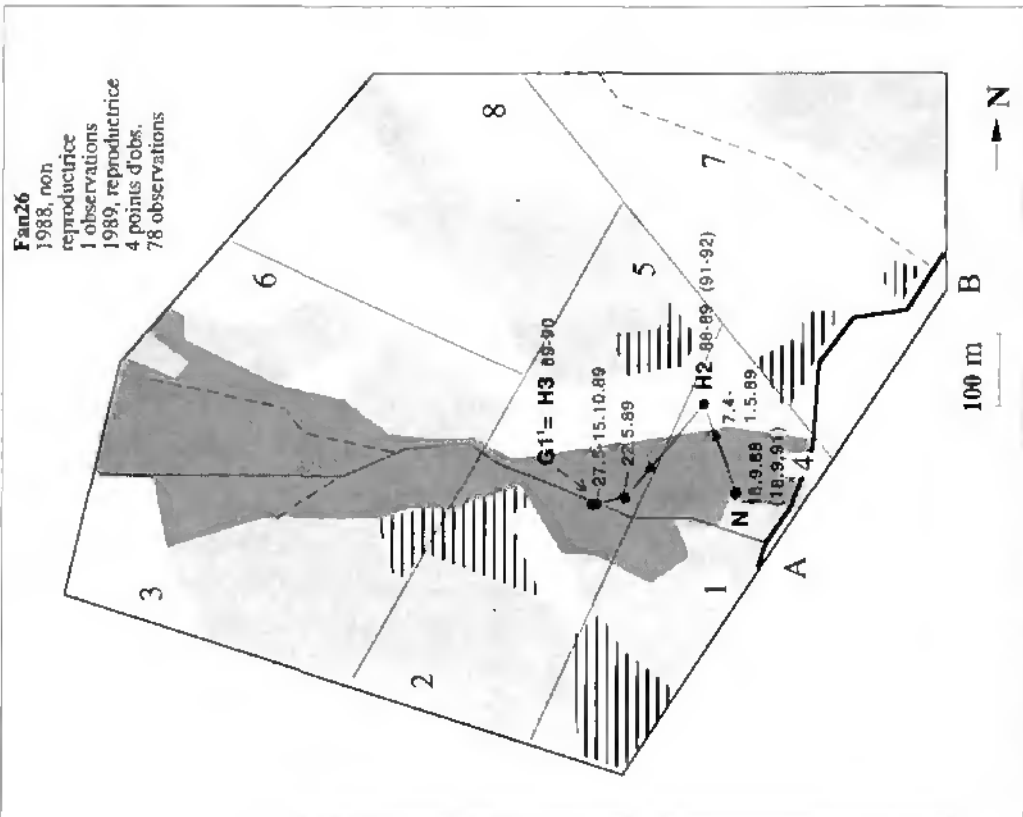


Figure 53: La femelle *V. aspis* normale No 26, non gravide en 1988, quitta son site de nutrition (N) après le 18 septembre et passa l'hiver 88-89 en H2. Reproductrice en 1989, elle s'accouple dès sa sortie d'hivernage et gagne son site de gestation (G1) au mois de mai. Elle y met au monde ses jeunes et passe l'hiver 89-90 en H3. Le 18.9.91, elle est courtisée par 2 mâles dans son site de nutrition et passe l'hiver 91-92 en H2 où elle s'accouple le 21 avril 1992

Fbg No	Dates	Fbg No	Dates
6	30.6.1990	2	22.7.1989
9	30.5.1990	6	24.6.1991
11	10.6.1988	8	26.6.1988
12	30.5.1990		30.6.1991
15	11.7.1988	10	27.6.1989
16	9.6.1988	14	10.6.1988
	30.5.1991	17	27.6.1989
17	9.6.1988	23	13.7.1990
18	9.6.1988	29	18.7.1989
19	19.6.1988	30	23.7.1992
21	30.5.1990	31	23.7.1992
22	1.6.1991	34	8.7.1989
23	27.6.1989	35	23.6.1989
26	27.5.1989		30.6.1991
27	11.6.1989	37	15.7.1990
30	20.5.1989	47	13.7.1991
32	18.5.1989		
52	27.5.1990		
91	21.5.1992		

Tableau 31: Dates d'arrivée dans les sites de gestation pour quelques femelles reproductrices, déterminées lors des prospections de routine et par télémétrie.

alors les sites les plus favorables pour la thermorégulation. (Tab. 31). La femelle aspice No30 fait exception et change à plusieurs reprises de sites de gestation. Présente au T.90 dès le 20 mai 1989, cette femelle quitte ce site le 25 juin pour gagner un autre site qu'elle fréquente du 3 au 28 juillet. Du 5 août au 6 septembre, elle occupe à nouveau T.90, puis regagne son site d'hivernage où elle met au monde ses jeunes le 11 octobre et demeure à l'extérieur jusqu'au 31 octobre. Cette femelle a parcouru 312 m au mois de mai et 379 m durant les mois de juillet et août.

7.3.6.4.2. Secteur B

En moyenne 4.8 femelles reproductrices ont fréquenté ce secteur chaque année de 1988 à 1993. Il s'agit de 27 individus différents, dont deux se sont reproduits à deux reprises durant cette période (Tab.27). Le site de gestation principal (G3 sur Fig. 35) est constitué d'habitats pierreux et bien ensoleillés, proches des points d'hivernage. Les années où elles ne se reproduisent pas, ces femelles exploitent également des milieux plus frais et leurs domaines de chasse chevauchent ceux des mâles de ce secteur. Certaines femelles se déplacent vers le Sud-Ouest (F12, 29, 64) d'autres vers le nord-est (F9, 17, 25, 54) (Fig. 54).

7.3.6.5. Comparaison interspécifique

D'une manière générale, les vipères mâles des deux espèces sont fidèles, d'une année à l'autre, à un même site d'hivernage. Toutefois, suivant la localisation, en automne, des femelles aspices attractives, les mâles de cette espèce peuvent changer de sites d'hivernage.

En raison de leur cycle sexuel pluriannuel, les femelles des deux espèces ne sont pas toujours fidèles à un même site d'hivernage. L'année de leur reproduction, elles passent l'hiver non loin des sites de gestation, ce qui n'est souvent pas le cas les autres années. La fidélité des femelles gravides à un même site de gestation semble plus marquée.

Malgré le recoupement de certains sites de gestation, la distribution parapatrique locale des deux espèces est bien marquée également pour les femelles reproductrices.

Dans le secteur A, il n'y a pas de sites d'hivernage mixtes entre les mâles des deux espèces. Les sites d'hivernage principaux de *V. berus* sont situés dans les secteurs 1 et 3, sur la rive droite du torrent, ceux de *V. aspis* dans les sous-secteurs 2, 4 et 5, sur les rives droites et gauches du torrent.

Le secteur B, plus homogène dans sa structure que le secteur A, n'abrite que très peu de *V. berus* dont les sites d'hivernage, les sites de gestation et les déplacements se confondent avec ceux de *V. aspis*.

D'une manière générale, les déplacements saisonniers paraissent plus marqués chez *V. berus* que chez *V. aspis*, ce qui semble dû aux différences d'habitats occupés par les deux espèces. Lorsque ces habitats sont les mêmes, comme c'est le cas pour la femelle *V. berus* No 29 et la femelle *V. aspis* No 23 dans le secteur A, et pour les vipères du secteur B, il n'y a guère de différence entre les deux espèces.

7.3.6.6. Déplacement des vipères et abondance des proies

L'abondance locale des petits mammifères-proies (Fig. 34) permet d'expliquer certains déplacements de vipères en quête de nourriture. Le mâle *berus* No 5 et les vipères dont l'EV est similaire (Fig. 40, 44, 52) quittent la zone à *Calamagrostis* pour gagner la lisière du Molinion, beaucoup plus riche en Pit.-Mic et en *Sorex*. Il en est de même pour les déplacements verticaux de la femelle *aspic* No 6 (sect.A) et du mâle *aspic* No 30 (sect.B) (Fig. 46, 50).

7.3.6.7. Dimension des espaces vitaux

Pour l'ensemble des vipères, il existe une corrélation très significative entre la surface de l'espace vital (EV) et la distance séparant les deux points d'observation les plus éloignés (DIA) ($p < 0.0001$) (Fig. 55 et Tab.32). Que l'on considère l'ensemble des données ou les catégories de vipères prises séparément, il n'y a pas de corrélation significative entre le nombre d'observations d'une part, la surface de l'EV ou le DIA d'autre part ($p > 0.05$) (Fig. 56).

7.3.6.7.1. Comparaison interspécifique

D'une manière générale, l'EV et le DIA des mâles et des femelles de *V. berus* sont plus grands que ceux des mâles et des femelles de *V. aspis* ($p < 0.005$ dans tous les cas). Il

	Moy.	E.-type	N	Min.	Max.
<i>V. aspis</i>					
EV (ha)					
Fem.	0.64	0.59	17	0.12	2.52
Fem. repr.	0.21	0.43	22	0.001	2.05
Fem. sect.A	0.77	0.68	11	0.25	2.52
Fem. sect.B	0.39	0.27	6	0.12	0.89
Fem. mél.	0.53	0.67	11	0.12	2.52
Fem. norm..	0.83	0.36	6	0.29	1.24
Mâles	1.01	0.80	29	0.12	2.82
Mâles sect.A	1.10	0.81	18	0.2	2.82
Mâles sect.B	0.86	0.80	11	0.12	2.68
Mâles mél.	1.24	1.04	12	0.12	2.82
Mâles norm.	0.85	0.55	17	0.2	2.12
Mâles + Fem.	0.87	0.74	46	0.12	2.82
DIA (m)					
Fem.	173.57	49.08	21	93	298
Fem. repr.	81.83	67.66	23	15	290
Fem. sect.A	186.00	52.48	13	117	298
Fem. sect.B	153.38	37.55	8	93	196
Fem. mél.	160.54	53.21	13	93	298
Fem. norm..	194.75	34.66	8	132	237
Mâles	228.03	135.62	30	108	700
Mâles sect.A	217.44	128.57	18	125	700
Mâles sect.B	243.92	149.95	12	108	529
Mâles mél.	270.75	163.20	12	108	700
Mâles norm.	199.56	109.53	18	115	529
Mâles + Fem.	205.61	111.19	51	93	700
<i>V. berus</i>					
EV (ha)					
Fem.	1.92	0.97	8	1.04	3.83
Fem. repr.	0.61	1.13	12	0.01	4.04
Fem. mél.	1.58	0.71	4	1.04	2.54
Fem. norm..	2.26	1.18	4	1.24	3.83
Mâles	2.97	2.20	10	1.05	7.61
Mâles (No5)	1.67	0.64	5	1.05	2.54
Mâles (No2)	4.27	2.50	5	1.19	7.61
Mâles mél.	4.13	2.17	6	2.03	7.61
Mâles norm.	1.25	0.30	4	1.05	1.68
Mâles + Fem.	2.50	1.80	18	1.04	7.61
DIA (m)					
Fem.	308.89	92.64	9	198	421
Fem. repr.	116.67	130.50	12	10	495
Fem. mél.	322.50	107.50	4	227	421
Fem. norm..	298.00	90.36	5	198	405
Mâles	341.10	120.92	10	185	540
Mâles (No5)	240.80	44.56	5	185	289
Mâles (No2)	441.40	75.90	5	332	540
Mâles mél.	375.33	113.07	6	235	540
Mâles norm.	289.75	129.20	4	185	472
Mâles + Fem.	325.84	106.76	19	185	540

Tableau 32: Dimension des espaces vitaux (EV) et distance séparant les deux points d'observation les plus éloignés (DIA) pour les différentes catégories de vipères (F = femelle, M = mâle, a = aspis, b = berus, r = reproductrice, m = mélanique, n = normal)

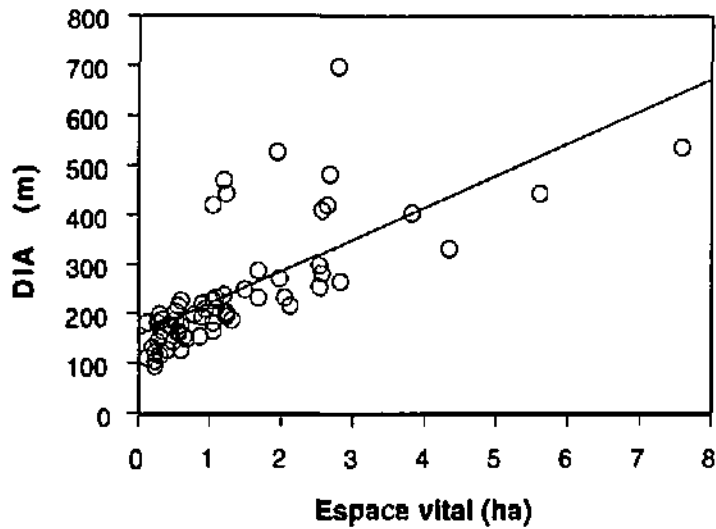


Figure 55: Corrélation entre la surface de l'espace vital et la distance séparant les deux points d'observation les plus éloignés (DIA) pour l'ensemble des vipères. $Rho = 0.842$, $z = 6.682$, $p < 0.0001$.

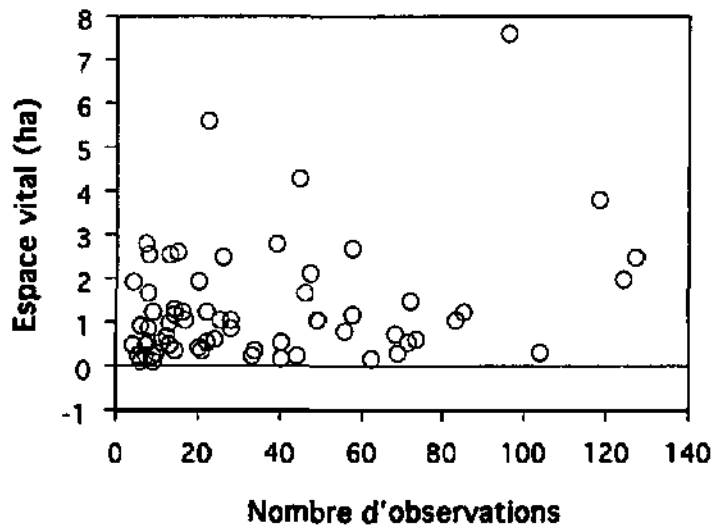


Figure 56: Corrélation entre le nombre total d'observations par individu et la surface calculée de l'espace vital des vipères. $Rho = 0.222$, $z = 1.761$, $p = 0.0783$.

n'y a par contre pas de différence significative entre les femelles des deux espèces l'année de leur reproduction ($p > 0.2$ dans tous les cas).

7.3.6.7.2. Comparaison intraspécifique

L'année de leur reproduction, les femelles des deux espèces sont moins mobiles que les autres femelles et que les mâles (pour EV et DIA, $p < 0.005$ dans tous les cas).

Il n'y a pas de différence significative de DIA et de EV entre les mâles et les femelles non reproductrices chez les deux espèces ($p > 0.05$). Il existe cependant des

différences notables entre les individus. Par exemple, les mâles de *V. berus* occupant le site d'hivernage H(Mbm2) (Fig. 38) paraissent plus mobiles que ceux liés au site d'hivernage H(Mbm5) ($p = 0.009$ pour DIA et 0.0472 pour EV). L'ampleur des déplacements des vipères aspics des secteurs A et B ne diffère pas significativement (pour DIA et EV, $p > 0.1$ dans tous les cas). Chez *V. aspis*, les femelles normales sont plus mobiles que les mélaniques ($p < 0.05$ pour EV et DIA), alors que la tendance inverse est observée chez les mâles dont les mélaniques paraissent plus mobiles ($p = 0.027$ pour DIA). Chez ces derniers, la différence n'est plus significative si l'on omet le mâle mélanique No34 (Fig. 48), dont les déplacements sont exceptionnellement élevés. Chez les femelles de *V. berus*, il n'y a pas de différence significative entre les deux phénotypes (pour EV et DIA, $p > 0.1$), alors que l'EV des mâles mélaniques est plus grand ($p = 0.01$).

7.3.7. Analyse comparative de l'habitat

7.3.7.1. Comparaison en mode univarié

La comparaison des points d'observation des deux espèces seules pour chacune des variables prises séparément montre qu'il existe des différences plus marquées en situation de parapatrie locale (zone de contact) (AS1 - BE1) qu'en situation de parapatrie régionale (AS2 - BE2) (Tab. 33 et 34).

Variables	AS1		BE1		AS2		BE2		ASBE	
	Moy.	E-type	Moy.	E-type	Moy.	E-type	Moy.	E-type	Moy.	E-type
Altitude	1461	44.78	1537	88.72	1425	272.8	1691	154.1	1451	24.28
% herbe	49.5	20.12	71	24.42	42.5	17.05	34.5	12.76	53	18.09
Haut. herbe	25.5	7.76	39.25	9.9	33	12.5	24.75	6.78	34.5	15.38
% huisson	16	11.87	8.5	6.51	22.25	14	19.25	18.87	12	6.15
% arbuste	36.25	22.41	31.5	22.54	16.75	13.69	16	16.11	32	15.42
% arbre	7	12.81	27.75	21.67	12	14.45	2.25	4.99	9	8.52
% pierre	41	22.45	6.75	11.15	55	17.39	62.75	17.28	39.5	18.84
Lumière	6.01	0.5	5.95	0.81	5.64	0.56	6.31	0.85	5.98	0.46
Température	3.9	0.35	3.87	0.38	4.49	0.62	3.95	0.34	3.81	0.37
Humidité	5.17	0.33	5.94	0.93	4.96	0.71	4.77	0.65	5.64	0.44

Tableau 33: Moyennes et écarts-types des 10 variables d'habitat caractérisant 20 points d'observation de *V. aspis* seule en zone de contact (AS1) (situation de parapatrie locale), 20 points de *V. berus* seule en zone de contact (BE1), 20 points de *V. aspis* et *V. berus* en zone de contact (ASBE), 20 points de *V. aspis* en situation de parapatrie régionale (AS2), et 20 points de *V. berus* en situation de parapatrie régionale (BE2).

Variables	AS1-BE1	AS2-BE2	AS1-ASBE	BE1-ASBE	AS1-AS2	BE1-BE2
	p	p	p	p	p	p
Altitude	<u>0.0022</u>	<u>0.0002</u>	0.8924	<u>0.0021</u>	0.0496	<u>0.0020</u>
% herbe	<u>0.0049</u>	0.1708	0.5518	0.0138	0.2586	<u>0.0000</u>
Haut. herbe	<u>0.0001</u>	0.0182	0.0425	0.0764	0.0374	<u>0.0000</u>
% buisson	0.0209	0.2866	0.3040	0.1046	0.1132	0.0451
% arbuste	0.4775	0.7820	0.6168	0.6168	0.0052	0.0260
% arbre	<u>0.0002</u>	0.0169	0.1478	<u>0.0012</u>	0.2642	<u>0.0000</u>
% pierre	<u>0.0000</u>	0.1059	0.8604	<u>0.0001</u>	0.0440	<u>0.0000</u>
Lumière	0.4968	0.0077	0.9461	0.2853	0.0437	0.1095
Température	0.6631	<u>0.0024</u>	0.4407	0.6949	<u>0.0016</u>	0.4000
Humidité	<u>0.0022</u>	0.4483	<u>0.0012</u>	0.5162	0.1673	<u>0.0001</u>

Tableau 34: Test de Mann-Whitney des différences entre les valeurs moyennes des échantillons présentés dans le tableau 33. Le seuil de signification, après la correction de Bonferroni, est $p < 0.005$. Les valeurs significatives sont soulignées. AS1 = 20 points d'observation de *V. aspis* seule en zone de contact (situation de parapatric locale), BE1 = 20 points de *V. berus* seule en zone de contact, ASBE = 20 points de *V. aspis* et *V. berus* en zone de contact, AS2 = 20 points de *V. aspis* en situation de parapatric régionale, BE2 = 20 points de *V. berus* en situation de parapatric régionale.

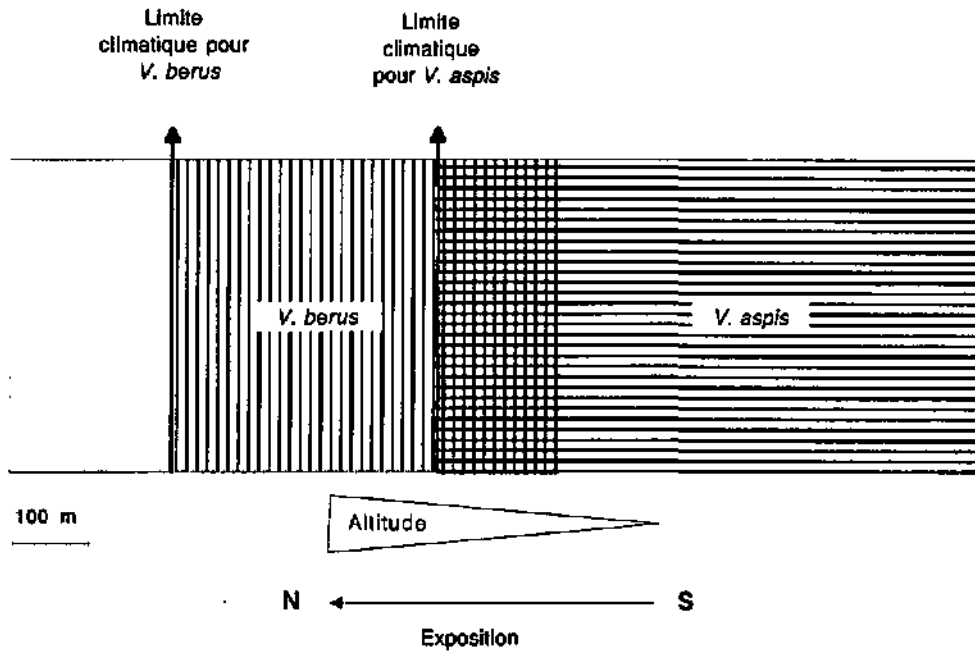
Dans la zone de contact (AS1 - BE1), *V. aspis* occupe des habitats plus riches en pierres que *V. berus*; il n'y a pas de différence pour cette variable en situation de parapatric régionale (AS2 - BE2). La couverture arborescente et la hauteur de la strate herbacée sont significativement supérieures dans les sites à *V. berus* en zone de contact; en situation de parapatric régionale, les différences ne sont pas significatives et les tendances sont inverses; c'est au contraire *V. aspis* qui semble davantage liée au milieu boisé et à une strate herbacée plus élevée. Dans la zone de contact, *V. berus* tend à occuper des sites plus humides et plus herbeux que *V. aspis*, alors qu'aucune différence significative pour ces deux variables n'existe en situation de parapatric régionale. Dans les deux situations, les taux de recouvrement buissonnant et arbustif ne diffèrent pas de manière significative. Les valeurs obtenues pour les variables lumière et température ne permettent pas de distinguer les deux espèces dans la zone de contact. Les différences observées pour ces variables en situation de parapatric régionale pourraient être dues à la grande différence d'altitude entre les stations à *V. berus* et *V. aspis*, ces deux variables étant en effet significativement corrélées avec l'altitude (Annexe 7b).

En résumé, nous pouvons dire qu'en situation de parapatric régionale, les habitats des deux espèces ne diffèrent guère que par l'altitude en moyenne plus élevée des sites à *V. berus*. En situation de parapatric locale, des différences importantes existent quant au taux de recouvrement des pierres et des strates herbacées et arborescentes, et quant à l'humidité du sol. Ce partage des habitats à disposition peut être la conséquence d'une

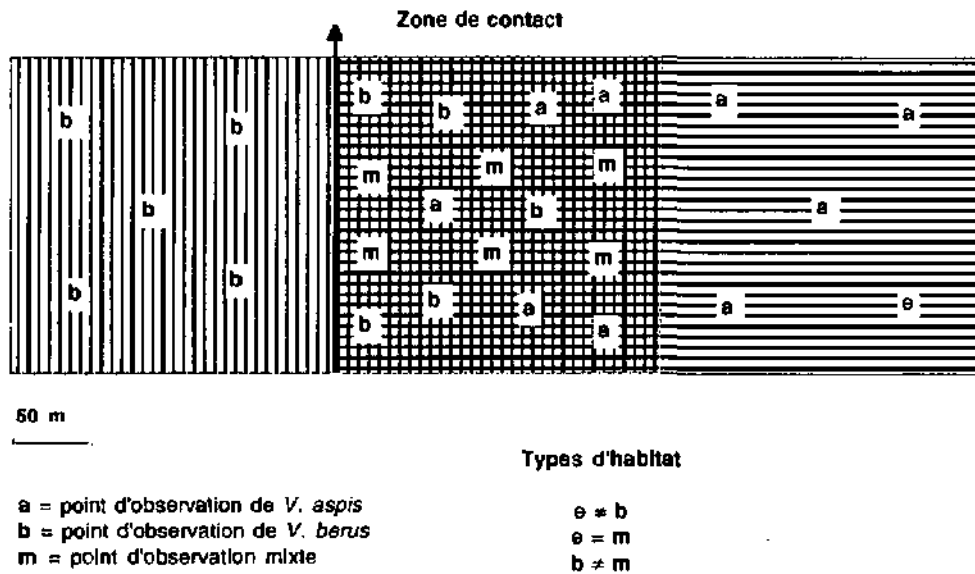
compétition interspécifique et l'on peut se demander quelle espèce tend à repousser l'autre. Pour répondre à cette question, nous avons comparé les habitats occupés simultanément par les deux espèces (ASBE) avec les habitats monospécifiques (AS1 et BE1). On peut en effet s'attendre à ce que l'habitat de l'espèce dominante ne diffère pas ou peu des habitats occupés par les deux espèces et qu'au contraire, l'habitat de l'espèce repoussée en diffère fortement (Fig. 57). Les résultats de cette comparaison, pour les variables prises séparément, sont résumés dans les tableaux 33 et 34. On constate que les habitats à *V. aspis* diffèrent des habitats mixtes par la seule variable Humidité, les habitats à *V. berus* en différant, en plus de l'altitude, par les variables Pierres et Arbres. Les stations mixtes ont donc une structure identique à celle des stations à *V. aspis* et seule l'humidité y est plus élevée. Cela signifie qu'en zone de contact, *V. aspis* semble exclure *V. berus* des sites les plus secs, ouvert et pierreux; une cohabitation partielle ne semble possible que dans les sites les plus humides. *V. aspis*, limitée pour sa reproduction par des facteurs climatiques (voir Chap. 3), paraît incapable de coloniser les habitats forestiers, herbeux et pauvres en pierres, ce qui n'est pas le cas de *V. berus*, présente dans tous les types d'habitats.

Les résultats des comparaisons intraspécifiques des habitats dans la zone de contact et dans les autres stations (AS1 - AS2 et BE1 - BE2), pour les variables prises séparément, sont résumés dans les tableaux 33 et 34. On constate que les habitats de *V. aspis* en zone de contact présentent les mêmes caractéristiques que ceux des autres stations, seule la variable température étant significativement différente. La situation est très différente pour *V. berus*, chez qui plusieurs variables structurales essentielles diffèrent significativement entre les deux groupes, notamment l'importance de la couverture pierreuse et arborescente, et l'humidité. Ces résultats relèvent la grande diversité des types d'habitat pouvant être occupés par *V. berus* dans les Préalpes, à l'inverse de *V. aspis*, plus thermophile et plus dépendante de structures favorables à la thermorégulation. Ils renforcent également notre hypothèse d'une compétition interspécifique dans la zone de contact étudiée conduisant à l'exclusion de *V. berus* des milieux ouverts et pierreux.

Figure 57: Répartition schématique de *V. aspis* et *V. berus* dans la zone de contact étudiée.



Les limites climatiques pour *V. aspis* et *V. berus* sont confirmées par les cycles sexuels des femelles et illustrées, pour la zone de contact, par l'ensoleillement théorique. Pour *V. aspis*, la limite climatique est renforcée par un changement de structure de l'habitat.

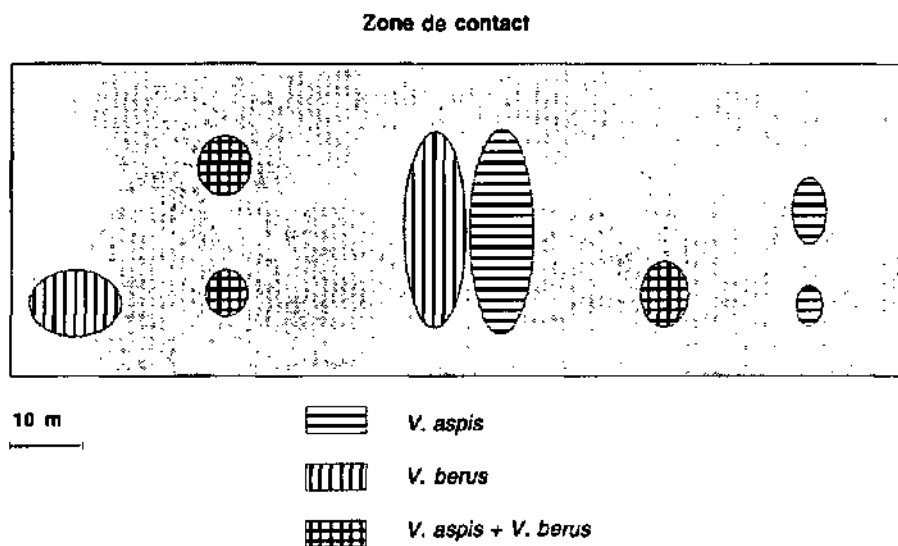


- La structure des points d'observation de *V. aspis* ne diffère pas de celle des points d'observation mixte, ce qui n'est pas le cas pour *V. berus*. Cela signifie que dans la zone de contact, *V. berus* est capable d'occuper les habitats de *V. aspis*, alors que *V. aspis* est incapable d'occuper ceux de *V. berus*.

- Dans la zone de contact, la structure des habitats, notamment la couverture pierreuse et la couverture arborescente, joue un rôle important, car elle accentue les différences microclimatiques

- La cohabitation partielle dans la zone de contact est possible car le milieu est très hétérogène et permet un partage des habitats à disposition

Figure 57 (suite): Répartition schématique de *V. aspis* et *V. berus* dans la zone de contact étudiée.



A petite échelle, la parapatric est très marquée et les deux espèces sont rarement syntopiques. Cela se manifeste clairement au niveau des sites de gestation et des sites d'hivernage.

7.3.7.2. Comparaison en mode multivarié

La représentation graphique de l'analyse canonique discriminante illustre bien l'ampleur des différences et des similitudes entre les 5 échantillons d'habitats (Fig. 58, 59 et 60). En situation de parapatricie locale, les habitats de *V. aspis* (AS1) et de *V. berus* (BE1) diffèrent de façon très significative. En situation de parapatricie régionale au contraire, les habitats des deux espèces (AS2 et BE2) sont très semblables (Tab. 35). Dans la zone de contact, les points d'observations mixtes (ASBE) ne se différencient pas des points d'observation à *V. aspis*, alors qu'ils diffèrent des points d'observation à *V. berus*. En situation de parapatricie régionale, les différences intraspécifiques d'habitat sont significatives.

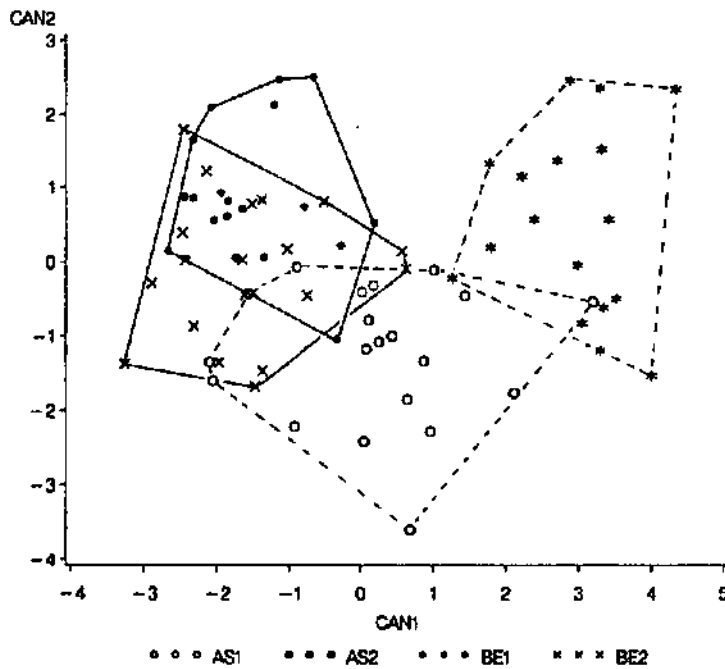


Figure 58: Représentation graphique de l'analyse canonique discriminante pour la comparaison des habitats de *V. aspis* et de *V. berus* en zone de contact (resp. AS1 et BE1) et en situation de parapatricie régionale ou allopatricie (resp. AS2 et BE2). Ce graphe illustre le partage des habitats entre les deux espèces en zone de contact et la similitude des habitats occupés par les deux espèces lorsqu'elles ne sont pas directement en contact.

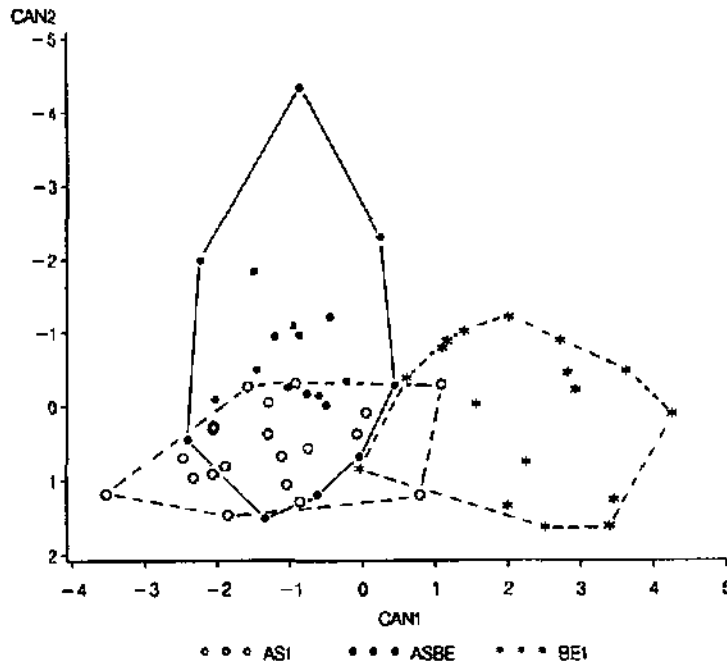


Figure 59: Représentation graphique de l'analyse canonique discriminante pour la comparaison des habitats de *V. aspis* et de *V. berus* en zone de contact. Ce graphe illustre la similitude des habitats occupés simultanément par les deux espèces (ASBE) avec ceux de *V. aspis* seule (ASI), et l'importante différence qui existe avec les habitats de *V. berus* seule (BE1).

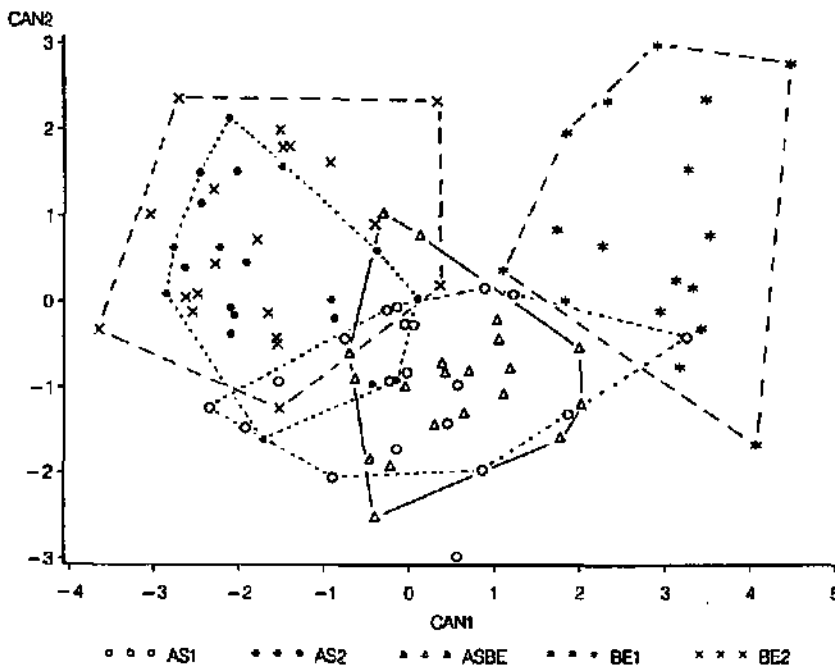


Figure 60: Représentation graphique de l'analyse canonique discriminante pour la comparaison entre les 5 échantillons d'habitat de *V. aspis* et de *V. berus*. L'habitat de *V. berus* seule en zone de contact (BE1) se distingue de tous les autres, les habitats mixtes (ASBE) et les habitats de *V. aspis* seule en zone de contact (ASI) présentent d'importantes similitudes, de même que les habitats des deux espèces en situation de parapatry régionale ou allopatry (AS2 et BE2). Ce graphe illustre également la grande diversité des habitats pouvant être colonisés par *V. berus* comparée à *V. aspis*.

GR	lambda de Wilks	F	DF	P
AS1-BE1	0.246	8.86	10	0.0001
AS2 - BE2	0.556	2.31	10	0.0384
AS1 - ASBE	0.619	1.78	10	0.1088
BE1 - ASBE	0.234	9.49	10	0.0001
AS1 - AS2	0.284	7.31	10	0.0001
BE1 - BE2	0.079	33.45	10	0.0001

Tab. 35: Lambda de Wilks testant le niveau de séparation obtenu par l'analyse discriminante des échantillons de *V. aspis* et de *V. berus*. En situation de parapatric locale, les habitats de *V. aspis* (AS1) et de *V. berus* (BE1) diffèrent de façon très significative. En situation de parapatric régionale au contraire, les habitats des deux espèces (AS2 et BE2) sont guère différents. Dans la zone de contact, les points d'observations mixtes (ASBE) ne se différencient pas des points d'observation à *V. aspis*, alors qu'ils diffèrent des points d'observation à *V. berus*. En situation de parapatric régionale, les différences intraspécifiques d'habitat sont significatives.

GR	D2	F	DF	P
AS1-BE1	10.9	9.867	10	0.0001
AS2 - BE2	4.554	4.123	10	0.0001
AS1 - ASBE	1.423	1.288	10	0.2501
BE1 - ASBE	8.568	7.756	10	0.0001
AS1 - AS2	6.791	6.147	10	0.0001
BE1 - BE2	21.764	19.702	10	0.0001

Tableau 36: Distance de Mahalanobis testant le niveau de séparation obtenu par l'analyse discriminante des échantillons de *V. aspis* et de *V. berus*. Comme le lambda de Wilks, ce test relève la similitude des habitats mixtes (ASBE) et des habitats à *V. aspis* (AS1) en zone de contact.

La comparaison des distances entre les 5 groupes est une autre manière d'illustrer l'importance des différences d'habitat entre les échantillons (Tab.36). La distance entre *V. aspis* et *V. berus* est plus grande en situation de parapatric locale qu'en situation de parapatric régionale. On peut également relever que la distance entre les deux groupes de *V. aspis* (AS1 et AS2) est plus faible que la distance entre les deux groupes de *V. berus* (BE1 et BE2). Dans la zone de contact, la distance entre les points d'observation mixtes et les points d'observation à *V. aspis* n'est pas significative.

Les résultats de l'analyse discriminante pas à pas sont résumés sur le tableau (Tab. 37). On constate que deux variables contribuent de façon significative à la séparation des habitats de *V. aspis* et de *V. berus* en zone de contact: il s'agit des

variables Pierre et Arbre, ce qui confirme les résultats obtenus par notre analyse univariée. En situation de parapatrie régionale, une seule variable, l'altitude, joue un rôle significatif dans la séparation des habitats des deux espèces, ce qui confirme la grande similitude de la structure même des habitats des deux espèces lorsqu'elles ne sont pas directement en contact. Ce sont également les deux variables Pierre et Arbre qui, dans la zone de contact, contribuent significativement à la séparation des habitats mixtes et des habitats à *V. berus* seule, alors que c'est la variable Humidité qui contribue à la séparation des habitats mixtes des habitats à *V. aspis* seule.

GR	Variables	Lambda de Wilks	p
AS1-BE1	1 Pierre	0.504	0.0001
	2 Arbre	0.41	0.0001
AS2 - BE2	1 Altitude	0.724	0.0005
AS1 - ASBE	1 Humidité	0.734	0.0007
BE1 - ASBE	1 Pierre	0.459	0.0001
	2 Arbre	0.38	0.0001
AS1 - AS2	1 Temp.	0.737	0.0007
	2 Arbuste	0.503	0.0001
	3 Pierre	0.428	0.0001
	4 H herbe	0.341	0.0001
BE1 - BE2	1 Pierre	0.204	0.0001
	2 Altitude	0.155	0.0001
	3 Arbuste	0.123	0.0001
	4 Arbre	0.105	0.0001
	5 Lumière	0.089	0.0001

Tableau 37: Résultats de l'analyse discriminante pas à pas. Pour chaque groupe (GR), variable(s) contribuant le mieux à leur séparation

L'ensemble de nos résultats nous amène aux conclusions suivantes:

- en situation de parapatrie régionale, les habitats des deux espèces sont très semblables et c'est l'altitude qui joue un rôle déterminant dans la répartition de *V. aspis* et *V. berus*
- en situation de parapatrie locale (zone de contact), les habitats des deux espèces sont différents et laissent supposer une forte compétition interspécifique
- la structure des habitats occupés par les deux espèces (habitats mixtes) est identique à celle des habitats fréquentés par *V. aspis* seule et très différente de celle des habitats de *V. berus* seule; *V. berus* est donc capable de se maintenir dans les sites propices à *V. aspis*, l'inverse n'étant pas vrai

- sachant que *V. aspis* se trouve à la limite de ses possibilités de reproduction, on peut en déduire que l'importante couverture arborescente et le faible recouvrement pierreux des sites à *V. berus* modifient le microclimat local et empêche *V. aspis* de coloniser ces milieux; ce serait au contraire la présence de *V. aspis* qui limiterait la répartition de *V. berus*

- les habitats mixtes sont plus humides que les habitats à *V. aspis* seule et l'on peut se demander si ce n'est pas ce facteur qui limite la répartition de *V. berus*, et non pas la présence de *V. aspis*. Nos comparaisons des habitats des deux espèces en situation de parapatricie régionale montrent que l'humidité n'est pas un facteur discriminant dans les Préalpes; ce facteur pourrait par contre refléter, dans la zone de contact, des ressources alimentaires importantes limitant la compétition interspécifique.

7.4. Discussion

Les déplacements saisonniers chez les serpents de zone tempérée sont un phénomène courant (Saint Girons, 1971; Gregory, 1982). Pour *V. berus*, des déplacements plus ou moins importants ont été décrits en Finlande (Viitanen, 1967), en Angleterre (Prestt, 1971; Phelps, 1978), en Suède (Audren, 1981), en Allemagne (Biella et Völkl, 1987; Völkl et Biella, 1988) et en Suisse (Neumeyer, 1987; Moser, 1988). Pour *V. aspis*, les travaux décrivant l'occupation spatio-temporelle du milieu sont moins nombreux (Saint Girons, 1952, 1971; Naulleau, 1969; Naulleau *et al.*, 1996; Monney, 1992).

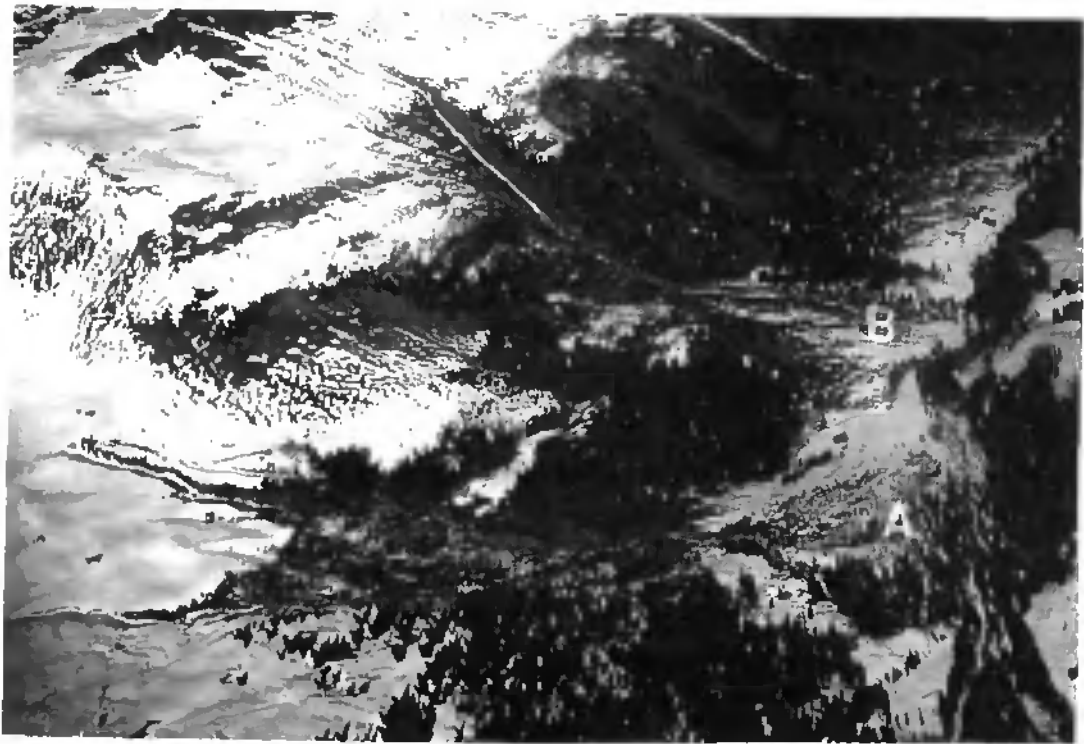
L'ampleur de ces déplacements dépend très souvent de la distribution plus ou moins hétérogène des ressources du milieu, qu'elle soit d'ordre structurel, alimentaire ou sexuel (Gibbons et Semlitsch, 1987; Gregory *et al.*, 1987; Saint Girons *et al.*, 1989; Reinert, 1993). En comparant l'ampleur des déplacements de deux espèces proches phylogénétiquement et vivant dans une même région, on pouvait s'attendre à mettre en évidence des différences d'ordre génétique. A priori, cela semble être le cas, *V. berus* paraissant plus mobile que *V. aspis*. Cependant, ces deux espèces en contact opèrent une sélection différentielle des habitats et n'exploitent pas les mêmes milieux dans les mêmes proportions, ce qui rend difficile une comparaison. Les différences de déplacements pourraient être liées à l'hétérogénéité plus ou moins marquée de leurs espaces vitaux respectifs. Nous avons également relevé des différences significatives entre groupes d'individus de la même espèce, différences semblant également liées à l'exploitation d'habitats différents. L'absence de différence notable entre les femelles gravides des deux espèces et les déplacements similaires observés chez les individus de *V. aspis* et de *V. berus* dont les espaces vitaux se confondent tendraient à prouver l'absence de différences génétiques importantes liées à l'ampleur des déplacements. Des différences d'ordre physiologique entre ces deux espèces peuvent tout de même expliquer certaines différences interspécifiques de déplacement. La spermiogénèse

automnale chez les mâles de *V. aspis* (Saint Girons, 1957) conduit ainsi à l'appariement d'animaux à cette époque, comportement pouvant modifier les déplacements des vipères.

Les différences de types et de structures d'habitats occupés par les deux espèces conduisent à une répartition parapatrique marquée de *V. aspis* et de *V. berus* en zone de contact. Cette parapatrie est encore accentuée par le fait que les ressources thermiques et trophiques du milieu viennent se greffer sur ces caractéristiques d'habitat. Le gradient d'ensoleillement théorique du secteur A au secteur B et le changement progressif de l'orientation du versant ont une influence notable sur les conditions microclimatiques du milieu, comme en témoigne la durée respective de l'enneigement printanier (Fig. 61). Cette différence de microclimat est accentuée par la différence de structure de la végétation entre ces deux secteurs. Le secteur B est entièrement pâturé, ce qui diminue l'hygrométrie du site au niveau de la strate herbacée. De même la partie Nord du secteur A, boisée et pauvre en éléments pierreux, est d'autant plus fraîche et plus humide. L'abondance relative des proies, aussi bien les grenouilles que les lézards et les micromammifères, semble également liée à la structure et au microclimat des différents habitats.

Si l'on considère ensemble la répartition des ressources trophiques et l'ensoleillement théorique du milieu, on constate que la zone de contact où une cohabitation partielle est possible (secteur A) se situe dans la partie la plus riche en proies, là où l'ensoleillement semble être le facteur limitant pour *V. aspis*. Il est probable que cette situation n'est que temporaire et que la colonisation du secteur A par *V. aspis* est récente, de l'ordre d'une vingtaine d'années, colonisation rendue possible suite à l'ouverture du milieu par l'avalanche de janvier 1968. Les grands arbres de la rive gauche et d'une partie de la rive droite du torrent ont été arrachés, faisant place à des groupements de régénération herbeux et buissonnants, milieux pionniers plus thermophiles et convenant bien à *V. aspis*. Les plantations d'épicéas consécutives à cette avalanche devraient accélérer le reboisement du secteur A et conduire à la disparition de *V. aspis*, voire également de *V. berus* dans un premier stade.

La répartition parapatrique de *V. aspis* et *V. berus* dans la zone de contact étudiée est très marquée et se manifeste à plusieurs niveaux: à l'échelle des deux secteurs (A et B), à l'échelle des sous-secteurs (rives gauches et droites du secteur A), à l'échelle des sites de gestation (G1 et G1'), à l'échelle des sites d'hivernage, et à l'échelle des points d'observation (T.90 et T.55). Outre la compétition alimentaire que nous avons déjà évoquée dans le chapitre 6, il existe également une compétition pour les habitats disponibles. L'étude de ces deux espèces dans les Préalpes et en situation de parapatrie régionale montre que *V. aspis* et *V. berus* sont liées aux mêmes types d'habitats. Dans l'étroite bande très hétérogène que nous avons étudiée, là où les deux espèces cohabitent partiellement, on assiste à un partage des habitats à disposition, *V. berus* se maintenant



100 m

N
↑

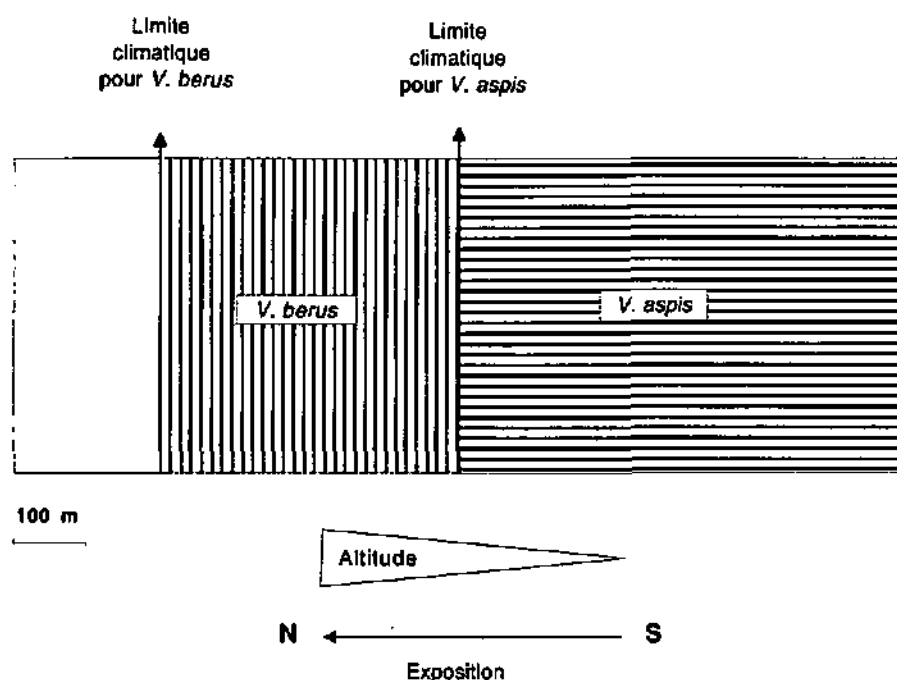
Figure 61: Photographie aérienne réalisée le 13 mars 1993 pour illustrer la différence d'enneigement des secteurs A et B. Le cône de déjection du secteur A est totalement recouvert de neige, à l'inverse du cône du secteur B, déjà partiellement dégagé.

dans les milieux les moins favorables à la thermorégulation. Comme nous l'avons déjà suggéré plus haut, cette situation n'est peut-être que transitoire et n'est observée que dans des milieux hétérogènes, instables et régulièrement remodelés par la nature. Dans un environnement plus stable, la délimitation entre les deux espèces serait encore mieux marquée, surtout si le milieu est homogène (Fig. 62). Krebs (1985) relève que dans les milieux instables n'atteignant jamais leur équilibre, le principe de l'exclusion compétitive de deux espèces occupant la même niche ne s'applique pas. Dans les Préalpes, il arrive fréquemment que les deux espèces soient séparées par une barrière naturelle ou anthropogène difficilement franchissable et l'on se trouve alors en situation de parapatrie régionale, sans contact régulier entre les espèces. L'altitude en moyenne plus élevée des stations à *V. berus* pourrait refléter un climat trop rigoureux pour *V. aspis*. Il n'est cependant pas exclu que dans quelques cas, ce soient des facteurs biogéographiques qui aient empêché la colonisation de certaines stations par *V. aspis*, comme dans certaines basses vallées de l'Est de la Suisse. L'introduction de la vipère aspic dans ces localités permettrait de vérifier cette hypothèse, mais nous y avons renoncé pour des raisons évidentes de conservation des espèces. Le suivi à long terme des zones de contact entre ces deux espèces permettra peut-être d'étayer l'hypothèse d'une isolation toujours plus marquée des populations de *V. berus*, phénomène lié à un réchauffement du climat et à la compétition interspécifique. Cela semble être le cas dans les Alpes maritimes françaises (Ferrière, 1986) où *V. berus* paraît avoir totalement disparu, remplacée par *V. aspis*. Dans l'Ouest de la France, plusieurs stations résiduelles de *V. berus* ont maintenant disparu, mais on ignore encore s'il s'agit de la fin d'une expansion postglaciaire de *V. aspis*, ou simplement de fluctuations à plus court terme (Saint Girons, 1975).

La situation de parapatrie marquée que nous observons correspond parfaitement aux observations de Saint Girons (1975) en Loire-Atlantique. Cet auteur écrit: "Non seulement la zone de coexistence est très étroite (1 à 2 Km), mais en réalité, même cette bande est constituée par des petites populations juxtaposées et non mélangées. Bien que possible, l'hybridation demeure un phénomène exceptionnel, et en pratique, les deux espèces sont sexuellement isolées". En étudiant les milieux fréquentés en zone de contact, Saint Girons écrit: "Lorsque le biotope habitable est hétérogène, *V. berus* en occupe généralement les parties les plus humides, *V. aspis* les parties les plus chaudes et sèches. Mais la juxtaposition reste cependant la règle dans les biotopes homogènes.... De part et d'autre de la zone de coexistence, chaque espèce occupe tous les biotopes convenables et l'on peut trouver *V. aspis* dans des emplacements humides et *V. berus* dans des zones sèches."

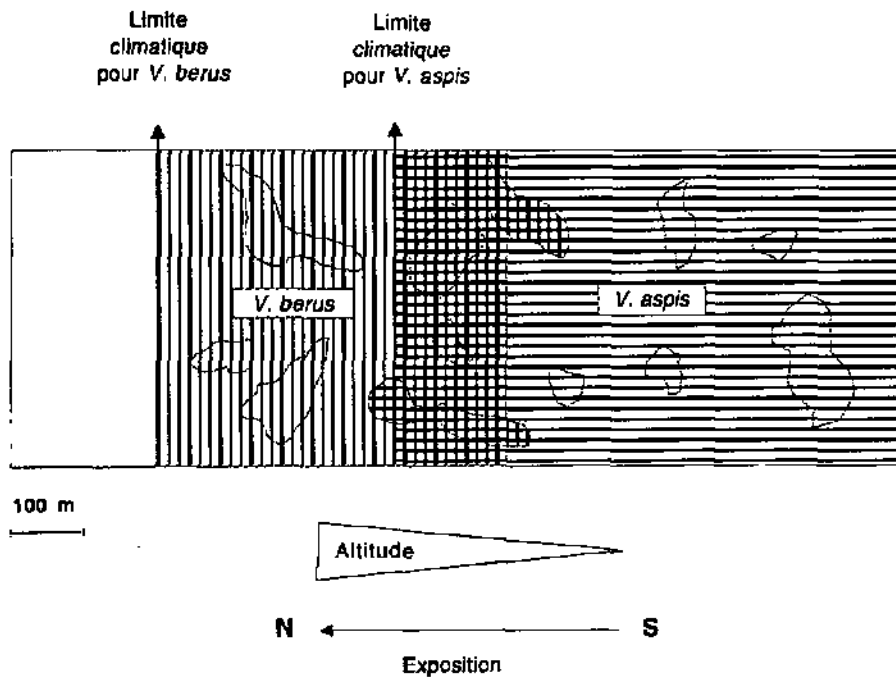
Figure 62: Schémas de 3 différents types de parapatrie

1. Parapatrie locale en milieu homogène



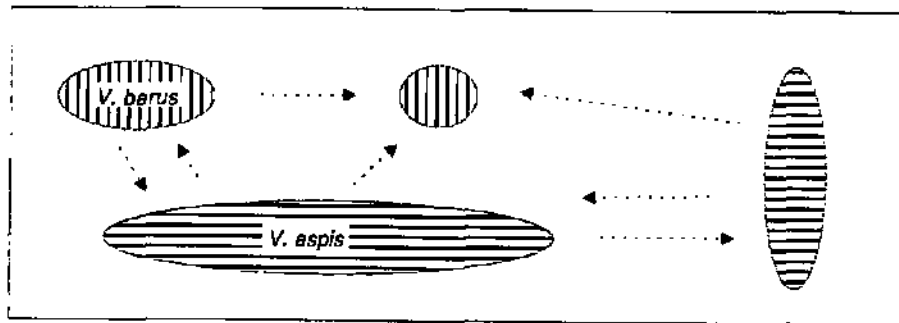
- L'habitat est homogène, la zone de chevauchement entre les deux espèces est très étroite et la syntopie est exceptionnelle
- Il n'y a pas de partage ou de différenciation possible d'habitat en zone de contact
- Cette situation théorique est probablement exceptionnelle en nature, car une limite climatique s'accompagne très souvent d'une modification progressive de la structure de la végétation, rendant la zone de contact plus hétérogène. Cependant, les activités humaines, telles que déboisement, drainage, pâture, pourraient favoriser ce genre de situation.
- Cette situation correspond au secteur B de notre terrain d'étude

2. Parapatric local en milieu hétérogène



- L'habitat est hétérogène et ses différentes structures accentuent ou modèrent les variations microclimatiques
- La zone de chevauchement entre les deux espèces est plus large, la syntopie étant localement et temporairement possible suivant les ressources du milieu et sa dynamique
- Le partage ou la différenciation d'habitat en zone de contact est possible, *V. aspis* occupant les milieux les plus favorables thermiquement.
- Cette situation théorique n'est pas fréquente en nature et n'est peut-être que transitoire, résultat de la dynamique du milieu et de son instabilité.
- Cette situation correspond au secteur A de notre terrain d'étude.

3. Parapatric régionale



- Les contacts entre les deux espèces sont exceptionnels en raison des habitats favorables éloignés les uns des autres ou séparés par une barrière naturelle difficilement franchissable: gorges profondes ou grand cours d'eau, ou par une barrière anthropogène: cultures intensives, plantations denses de résineux.
- Les habitats des deux espèces peuvent être similaires ou très différents.

8. DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

Le but de notre recherche était de comparer la biologie de *V. aspis* et de *V. berus* dans une zone de contact de montagne et de décrire la répartition spatio-temporelle de ces deux espèces afin d'évaluer les modalités d'une éventuelle compétition interspécifique qui pourrait jouer un rôle dans la répartition de ces deux serpents dans les Préalpes de Suisse occidentale.

Si des différences physiologiques importantes existent entre ces deux espèces, comme en témoignent les cycles sexuels des femelles et les dates des parturitions, nous avons montré que leurs niches écologiques (Dice, 1952) n'en demeurent pas moins très semblables. Les différences interspécifiques qui existent sont les conséquences d'adaptations à des conditions climatiques différentes et ne sont donc pas de nature à permettre la coexistence des deux espèces, comme cela par exemple a été démontré pour deux espèces jumelles de musaraignes (Hausser, 1984; Neet, 1989). Pour reprendre le concept de MacArthur et Levins (1967), *V. aspis* et *V. berus* sont en-dessous du seuil de similarité limitante: trop semblables pour coexister. Leur distribution est de type parapatrique, sans sympatrie effective (Endler, 1977). Key (1981) distingue les distributions parapatriques d'hybridation, où un flux de gènes persiste entre les taxons, ce qui empêche l'interpénétration si la fécondité des hybrides est nulle ou réduite, et les distributions de parapatrie écologique, où la limite entre les deux espèces est entièrement définie par une limite écologique naturelle. *V. aspis* et *V. berus* sont deux espèces isolées génétiquement et sexuellement (Saint Girons, 1975, 1977) et les risques d'hybridation dans la nature sont faibles en raison des différences phénologiques de leurs activités sexuelles et de la spécificité des phéromones dégagées par les femelles. Cela exclut donc la parapatrie d'hybridation. L'hypothèse d'une parapatrie écologique paraît a priori plus plausible, car il est généralement admis que *V. berus* est une espèce liée à des milieux humides, à l'inverse de *V. aspis*, liée à des milieux plus secs (Angel, 1946). Si, dans la zone de contact étudiée, l'interface écologique est marquée, nous avons montré que la parapatrie n'était pas due à cette limite écologique naturelle. La situation que l'on observe correspond à l'idée de Mayr (1963) selon laquelle il pourrait exister des situations de parapatrie compétitive pour lesquelles la compétition interspécifique serait à l'origine de la limite nette de distribution entre deux espèces. Le principe de la parapatrie compétitive consiste à attribuer l'absence d'interpénétration des aires de distribution de deux espèces à l'interaction compétitive qui conduit à une exclusion mutuelle (Neet, 1989). Ce phénomène peut théoriquement conduire à une allopatrie disjointe (Slade et Robertson, 1977), ou à une distribution parapatrique avec une zone très étroite de recouvrement où la coexistence est rendu possible par sélection de l'habitat (Brown, 1971; Schroder et Rosenzweig, 1975; Chappell, 1978) ou par un autre processus de partage des ressources (Schoener, 1974, 1986). En comparant

l'habitat de *V. aspis* et de *V. berus* en situation de parapatrie régionale avec leur habitat en zone de contact, nous avons montré que c'était le partage des habitats qui permettait d'expliquer la coexistence partielle dans la zone de contact, partage rendu possible grâce à l'hétérogénéité structurelle du milieu.

Une fois admis l'existence d'une compétition interspécifique, on peut se demander si ces deux espèces entrent en contact durable aux limites de leur répartition. Les observations de Hänseler réalisées de 1925 à 1965 dans l'Oberland bernois (données non publiées) confirment la présence des deux espèces dans la vallée du Tschärzis. Selon Hänseler, *V. aspis*, à l'inverse de *V. berus*, n'est présente qu'à basse altitude dans la vallée, comme c'est le cas dans beaucoup d'autres régions, notamment dans le massif Central (Cantuel, 1949; Duguy et Saint Girons, 1978). Cela ne correspond pas à nos observations, puisque *V. berus* est déjà présente à une altitude de 1400 m et que *V. aspis* monte à plus de 1900 m. La zone de contact étudiée était déjà connue pour abriter les deux espèces de vipères en 1977 (Gard, comm. pers.). Durant nos cinq années d'observation, nous n'avons pas décelé d'évolution en faveur de l'une ou l'autre espèce. Cela semble indiquer que le contact est durable à l'échelle de quelques décennies et que les fluctuations de la ligne de démarcation entre les deux espèces sont lentes.

La zone de chevauchement entre les deux espèces se caractérise par sa grande hétérogénéité qui permet un certain partage des habitats. Cette hétérogénéité paraît être la conséquence de la dynamique naturelle prononcée du milieu. Des phénomènes de type catastrophe, comme l'avalanche de janvier 1968, peuvent sans doute modifier rapidement la répartition locale de ces deux serpents. Au contraire, les variations annuelles parfois très importantes de l'enneigement des sites au printemps ne semblent pas avoir d'impact notable à court terme sur la dynamique des populations de vipères dont le taux de renouvellement est lent.

Dans la zone de contact que nous avons étudiée, une cohabitation partielle et durable semble possible et l'on peut se demander si nos résultats restent valables pour d'autres régions. En Loire-Atlantique, dans des conditions de plaine très différentes, Saint Girons obtient des résultats similaires. Dans les Préalpes de Suisse occidentale, les zones de contact sont rares et la situation la plus fréquente correspond à une parapatrie régionale sans contact direct et régulier entre les deux espèces. Il est probable que cette distribution est la conséquence de l'interaction compétitive entre *V. aspis* et *V. berus*. D'après Slade et Robertson (1977), la parapatrie compétitive pourrait en effet conduire à une allopatrie disjointe. Nos résultats ont montré que *V. aspis* est plus compétitive que *V. berus* dans les sites où les femelles peuvent se reproduire avant l'hiver et il est probable que l'absence de péliades dans bien des régions est la conséquence de cette interaction compétitive, sans oublier toutefois l'impact des activités humaines auxquelles ces deux espèces peuvent réagir différemment. Si les zones de contact durables, comme celle que nous avons étudiée, sont rares dans les Préalpes, c'est peut-

être en raison du manque d'hétérogénéité de beaucoup d'interfaces climatiques qui conduit à l'exclusion de l'une ou l'autre espèce.

Il arrive également que la structure des habitats situés entre une population de vipères aspics et une population de vipères péliades ne soit pas du tout propice aux reptiles, comme c'est le cas de certains massifs forestiers denses en zone de montagne. Dans ces cas-là, *V. berus* est cantonnée au-dessus de la limite supérieure de la forêt et *V. aspis* en-dessous. Bien entendu, certaines forêts préalpines claires et rocheuses conviennent bien à *V. aspis* et dans ce cas, les deux espèces entrent en contact à la limite supérieure de la forêt (Observations personnelles). Cette situation particulière est intéressante et met en évidence l'influence de l'habitat forestier sur le taux de mélanisme des vipères. Dans ces conditions, plus de 50% des aspics sont noires et plus de 90% des péliades sont normalement colorées, tendance inverse à ce que l'on observe dans la zone de contact étudiée.

Par ses activités sylvicoles et pastorales, l'homme a très certainement contribué à favoriser l'avancée de *V. aspis* au détriment de *V. berus*. Le drainage des prairies et des forêts humides modifie le microclimat et favorise l'espèce la plus thermophile. Dans la vallée du Tschärzis, en amont de la zone de contact, *V. berus* est présente dans la forêt humide et clairière. Un drainage et une fermeture de cette forêt, déjà en partie esquissés, pourrait faire disparaître cette espèce de ce milieu et conduire à une situation d'allopatrie ou parapatrie régionale, *V. berus* étant à nouveau présente en amont, à la limite supérieure de la forêt.

Nos résultats tendent à démontrer l'importance des relations interspécifiques dans la distribution de *V. aspis* et de *V. berus* dans les Préalpes. Il existe deux types de compétition (Birch, 1957). Le premier est la compétition pour les ressources, lorsque celles-ci sont limitées et utilisées par les deux espèces. Nous avons vu que dans le cas de *V. aspis* et de *V. berus*, ce type de compétition pacifique jouait un rôle probablement important chez les jeunes vipères pour qui l'abondance de lézards vivipares est un facteur limitant. Nous avons également constaté qu'il existait une compétition pour les habitats disponibles. Le deuxième type de compétition est la compétition d'interférence, "contest competition" en anglais, qui fait intervenir des comportements d'intolérance entre les individus. Chez les vipères, ce type de compétition est localisé dans le temps et peut se manifester au niveau intra- ou interspécifique. On l'observe chez les mâles durant la période des accouplements et en présence d'une femelle attractive, de même que chez les mâles et les femelles durant la période des activités trophiques et en présence d'une proie (Nauelleau, 1965). Sur notre terrain d'étude, ce type de compétition n'est bien visible qu'au niveau intraspécifique, lors des combats rituels des mâles au printemps. Au niveau interspécifique, nous avons vu que des combats entre mâles au printemps étaient peu probables étant donné le décalage des périodes d'accouplement.

Par contre, il n'est pas du tout exclu qu'une concurrence interspécifique active existe réellement en nature chez les vipères en activité trophique.

Si les relations interspécifiques jouent un rôle important dans la distribution de *V. aspis* et de *V. berus* dans les Préalpes, il ne faudrait cependant pas négliger les nombreux autres facteurs qui modèlent les aires de répartition des espèces animales, comme les phénomènes de dispersion, les caractéristiques comportementales des espèces et les conditions physico-chimiques de l'environnement (Krebs, 1985; Blondel, 1986). Il en est de même de l'histoire évolutive des vipères, c'est à dire les modalités de dispersion des deux espèces au cours des dernières périodes glaciaires et postglaciaires (Saint Girons, 1980).

S'il y a eu parapatric entre *V. aspis* et *V. berus* au cours d'une longue période, on doit se poser la question des conséquences évolutives de la compétition interspécifique. Comme le souligne Roughgarden (1983), le contact de deux compétiteurs peut, à long terme, entraîner la sélection de caractères différentiels favorisant une réduction des pressions de la compétition interspécifique sur les populations des deux espèces (Neet, 1989). La plus documentée de ces conséquences évolutives est le déplacement de caractères, génétiquement induit par le contact permanent avec un compétiteur (Brown et Wilson, 1956; Arthur, 1982; Roughgarden, 1983). La petite taille de *V. berus* dans la zone de contact étudiée est - elle due à un tel déplacement de caractère ? Le fait que Saint Girons n'observe aucune différenciation morphologique dans les populations parapatricques de Loire-Atlantique, alors que Neumeyer (1984), dans les Alpes grisonnes et en l'absence de compétiteurs, relève une petite taille chez *V. berus*, nous amène à rejeter cette hypothèse. Les facteurs climatiques et trophiques sont probablement seuls responsables de cette réduction de taille, également observée chez *V. aspis*, mais de façon moins nette. Slatkin (1980) souligne que le déplacement de caractère n'est jamais une conséquence nécessaire de la compétition et qu'une réponse comportementale, comme la sélection de l'habitat (Rosenzweig, 1981), est une autre conséquence possible. Dans la zone de contact étudiée, la sélection d'habitat que nous observons s'accompagne d'une sélection phénotypique liée à la coloration des vipères. Cela pourrait permettre à chaque espèce d'exploiter au mieux ses habitats respectifs, le mélanisme paraissant être plus avantageux en milieu forestier qu'en milieu ouvert.

Nous avons montré, en étudiant les caractéristiques des habitats des deux espèces en zone de contact, que *V. aspis* semble être l'espèce dominante et que sa présence limite la distribution de *V. berus*. Parmi les avantages que peut avoir *V. aspis* sur *V. berus*, on peut citer en premier lieu sa plus grande taille à la naissance, qui lui permet de bénéficier plus rapidement d'un plus large spectre de proies. Sa plus grande taille à l'état adulte pourrait être un avantage vis-à-vis de certains prédateurs. Grâce à ses observations en semi-captivité, Saint Girons (1975a) a pu démontrer que *V. berus* était plus vulnérable aux prédateurs diurnes et nocturnes en raison d'une recherche

particulièrement intensive de l'insolation au printemps et de la fréquence de ses sorties crépusculaires et nocturnes en été. Nos observations dans ce domaine sont anecdotiques mais vont dans le même sens, tout particulièrement en ce qui concerne l'exposition des mâles au printemps. Comme Saint Girons (1975a) et Prestt (1971), nous pensons que *V. berus* présente une grande vulnérabilité vis-à-vis de l'homme qui peut sans difficulté faire disparaître une population de vipères péliades. Nous avons également relevé un comportement particulier chez les femelles péliades gravides, comportement qui, à notre connaissance, n'avait jamais été décrit jusqu'ici et qui pourrait également rendre cette espèce plus vulnérable à la prédation. Pour comparer les heures des sorties matinales des femelles gravides des deux espèces, nous avons fait 23 affûts, dès le lever du jour, dans des sites de gestation mixtes. Nous avons constaté que les différences individuelles étaient importantes et masquaient les différences interspécifiques. Par contre, le "comportement des sorties" était très différent d'une espèce à l'autre. *V. berus* émergeait totalement de son abri nocturne en moins d'une minute, alors que *V. aspis* était beaucoup plus méfiante, passant de longues périodes avec uniquement le museau, puis la tête, puis les premiers centimètres du cou à l'extérieur, toujours prête à se retirer dans son abri.

D'un point de vue plus théorique, on peut se demander où se situent *V. aspis* et *V. berus* dans le gradient entre les sélections r et K (MacArthur et Wilson, 1967). Il semble en effet que les espèces de sélection r souffrent rarement de la compétition et ne développent ainsi pas de mécanisme pour augmenter leur pouvoir compétitif, à l'inverse des espèces de sélection K qui utilisent leurs ressources plus efficacement (Krebs, 1985). Si l'on se réfère aux facteurs déterminant la sélection r et la sélection K (Pianka, 1970), on constate que *V. aspis* est plus proche de la sélection K et *V. berus* plus proche de la sélection r: *V. aspis* est plus grande que *V. berus*, sa fécondité est plus faible, sa mobilité paraît inférieure, et sa durée de vie moyenne paraît supérieure (Données non publiées). Ainsi, de ce point de vue-là, *V. aspis* pourrait avoir un plus fort pouvoir compétitif que *V. berus*. D'autre part, *V. aspis* paraît être une espèce plus spécialisée que *V. berus* et sa niche écologique (proie et habitat) est plus étroite. Étant donné que la compétition interspécifique tend à réduire la diversité des ressources exploitées par chaque espèce, les espèces spécialistes sont favorisées au dépens des espèces généralistes (Dajoz, 1985). Ainsi, lorsque deux espèces en compétition tendent à cohabiter, celle qui a la niche la plus large est éliminée par celle qui a la niche la plus étroite. Ce phénomène a été clairement démontré pour des animaux aussi différents que des rongeurs fouisseurs américains (Miller, 1964) ou des planaires (Beauchamp et Ullyett, 1932, in Dajoz, 1985).

D'une manière générale, on constate qu'il n'y a pas de véritable sympatrie aux limites latitudinales ou altitudinales des aires de distribution de *V. aspis* et *V. berus*. Le type de répartition dans ces zones-là correspond à la définition de la parapatrie

compétitive. Dans l'étroite bande où les deux espèces cohabitent en populations juxtaposées, *V. aspis* et *V. berus* se partagent les habitats en fonction de leurs adaptations physiologiques respectives. La ligne de démarcation entre les deux espèces correspond à la limite climatique de répartition de *V. aspis*, alors que c'est la présence de cette espèce qui limite la répartition de *V. berus*. Si diverses activités humaines paraissent avantager *V. aspis* au détriment de *V. berus*, on assiste probablement à une expansion naturelle de *V. aspis* liée peut-être à un réchauffement du climat.

Si cette recherche a permis de préciser l'écologie et la distribution locale de *V. aspis* et de *V. berus* dans une zone de contact préalpine, elle a également mis en évidence des questions importantes qui demeurent ouvertes. Pour mieux comprendre le phénomène du mélanisme par exemple, il serait important de préciser son déterminisme génétique chez les vipères par une approche biochimique et à l'aide d'élevages d'animaux en captivité. Il serait également intéressant, dans un même site de gestation, d'équiper d'émetteurs thermosensibles les femelles gravides des deux espèces et des deux phénotypes, car bien des hypothèses restent à confirmer concernant le rôle du mélanisme. Un autre aspect, extrêmement intéressant mais plus difficile à réaliser, serait de préciser les déplacements des jeunes vipères et de mettre en évidence les échanges entre les sous-populations excédentaires et les sous-populations déficitaires. Finalement, et de manière plus générale, il nous paraîtrait fort utile de suivre à long terme l'évolution de cette zone de contact afin d'évaluer le déplacement éventuel de la ligne de démarcation entre les deux espèces de vipères.

9. RÉSUMÉ

Dans une zone de contact entre *Vipera aspis* et *V. berus* dans les Préalpes bernoises (Ouest de la Suisse, 1400 à 1600 m), la biologie comparée de ces deux serpents présente les caractéristiques suivantes:

Cycles annuels d'activité. La durée globale de la période active est plus courte chez *V. berus* que chez *V. aspis*, la différence étant plus marquée chez les femelles reproductrices (resp. 148 et 200 jours) que chez les mâles (resp. 191 et 209 jours); les activités sexuelles printanières sont plus précoces chez *V. aspis* et ne chevauchent que rarement celles de *V. berus*; les accouplements automnaux n'ont lieu que chez *V. aspis*; les péliades femelles, qui se reproduisent tous les 2, 3 ou 4 ans (moy. = 2.8 ± 0.75), mettent bas au mois de septembre, soit un mois plus tôt que les aspics, qui se reproduisent au plus tous les 3 ou 4 ans (moy. = 3.2 ± 0.38). Les péliades mâles muent 2 ou 3 fois par an, la première mue étant prénuptiale, et les aspics mâles 2 fois par an, la première mue étant postnuptiale. Les femelles aspics reproductrices ne muent qu'une seule fois par an, les péliades 1 ou deux fois par an. Dans cette zone de contact, *V. aspis* semble être à la limite de ses possibilités de reproduction et ses cycles sexuels sont identiques à ceux observés en Loire-Atlantique, à la limite Nord de l'aire de répartition de cette espèce.

Reproduction et taille des nouveau-nés. Le nombre de jeunes par portée est significativement plus élevé chez *V. berus* que chez *V. aspis*, resp. 6.76 ± 1.81 (N = 38) et 5.58 ± 1.69 (N = 62). En conséquence, le coefficient de natalité est nettement supérieur chez *V. berus*, d'autant plus que sa fréquence de reproduction est plus élevée. Les nouveau-nés de *V. berus* sont significativement plus légers et plus courts que ceux de *V. aspis*. Le poids de la portée, l'effort de reproduction (poids de la portée/poids de la femelle postparturiente) et le rapport poids moyen des nouveau-nés/poids de la mère sont en moyenne légèrement supérieurs chez *V. aspis*, sans que la différence soit significative. Chez les deux espèces, le nombre d'embryons est positivement corrélé avec la longueur de celle-ci. Il n'y a pas de corrélation entre la taille des nouveau-nés et la taille des femelles. Chez *V. aspis* uniquement, nous relevons une faible corrélation négative entre le nombre de jeunes par portée et la longueur de ces derniers, de même qu'entre le poids de la femelle postparturiente et l'effort de reproduction. Globalement, les stratégies reproductrices de ces deux espèces sont proches de celles observées en Loire-Atlantique.

Taille et mélanisme. *V. berus* est plus petite que *V. aspis*, ce qui n'est pas le cas dans la zone de contact de Loire-Atlantique. Sa taille moyenne et sa taille maximale sont nettement inférieures à celles de *V. berus* vivant dans les Alpes italiennes et les pays nordiques. La petite taille des nouveau-nés suggère un léger nanisme génétique chez

cette espèce. Au contraire, la taille moyenne relativement faible de *V. aspis* dans l'Oberland semble être uniquement due à des facteurs climatiques et alimentaires, comme en témoignent ses tailles maximales comparables à celles des autres populations étudiées. Le pourcentage de vipères noires est significativement plus grand chez *V. berus* (49%, N = 74) que chez *V. aspis* (34%, N = 173) et nous suggérons que cette différence est en relation avec les types d'habitats fréquentés par ces deux espèces, soit un milieu essentiellement forestier pour *V. berus*, et un milieu plus ouvert pour *V. aspis*. Les conditions microclimatiques et la pression des prédateurs ne sont pas les mêmes dans ces deux milieux. Dans la plupart des populations étudiées, le taux de mélanisme est plus élevé chez les femelles que chez les mâles; cela semble indiquer que ce caractère est particulièrement avantageux pour les femelles des deux espèces. Les femelles mélaniques pourraient également être moins vulnérables à la prédation que les mâles mélaniques. Chez les deux espèces, le mélanisme semble accélérer le taux de croissance des vipères, mais, curieusement, il n'a pas d'influence notable sur la vitesse de l'embryogenèse. Les vipères péliades mélaniques tendent à être plus lourdes que les normales, et c'est l'inverse pour les vipères aspics. Cette tendance ne semble pas être un cas particulier et se retrouvent dans des régions très différentes. L'avantage pondéral des vipères aspics normales pourrait être dû à leur âge moyen supérieur, conséquence d'une croissance plus lente et d'un taux de prédation inférieur, alors que l'avantage pondéral des vipères péliades mélaniques serait dû à un taux de croissance plus rapide, mais à une moyenne d'âge identique à celle des vipères normales.

Régime alimentaire. Le régime alimentaire des deux espèces est très semblable et le recouvrement des niches trophiques est supérieur à 90%. Toutefois, *V. berus* consomme plus de grenouilles que *V. aspis*. Dans leur ensemble, les vipères se nourrissent de petits mammifères (62.2%), de lézards (33.7%), d'amphibiens (3.4%) et d'oiseaux (0.7%) (N = 410). Les mammifères représentent 88.9% de la biomasse ingérée. Les variations ontogéniques de régime sont très marquées, mais les vipères adultes continuent à consommer des lézards, proies essentielles des jeunes. La largeur de la niche trophique (Bs) augmente avec la taille de la vipère, à l'exception des femelles reproductrices dont le régime se rapproche de celui des jeunes vipères. Pour les vipères de moins de 40 cm (longueur totale), Bs est supérieure chez *V. aspis* et c'est l'inverse pour les vipères de plus de 40 cm. Cela est à mettre en relation avec la longueur moyenne supérieure des petites vipères aspics et avec l'importance relative des différents domaines de chasse des adultes. A l'exception des femelles reproductrices, l'essentiel des prises de nourriture a lieu en été, lorsque les proies sont abondantes. D'une manière générale, la période d'alimentation des aspics est plus précoce et plus longue que celle des péliades. Les premières prises de nourriture des jeunes de *V. berus* sont très tardives et semblent en partie synchronisées avec la naissance des lézards vivipares. Les variations annuelles de régime sont faibles et les variations saisonnières semblent liées à l'abondance

relative des proies disponibles. Nos estimations des biomasses des vipères et de leurs proies laissent supposer, tout au moins localement, une pression de prédation non négligeable des vipères sur les populations de lézards, de campagnols et de musaraignes. La compétition alimentaire interspécifique semble particulièrement importante dans les milieux pauvres en lézards. *V. aspis* est avantagée par ses grands vipéreaux, moins longtemps dépendants des lézards, ce qui paraît conduire à l'exclusion de *V. berus* dans ces milieux.

Distribution, déplacements et occupation des habitats. Les déplacements des deux espèces présentent les mêmes caractéristiques et les différences que l'on observe semblent liées à l'hétérogénéité plus ou moins marquée de leurs espaces vitaux respectifs. A l'exception des femelles reproductrices, l'espace vital des vipères péliades est plus grand que celui des vipères aspics, resp. 2.50 ha (N = 18) et 0.87 ha (N = 46). La distribution des points d'observation des deux espèces est parapatrique. Cette parapatrie est bien marquée au niveau des sites d'hivernage et de gestation. La ligne de démarcation entre les deux espèces correspond à une bande de 900 mètres de large qui présente un gradient quant au nombre d'heures d'ensoleillement théorique, quant à son exposition, et quant à la densité des proies. Une cohabitation partielle n'est possible que dans la partie la plus hétérogène et la plus riche en proies. Les deux espèces opèrent une sélection différentielle des habitats, le Molinion et la Pessière étant surtout fréquenté par *V. berus* qui a une niche plus large que *V. aspis*. Lorsqu'elles ne sont pas directement en contact, ces deux espèces occupent des habitats très similaires qui ne diffèrent guère que par l'altitude en moyenne plus élevée des localités à *V. berus*. En zone de contact, on assiste à un partage des habitats à disposition, *V. aspis* semblant exclure *V. berus* des habitats les plus thermophiles.

L'ensemble de nos observations démontrent que *V. aspis* et *V. berus* se trouvent en situation de parapatrie compétitive. Ce phénomène joue certainement un rôle non négligeable dans la distribution de ces deux espèces dans les Préalpes de Suisse occidentale, comme c'est également le cas à la limite latitudinale de l'aire de répartition de *V. aspis*.

SUMMARY

The biology of *Vipera aspis* (aspviper) and *Vipera berus* (adder) was compared in a prealpine contact zone (Western part of Switzerland, 1400 - 1600 m a.s.l.) and showed the following characteristics:

Annual activity cycles. The duration of activity period is shorter in *V. berus* than in *V. aspis*, the difference being greater in reproductive females, 148 and 200 days resp., than in males, 191 and 209 days resp.; the spring mating is earlier in *V. aspis* and rarely overlaps that of *V. berus*; autumnal mating occurs only in *V. aspis*; female adders reproduce once every 2, 3 or 4 years (mean = 2.8 ± 0.75) and give birth in September, one month before female aspvipers that reproduce no more than once every 3 years (mean = 3.2 ± 0.38). Male adders moult 2 or 3 times a year, the first moult being prenuptial, whereas male aspvipers moult 2 times a year, the first moult being postnuptial. Pregnant female aspvipers moult only once a year while pregnant adders moult 1 or 2 times a year. In this contact zone, *V. aspis* seems to be limited in its reproduction ability and its sexual cycles are very similar to those observed in Loire-Atlantique, at the northern limit of the distribution of this species.

Reproduction and neonates size

The number of neonates per litter is significantly higher in *V. berus* than in *V. aspis*, 6.76 ± 1.81 (N=38) and 5.58 ± 1.69 (N= 62) resp.. Consequently, the natality rate is higher in *V. berus* even more since the females of this species reproduce more frequently. Newborn adders are significantly lighter and shorter than those of the aspvipers. Litter weight, reproductive effort (ratio of litter weight over body weight of the female just after parturition) and the ratio of the newborn weight / weight of the mother are on the average slightly superior in *V. aspis*, but the difference is not significant. In both species, the number of eggs is positively correlated with the weight of the female before parturition, as well as with her length. There is no correlation between the size of the newborn and the size of the females. In *V. aspis* only, we noticed a weak negative correlation between the number of neonates per litter and their length, as well as between the weight of the female just after parturition and the reproductive effort. Taken as a whole, the reproductive strategies of these two species are close to those observed in Loire-Atlantique.

Body size and melanism. *V. berus* is smaller than *V. aspis*, which is not the case in the French contact zone in Loire-Atlantique, at the northern limit of the distribution of *V. aspis*. On the other hand, mean size, as well as maximal size of adult adders are lower than those of *V. berus* living in the Italian Alps and in Scandinavia; the small size of their newborn suggests a slight genetical dwarfism in this species in the Prealps. However, climatic and trophic factors could be responsible for the relatively small mean size of adult aspvipers in the Prealps, maximal body size of this species being similar to that in other populations. The rate of melanism is higher in *V. berus* (49%) than in *V. aspis* (34%) and this is probably a consequence of the difference in habitat use between the two species. Comparisons with other Swiss and Italian populations of both *V. aspis* and *V. berus* suggest that melanism is particularly advantageous in closed, forested areas. On the other hand, for both species and in all of the populations studied,

the rate of melanism was higher in females than in males, suggesting a higher advantage to be black for the females. In Switzerland, as well as in Italy, melanistic *V. berus* tend to be heavier and longer than cryptic ones, whereas in *V. aspis* the opposite is the case. In both species, the growth rate is higher in melanistic morphs and we suggest that the larger body size of the cryptic *V. aspis* is related to their higher survival rate and their higher mean age.

Diet. The diet of *V. aspis* and *V. berus* was investigated using faecal analysis (N = 410). The diet of both species is very similar and trophic niche overlap is greater than 90%. *V. berus* eats more frogs and newborn mammals than *V. aspis*. For both species, most of the diet consists of small mammals (62.2%) and lizards (33.7%), whereas the remainder consists of frogs (3.4%) and birds (0.7%). Ontogenic changes in the diet are strong, but adult vipers carry on feeding on lizards, the main food of neonate and young vipers. Food niche breadth (Bs) increases with snake size, except for reproductive females whose diet is similar to that of the youngs. In small vipers (less than 40 cm in total length), Bs is greater in *V. aspis* than in *V. berus*, the opposite being true for the large ones (more than 40 cm). For the small vipers, this trend could be due to the higher mean body length of *V. aspis*. For the large vipers, differences in habitat use could explain this shift. Except for reproductive females, the maximum trophic activity period takes place in Summer, when prey is abundant. The feeding period of *V. aspis* is earlier and longer than that of *V. berus*. First meals of the young *V. berus* (< 30 cm) are very late and seem to be partly synchronised with the birth of lizards. Annual variations in the diet are low. Seasonal variations are linked to different prey availability. Snakes' predation has some effect locally on the population of lizards, voles and shrews, as revealed by calculations of the biomass of the snakes and of their prey. The low availability of lizards in some habitats increases interspecific competition for food. The larger size of *V. aspis* neonates makes them more competitive and able to exclude *V. berus* in such habitats.

Distribution, movements and habitat use. The pattern of movements are similar in both of the species and the few differences seem to be related to the heterogeneity of their respective home ranges. Except for the reproductive females, home range size is larger in *V. berus* than in *V. aspis*, 2.50 ha (N=18) and 0.87 ha (N=46) resp.. The spatial distribution of both species is parapatric. In the narrow overlap zone (900 m wide), the specific hibernacula and gestation sites are contiguous. Across this zone, there is a gradient of exposure, of hours of sunshine and of prey density. Both of the species can coexist partly and locally in the most heterogeneous part of this zone, where the prey is the most abundant, by selecting different habitats. In that case, *V. aspis* seems exclude *V. berus* from the most thermophilic habitats. In Prealpine localities, without direct contact between both of the species, *V. aspis* and *V. berus* occupy the same types of habitat that only differ by the mean altitude.

Our results show that *V. aspis* and *V. berus* are in competitive parapatry and suggest that interspecific competition is a non negligible factor determining the distribution of these two snakes in the Prealps of West Switzerland, as it is also the case in Northern France.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine vergleichende Untersuchung zur Biologie von *Vipera aspis* und *V. berus* in einer Kontaktzone in den Berner Voralpen (Westschweiz, 1400 - 1600 m ü. M.) ergab folgende Resultate:

Jahreszyklus. Die Aktivitätsperiode ist bei *V. berus* insgesamt kürzer als bei *V. aspis*. Dieser Unterschied tritt bei tragenden Weibchen (148 gegenüber 200 Tage) stärker zu Tage als bei Männchen (191 gegenüber 209 Tage). Die Paarungszeit beginnt bei *V. aspis* früher im Jahr und überschneidet sich nur selten mit jener von *V. berus*. Herbstpaarungen wurden nur bei *V. aspis* beobachtet. Kreuzotterweibchen pflanzen sich alle 2, 3 oder 4 Jahre (Mittelwert \pm Standardabweichung: 2.8 ± 0.75 Jahre) fort, die Weibchen der Aspispiper alle 3 oder 4 Jahre (3.2 ± 0.38 Jahre). *V. berus* werfen ihre Jungen im September, *V. aspis* im Oktober. Die Männchen von *V. berus* häuten sich zwei- oder dreimal pro Jahr, wobei die erste Häutung noch vor der Paarungszeit stattfindet. *V. aspis* häuten sich zweimal nach der Paarungszeit. Fortpflanzungsfähige Weibchen von *V. berus* häuten sich ein- oder zweimal, jene von *V. aspis* immer nur einmal. *V. aspis* erreicht im Untersuchungsgebiet offenbar die klimatische Grenze, die eine Fortpflanzung gerade noch erlaubt. Der Fortpflanzungszyklus entspricht jenem, der im französischen Departement Loire-Atlantique beobachtet wurde.

Fortpflanzung und Grösse der Neugeborenen. Die Wurfgrösse ist bei *V. berus* mit 6.76 ± 1.81 Jungen ($n=38$) signifikant höher als bei *V. aspis* (5.58 ± 1.69 Junge, $n=62$). Daraus ergibt sich für *V. berus* einen höheren Natalitätskoeffizient, zumal sich diese Art häufiger fortpflanzt. Bei *V. berus* sind die Neugeborenen signifikant leichter und kürzer als bei *V. aspis*. Das Wurfgewicht und das Gewichtsverhältnis Neugeborene/Mutter liegen bei *V. aspis* im Mittel etwas höher; der Unterschied ist aber nicht signifikant. Bei beiden Arten korreliert die Anzahl Embryonen mit der Länge der Mutter. Zwischen der Grösse der Neugeborenen und der Grösse der Mutter konnte keine signifikante Korrelation gefunden werden. Bei *V. aspis* herrscht eine schwache negative Korrelation zwischen der Länge und der Anzahl Jungen pro Wurf sowie zwischen dem Gewicht der Mutter nach der Geburt und dem Gewichtsverhältnis Neugeborene/Mutter. Die

Fortpflanzungsstrategie der beiden Arten im Berner Oberland gleicht weitgehend jener im französischen Departement Loire-Atlantique.

Körpergrösse und Melanismus. Im Gegensatz zur untersuchten Population in Loire-Atlantique sind im Berner Oberland *V. berus* durchschnittlich kleiner als *V. aspis*. Bei *V. berus* wurden im Untersuchungsgebiet sowohl für die Durchschnitts- wie für die Maximallänge niedrigere Werte festgestellt als in den Italienischen Alpen und in Skandinavien. Die geringe Grösse der Neugeborenen deutet auf einen leichten genetischen Zwergwuchs hin. Die relativ geringe Grösse bei *V. aspis* scheint im Gegensatz dazu nur auf klimatische Gründe und auf die Ernährung zurückzuführen sein, da die Maximalgrössen jenen in anderen Populationen entsprechen.

Der Anteil schwarzer Individuen ist bei *V. berus* (49%, n=74) höher als bei *V. aspis* (34%, n=173). Wir nehmen an, dass dies auf die verschiedenen Habitattypen der beiden Arten und den darin herrschenden Unterschieden bezüglich Mikroklima und Prädationsdruck beruht: *V. berus* bewohnt ausschliesslich bewaldete Gebiete, während *V. aspis* in offeneren Habitaten vorkommt. In den meisten untersuchten Populationen weisen die Weibchen höhere Anteile melanistischer Tiere auf als die Männchen. Offenbar ziehen die Weibchen beider Arten daraus einen Vorteil. Melanistische Weibchen dürften zudem Prädatoren weniger ausgesetzt sein als Männchen. Bei beiden Arten scheint sich Melanismus positiv auf das Wachstum auszuwirken, erstaunlicherweise aber nicht auf die Embryogenese. Bei *V. berus* weisen melanistische Tiere höhere Gewichte auf als normal gefärbte. Bei *V. aspis* verhält es sich gerade umgekehrt. Die selbe Feststellung wurde auch in anderen Populationen gemacht. Das höhere Gewicht bei normal gefärbten Aspispipern könnte auf das im Mittel höhere Alter zurückzuführen sein, was seinerseits auf ein langsames Wachstum und auf eine niedrigere Prädationsrate zurückzuführen ist. Der Grund für das höhere Gewicht bei melanistischen *V. berus* ist wohl das schnellere Wachstum und das Durchschnittsalter, das jenem von normal gefärbten *V. aspis* entspricht.

Nahrung. Das Nahrungsspektrum der beiden Arten ist sehr ähnlich. Die Überlappung ihrer trophischen Nischen (Bs) beträgt über 90%. *V. berus* frisst aber wesentlich mehr Frösche als *V. aspis*. 410 Kotproben beider Arten ergab folgende Beutetiere: Kleinsäuger (62.2%), Eidechsen (33.7%), Amphibien (3.4%) und Vögel (0.7%). Säugetiere machen 88.9% der Biomasse aus. Das Nahrungsspektrum ändert sich im Laufe der Entwicklung. Eidechsen, die Hauptbeute von Jungschlangen, werden aber auch von Alttieren noch häufig gefressen. Bs wird mit zunehmender Körpergrösse breiter. Tragende Weibchen ernähren sich aber ähnlich wie Jungtiere. Betrachtet man nur Individuen mit Körperlängen unter 40 cm, stellt man bei *V. aspis* einen höheren Bs-Wert fest als bei *V. berus*. Dies könnte auf die unterschiedlichen durchschnittlichen Körperlängen (junge *V. aspis* sind länger) zurückzuführen sein. Bei über 40 cm langen Individuen weist *V. berus* einen höheren Bs-Wert auf, was vermutlich auf die

unterschiedliche Habitatwahl der beiden Arten zurückzuführen ist. Die Hauptaktivität der Nahrungssuche fällt, ausser bei Weibchen, die sich fortpflanzen, auf die Sommermonate. Die Nahrungsaufnahme beginnt bei *V. aspis* allgemein früher und dauert länger als bei *V. berus*. Junge *V. berus* beginnen erst sehr spät mit der Nahrungsaufnahme. Der Beginn stimmt weitgehend mit der Geburt von Eidechsen überein. Von Jahr zu Jahr treten nur geringe Nahrungsunterschiede auf. Jahreszeitliche Differenzen lassen sich durch das jeweilige Beuteangebot erklären. Der Vergleich der Gesamtbiomassen der Schlangen und ihrer Beutetiere deutet darauf hin, dass Aspispviper und Kreuzottern zumindest lokal einen hohen Prädationsdruck auf Eidechsen, Wühl- und Spitzmäuse ausüben. Interspezifische Konkurrenz um Nahrung scheint vor allem in eidechsenarmen Gebieten eine Rolle zu spielen. Da die grösseren Jungtiere von *V. aspis* weniger lange von Eidechsen abhängig sind als die Jungen von *V. berus*, könnte dies dort zum Ausschluss von *V. berus* führen.

Raumnutzung. Die örtlichen Verschiebungen zeigen bei den beiden Arten viele Ähnlichkeiten. Die vorhandenen geringen Unterschiede scheinen auf der Heterogenität der jeweiligen Lebensräume zu beruhen. Der Aktionsradius ist bei *V. berus* mit 2.50 ha (n=18) grösser als bei *V. aspis* mit 0.87 ha (n=46). Die Verteilung der Beobachtungspunkte der beiden Arten ist parapatrisch. Die Parapatrie ist insbesondere an den Überwinterungs- und an den Aufenthaltsorten trächtiger Weibchen ausgeprägt. Im 900 m breiten Grenzbereich bilden Exposition, Besonnungsdauer und Beutedichte je einen Gradienten aus. Das gleichzeitige Vorkommen beider Arten ist nur im heterogensten und beutereichsten Teil möglich. Pfeifengras- und Fichtenbestände werden vor allem von der bezüglich Habitat weniger anspruchsvollen *V. berus* besiedelt. Wo die Arten nicht gemeinsam vorkommen, besiedeln sie sehr ähnliche Habitate, die sich lediglich in der Höhenlage unterscheiden; *V. berus* steigt höher hinauf. In der Kontaktzone werden die Habitate aufgeteilt. *V. aspis* scheint dort *V. berus* aus den wärmsten Bereichen zu verdrängen.

Die Ergebnisse zeigen, dass *V. berus* und *V. aspis* die Voralpen der Westschweiz in kompetitiver Parapatrie bewohnen. Dieser Sachverhalt dürfte zu einem wesentlichen Teil die Vorkommen der beiden Arten erklären, wie dies auch an der nördlichen Verbreitungsgrenze von *V. aspis* der Fall ist.

10. REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier ici tous ceux qui ont contribué, de près ou de loin, à l'accomplissement de ce travail. En particulier, je tiens à exprimer ma sincère gratitude aux personnes suivantes:

Professeur André Aeschlimann, ancien directeur de l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, qui, en 1985 déjà, m'a mis en contact avec les spécialistes en herpétologie de l'Institut Tropical Suisse de Bâle.

Professeur Claude Mermod (Neuchâtel), qui a accepté de diriger ce travail en herpétologie, tout en m'accordant un poste d'assistant. Je le remercie pour sa confiance, ses encouragements et ses conseils tout au long de cette étude.

Professeur Hubert Saint Girons (Paris), dont l'excellence de ses travaux de pionnier sur les vipères m'ont donné envie de travailler dans ce domaine. Je le remercie tout particulièrement pour son hospitalité, sa disponibilité, ses critiques constructives, et pour avoir accepté de faire partie du jury de thèse.

Dr Guy Naulleau (Chizé), pour l'intérêt qu'il porte à mes recherches et dont les nombreux travaux sur les vipères m'ont beaucoup inspiré. Je le remercie pour ses conseils judicieux, pour sa visite très amicale sur le terrain et pour avoir accepté de faire partie du jury de thèse.

Professeur Volker Mahnert (Genève), pour l'intérêt qu'il porte aux études herpétologiques et pour avoir accepté de faire partie du jury de thèse.

Dr Louis-Félix Bersier (Neuchâtel), pour l'intérêt qu'il porte à mes recherches, pour ses conseils judicieux et pour avoir accepté de faire partie du jury de thèse.

André Fasel (Fribourg), pour ses conseils, ses encouragements et l'intérêt qu'il porte aux études herpétologiques.

Lionel Cavin (Bex), pour sa collaboration sympathique sur le terrain et son enthousiasme à étudier le lézard vivipare.

François Reichenbach (Vuadens), pour m'avoir mis gratuitement à disposition son chalet d'Alpage.

Jacqueline Moret (Neuchâtel), pour ses conseils et ses analyses statistiques, et pour sa visite amicale sur le terrain.

Drs Luca Luiselli et Massimo Capula (Rome), pour l'intérêt qu'ils portent à mes recherches et leur amicale collaboration.

Stéphane Aubry (Neuchâtel), pour son aide précieuse dans l'analyses des crottes.

Dr Jean-Paul Theurillat (Genève), pour son amicale collaboration lors des relevés botaniques.

Dr Andreas Moser (Zürich), pour m'avoir initié à la télémétrie.

Jean-Pierre Jeanneret (Colombier), qui a bien voulu construire les émetteurs et m'équiper pour la télémétrie.

Albin Collaud (Neuchâtel), qui a bien voulu construire et installer sur le terrain d'étude les terrariums extérieurs.

Dr Urs Tester (Bâle), pour m'avoir informé sur sa technique de mesure de l'ensoleillement théorique et pour m'avoir prêté du matériel.

Peter Zbinden (Zürich), qui a bien voulu calculer et représenter graphiquement l'arc diurne solaire à Feutersoey.

Nicolas Gard (Martigny), qui a bien voulu me transmettre ses observations de vipères dans le Tschärtzistal.

La Commune de Gsteig, pour m'avoir donné des copies de cartes topographiques, ainsi que divers renseignements.

Mes collègues des instituts de Zoologie des Universités de Neuchâtel et de Fribourg, qui m'ont tous, à un moment ou un autre, consacré de leur temps: Dr Nicole Lachat, Dr Jean-Steve Méia, Dr Jean-Marc Weber, Dr Paul Marchesi, Pascal Stucki, Dr Pascal Steullet, Adrian Aebischer, Dr Francis Saucy, Dr Antony Buchala, Jean-Claude Dougoud, Reto Lienhard, les Professeurs Willy Matthey, Patrick Gerrin, Dietrich Meier et Jean Schowing.

Mes collègues du KARCH, et plus particulièrement Silvia Zumbach, Ueli Hofer et Jean-Marc Pillet, pour l'intérêt qu'ils ont porté à ma recherche.

Tous mes amis qui sont venu me trouver sur le terrain et avec qui j'ai partagé des observations inoubliables de la vie intime des vipères.

Je remercie enfin très chaleureusement ma compagne Angèle et mon fils Ludovic qui m'ont fidèlement accompagné sur le terrain tout au long de mes recherches, ainsi que mes parents et ma famille, pour leurs encouragements, leur compréhension et leur patience.

Cette étude n'aurait pu se réaliser sans les autorisations de capture et de marquage décernées par le canton de Berne et sans les soutiens financiers du Fonds de la Loterie du canton de Berne (P. Widmer), de la Ligue Bernoise pour la Protection de la Nature (Dr G. Wagner) et de la Ligue Suisse pour la Protection de la Nature (Dr W. Geiger). Je les remercie vivement.

11. BIBLIOGRAPHIE

- ANDREN, C., 1981. Behavior and population dynamics in the adder, *Vipera berus* (L.) Dissertation. Department of Zoology, Box 250 09, S-40031 Göteborg, Sweden.
- ANDREN, C., 1982. Effect of Prey density on Reproduction, Foraging and other Activities in the adder, *Vipera berus* (L.). *Amphibia-Reptilia* . 3:81-96.
- ANDREN, C. and NILSON, G. 1981. Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus*. *Biological Journal of the Linnean Society*. 15:235-246.
- ANDREN, C. and NILSON, G. 1983. Reproductive tactics in an Island population of adders, *Vipera berus* (L.), with a fluctuating food resource. *Amphibia-Reptilia*. 4:63-79.
- ANGEL, F., 1946. Faune de France. Librairie de la Faculté des Sciences. Paris. 204 pp..
- ARNOLD, E.N. et BURTON, J.A. 1978. A Field Guide to the Amphibians and Reptiles of Britain and Europe. Collins Sons and Company Ltd.
- ARNOLD, S. J., 1993. Foraging theory and prey-size - predator-size relations in snakes. In: *Snakes ecology and behavior*, edited by Seigel and Collins, MacGraw-Hill, Inc., 87-115.
- ARTHUR, W., 1982. The evolutionary consequences of interspecific competition. *Adv. Ecol. Res.* 12: 127-187.
- BARON, J.-P., 1992. Régime et cycle alimentaire de la vipère d'Orsini (*Vipera ursini* Bonaparte, 1835) au Mont Ventoux, France. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 47, 287-311 (1992).
- BEA, A., BAS, S., BRANA, F. et SAINT GIRONS, H., 1984. Morphologie comparée et répartition de *Vipera seoanei* Lataste, 1879, en Espagne. *Amphibia-Reptilia* 5:395-410.
- BEA, A., BRANA, F., BARON, J.-P. et SAINT GIRONS, H., 1992. Régimes et cycles alimentaires des vipères européennes (Reptilia, Viperidae): étude comparée. *Année Biologique* 31, 25-44.
- BEGON, M., HARPER, J. L. and TOWNSEND, C. R., 1990. *Ecology: individuals, populations and communities*. 2nd ed. Blackwell Scientific Publications: Boston, Oxford, London.
- BERGER, O. 1975. Les serpents de la région genevoise et étude d'une population de *Vipera aspis aspis* (L.). Travail de diplôme, Université de Genève, 58 pp., non publié.
- BIELLA, H.-J. et VÖLKL, W. 1987. Beobachtungen zur saisonalen und diurnalen Aktivität der Kreuzotter (*Vipera b. berus* (L.)) (Reptilia, Serpentes, Viperidae). *Zoologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden*. 43 : 41-48.
- BIELLA, H.-J., DITTMAN, G et VÖLKL, W., 1993. Ökologische Untersuchungen an Kreuzotterpopulationen (*Vipera b. berus* L.) in vier Regionen Mitteldenschlands (Reptilia, Serpentes: Viperidae). *Zoologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde. Dresden*. 47:193-204.
- BIRCH, L. C., 1957. The meanings of competition. *Amer. Nat.* 91:5-18.

- BLANCHARD, F.N. et BLANCHARD, F.C. 1940. The inheritance of melanism in the Garter snake *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Linnaeus), and some evidence of effective autumn mating. Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters. 26:177-192.
- BLANCHARD, F.N. & FINSTER, E.B. 1933. A method of marking living snakes for futur recognition, with discussion of some problems and results. Ecology. 14:334-347.
- BLONDEL, J., 1986. Biogéographie évolutive. Masson, Paris. 221 pp.
- BRANA, F., BEA, A. et SAINT GIRONS, H., 1988. Composicion de la dieta y cyclos de alimentacion en *Vipera seoanei* Lataste 1879. Munibe (Ciencias naturales) 40, 19-27.
- BROWN, J. H., 1971. Mechanism of competitive exclusion between two species of chipmunks (*Eutamias*). Ecology 52:306-311.
- BROWN, W. L. et WILSON, E. O., 1956. Character displacement. Syst. Zool. 7:49-64.
- BROWN, W.S. and PARKER, W.S., 1982. Niche dimension and resource partitioning in a great basin desert snake community. In: N.J. Scott, Jr., ed. 1982. Herpetological communities: a symposium of the society for the study of amphibians and reptiles and the herpetologists' league, August 1977. 59-81.
- BRUNO, S. et MAUGERI, S., 1990. Serpenti d'Italia e d'Europa. Giorgio Mondadori, Milano.
- CANTUEL, P., 1949. Faune des vertébrés du Massif Central de la France. Paris, Lechevalier édit., 104 pp.
- CAPULA, M. and LUISELLI, L. 1992. Ecology and phenology of *Vipera berus* populations (Reptilia: Viperidae) from eastern Italian Alps. Proc.Sixth Ord.Gen.Meet.S.E.H., Budapest 1991, Korsos and Kiss eds. 1992 : 95-99.
- CAPULA, M. and LUISELLI, L. 1994. Reproductive strategies in alpine adders, *Vipera berus*. The black females bear more often. Acta OEcologica 15(2): 207-214.
- CAPULA, M., LUISELLI, L. and ANIBALDI, C., 1992. Complementary study on the reproductive biology in female adder, *Vipera berus* (L.), from eastern italian Alps. Vie Milieu 42:327-336.
- CARPENTER, C. C., 1952. Comparative ecology of the common garter snake (*Thamnophis s. sirtalis*), the ribbon snake (*Thamnaphis s. sauritus*), and Butler's garter snake (*Thamnophis butleri*) in mixed populations. Ecol. Monogr. 22, 235-258 (1952).
- CAVIN, L. 1992. Ecologie et structure d'une population subalpine de lézards vivipares (*Lacerta vivipara* Jacquin 1787). Travail de licence. Institut de Zoologie. Université de Neuchâtel. Suisse. 88 pp. Non publié.
- CAVIN, L. 1993. Structure d'une population subalpine de lézards vivipares (*Lacerta vivipara* Jacquin, 1787). Rev. Suisse de Zool. 100:357-371.
- CAVIN, L. 1993a. Observations d'individus mélaniques chez le lézard vivipare (*Lacerta vivipara* Jacquin, 1787) et le lézard des souches (*Lacerta agilis* Linné, 1758). Bull.Soc.Herp.France. 65-66:76-78.
- CHALINE, J., BAUDVIN, H., JAMMOT, D. et SAINT GIRONS, M.-C. , 1974. Les proies des rapaces (petits mammifères et leur environnement). DOIN, Paris. 141 pp..

CHAPPELL, M. A., 1978. Behavioral factors in the altitudinal zonation of chipmunks (*Eutamias*). *Ecology* 59:565-579.

CHARLAND, M.B. and GREGORY, P.T. 1990. The influence of female reproductive status on thermoregulation in a viviparous snake, *Crotalus viridis*. *Copeia* 4, 1089-1098.

CHARNOV, E. L., 1976. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *American Naturalist*. 110:141-151.

DAJOZ, R., 1985. Précis d'écologie. Bordas. Paris. 505 pp.

DAY, M. G., 1966. Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. *Journ. Zool. London* 148, 201-217.

DEBROT, S., MERMOD, C., FIVAZ, G. et WEBER, I.-M., 1982: Atlas des poils de mammifères d'Europe. Ed. Inst. Zool. Univ. Neuchâtel. 208 p.

DEJONGHE, J.-F., 1984. Les oiseaux de montagne. Editions du point vétérinaire. Maison-Alfort. 310 p.

DESMET, J.-F., COULDOUMY, C., BLONDEL, J. et LAVIGNE, C. 1994. Quatre jeunes d'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) s'envolent de la même aire dans les Alpes françaises. *Nos Oiseaux* 42:305-310.

DICE, L. R., 1952. *Natural communities*. University of Michigan Press, Ann. Arbor.

DICKMAN, C. R., 1988. Body size, prey size and community structure in insectivorous mammals. *Ecology* 69, 569-580.

DOLCE, S., LAPINI, L. and STERGULC, F., 1982. Contributo preliminare allo studio dell'erpetofauna della bassa pianura friulana. Note eco-etologiche sugli Anfibi e Rettili del Bosco Baredi e Selva di Arvonchi (Muzzana del Turgnano, Udine). *Quad. sulla struttura delle zoocenosis terrestri*. C.N.R. , AQ 1/181, 10-35.

DROZ, B., 1994. La Vipère aspic, *Vipera aspis* (L.) dans le Jura suisse. Congrès Soc.Herp.Fr., Martigny, 21-25 juin 1994, résumé.

DUGUY, R., 1958. Le comportement de printemps chez *Vipera aspis* L.. *Vie et milieu* 9:200-210.

DUGUY R. 1963. Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L. (Thèse). *Vie et milieu*. 14 : 311-443.

DUGUY R. 1972. Notes sur la biologie de *Vipera aspis* L. dans les Pyrénées. *Terre et Vie*. 26 : 98-117.

DUGUY, R. et SAINT GIRONS, H., 1978. La répartition des vipères et de quelques autres reptiles sur le Plateau de Millevaches (Limousin). *Annales de la Soc.des Sc. Nat. de la Charente-Maritime*. 6:351-354.

DUGUY, R. et SAINT GIRONS, H. 1988. Le mélanisme chez la couleuvre à collier, *Natrix natrix helvetica* (Lacépède, 1789) dans l'Ouest de la France. *Ann. Soc. Sc. Nat. Charente - Maritime*. 7(7):837-848.

ENDLER, J. A., 1977. Geographic variation, speciation, and clines. Princeton University Press, Princeton Nj., 246 pp..

- FATIO, V., 1872. Faune des vertébrés de la Suisse. Vol.3 : Histoire naturelle des Reptiles et des Batraciens. Genève et Bâle, H.Georg, Libraire-Editeur. Paris, J.B. Baillière et fils.
- FERRIERE, R., 1986. *Vipera berus berus* dans les Alpes maritimes et l'Est des Alpes-de-Hautes-Provence: un problème de biogéographie Biocosme mésogéen 3(4):121-182.
- FITCH, H. S. et SHIRER, H. W., 1971. A radiotelemetric study of spatial relationships in some common snakes. *Copeia* 1971:118-128.
- FLATT T. und DUMMERMUTH S. 1993. Zur Kenntnis der Aspisp- oder Juraviper *Vipera aspis aspis* (L., 1758) im Kanton Solothurn. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft des Kantons Solothurn. 1993 : 75-102.
- FLEHARTY, E. D., 1967. Comparative ecology of *Thamnophis elegans*, *T. cyrtopsis* and *T. rufipunctatus* in New Mexico. *Southwest. Nat.* 12, 207-230.
- FORSMAN, A., 1991. Adaptive variation in head size in *Vipera berus* L. populations. *Biol. J. Linn. Soc.* 43 : 281 - 296.
- FORSMAN, A., 1991a. Variation in sexual size dimorphism and maximum body size among adder populations: effect of prey size. *Journ. Anim. Ecology* 60:253-267.
- FORSMAN, A. 1993. Growth rate in different colour morphs of adder, *Vipera berus*, in relation to yearly weather variation. *Oikos*. 66:279-285.
- FORSMAN, A., 1995. Opposing fitness consequences of color pattern in male and female snakes. *J. Evolution Biology* 8:53-70.
- FORSMAN, A. and AS, S. 1987. Maintenance of colour polymorphism in adder, *Vipera berus*, populations: a test of a popular hypothesis. *Oikos* (Copenhagen) 50:13-16.
- FORSMAN, A. and LINDELL, L.E., 1993. The advantage of a big head: swallowing performance in adders, *Vipera berus*. *Funct. Ecology* 7, 183-189.
- GIBBONS, J.W. et SEMLITSCH, R.D., 1987. Activity pattern. In: Snakes. Ecology and evolutionary biology. (R.A.Seigel, J.T.Collins and S.S.Novak, eds.), Macmillan publishing company, New York. 396-421.
- GIBSON, A.R. and FALLS, J.B. 1979. Thermal biology of the common Garter Snake *Thamnophis sirtalis* (L.) I. Temporal variation, environmental effects and sex differences. *Oecologia Berlin*. 43:79-97.
- GREGORY, P.T., 1975. Aggregation of gravid snakes in manitoba, Canada. *Copeia* 1975, 185-186.
- GREGORY, P. T., 1982. Reptilian hibernation. In: *Biology of Reptilia*. Vol. 13 (C. Gans et F. H. Pough, eds). Academic Press, New York. pp.53-154.
- GREGORY, P. T., MACARTNEY, J. M. et LARSEN, K. W., 1987. Spatial patterns and movements. In: *Snakes. Ecology and evolutionary biology*. (R.A.Seigel, J.T.Collins and S.S.Novak, eds.), Macmillan publishing company, New York. pp. 366-395.
- HALD, A. 1967. *Statistical theory with engineering applications*. John Wiley eds. New York-London-Sydney.
- HARDIN, G., 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131, 1292-1297.

HAUSSER, J., 1984. Genetic drift and selection: Their respective weights in the morphological and genetic differentiation of four species of shrews in Southern Europe (Insectivora, Soricidae). *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 22:302-320.

HAUSSER, J., 1995. Mammifères de la Suisse. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin. Edité par la commission des mémoires de l'Académie suisse des sciences naturelles. 501 pp..

HOFER, U. 1991. Die Reptilien des Kantons Bern.. Sonderdruck aus den Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern. Druck Paul Haupt AG Bern. 48(1991): 182-184.

IMHOF, E. 1965. Atlas de la Suisse. Editeur: Service topographique fédéral. Wabern-Bern.

JACQUAT, M.S. et MONNEY, J.-C. 1993. Grive draine (*Turdus viscivorus*) capturant un lézard vivipare. *Nos Oiseaux* 42:231.

JENNRICH, R.I. et TURNER, F.B., 1969. Measurement of non circular home range. *J. Theor. Biol.* 22:227-237.

KEY, K. H. L., 1981. Species, parapathy, and the morabine grasshoppers. *Syst. Zool.* 30:425-458.

KIRCHHOFER, W., 1982, 1984. Atlas climatologique de Suisse. Editeur: Service hydrologique et géologique national, 3003 Bern.

KIRCHHOFER, W. et SEVRUK, B. 1992. Hauteurs moyennes annuelles corrigées des précipitations 1951-1980. Feuille 2.2 de l'Atlas hydrologique de la Suisse. Editeur: Service hydrologique et géologique national, 3003 Bern.

KJAERGAARD, J. 1981. Udbredelsen af sort Hugorm i Danmark. *Flora och Fauna.* 87:27-29.

KJAERGAARD, J., 1981a. A method for examination of stomach content in live snakes and some information on feeding habits in common viper (*Vipera berus*) in Denmark. *Natura Jutlandica* 19, 45-48.

KLEMENZ, F. et LEHNERT, M., 1993. Das Reliktorkommen der Aspispiper (*Vipera aspis* L.) im Schwarzwald. *Mertensiella* 3:301-310.

KRAMER, E., 1970. Revalidierte und neue Rassen der europäischen Schlangenfaua. *Lav.Soc.Ital.Biogeogr.* 1:667-676.

KRAMER, E. et STEMMLER, O., 1986. Schematische Verbreitungskarten der Schweizer Reptilien. *Rev.Suisse Zool.* 93:779-802.

KRAMER, E. et STEMMLER, O. 1992. Nos Reptiles. Publication du Muséum d'Histoire naturelle de Bâle. 96 p.

KREBS, C. J., 1985. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row, New York, NY. Third edition, 800 pp..

LABHART, T. P., 1992. Geologie der Schweiz. Ott Verlag, Thun. 211 pp..

LANDOLT, E., 1977. Oekologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes, Eidgenössischen Technischen Hochschule, Stiftung Rübel, Zürich, 208 pp..

- LEHNERT M. und KLEMENZ, F. 1993. Verbreitung und Klimaanspruch der Kreuzotter (*Vipera berus berus* L.) in Südwestdeutschland. *Mertensiella* 3:343-356.-
- LEVENE, H., 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *Am.Nat.* 87:331-333.
- LILLIEFORS, H. W., 1967. On the Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown. *J. Amer. Stat. Assoc.* 62:399-402.
- LUISELLI, L. 1992. Reproductive success in melanistic adders: a new hypothesis and some considerations on Andren and Nilson's (1981) suggestions. *Oikos* 64:601-604.
- LUISELLI, L. 1993. The ecological role of color polymorphism in male adders, *Vipera berus*: testing the hypotheses. *Rev.Ecol. (Terre Vie)*. 48:49-56.
- LUISELLI, L. and AGRIMI, U., 1991. Composition and variation of the diet of *Vipera aspis francisciredi* in relation to age and reproductive stage. *Amphibia-Reptilia* 12, 137-144 ()
- LUISELLI, L. and ANIBALDI, C., 1991. The diet of the adder (*Vipera berus*) in two alpine environments. *Amphibia-Reptilia* 12, 214-217.
- LUISELLI, L. , ANIBALDI, C. and CAPULA M., 1995. The diet of juvenil adders, *Vipera berus*, in a alpine habitat. *Amphibia-Reptilia*. 16, 404-407.
- LUISELLI, L. , CAPULA, M., RUGIERO, L. et ANIBALDI, C., 1994. Habitat choice by melanistic and cryptically coloured morphs of the adder, *Vipera berus* . *Bolletino di Zoologia* 61:213-216.
- LUISELLI, L. and RUGIERO, L., 1991. Food niche partitioning by water snakes (Genus *Natrix*) at a freshwater environment in Central Italy. *Journ. of Freshwater Ecology* 6, 439-444.
- MACARTHUR, R. H. et LEVINS, R., 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101:377-385.
- MACARTHUR, R. H. et PIANKA, E.R., 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100:603-609.
- MACARTHUR, R. H. et WILSON, E. O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N. J..
- MADSEN, T., 1984. Movements, Home Range Size and Habitat Use of Radio-tracked Grass Snakes (*Natrix natrix*) in Southern Sweden. *Copeia* 1984(3):707-713.
- MADSEN, T. and SHINE, R., 1992. Sexual competition among brothers may influence offspring sex ratio in snakes. *Evolution* 46:1549-1552.
- MADSEN, T. and SHINE, R., 1992a. A rapid, sexually selected shift in mean body size in a population of snakes. *Evolution* 46:1220-1223.
- MADSEN, T. and SHINE, R., 1992b. Determinants of reproductive succes in female adders, *Vipera berus*. *Oecologia* 92:40-47.
- MADSEN, T. and SHINE, R., 1993. Costs of reproduction in a population of European adders. *Oecologia* 94:488-495.

- MADSEN, T. and SHINE, R., 1994. Costs of reproduction influence the evolution of sexual size dimorphism in snakes. *Evolution* 48:1389-1397.
- MADSEN, T. and SHINE, R., 1994a. Components of lifetime reproductive success in adders, *Vipera berus*. *Journal of Animal Ecology* 63:561-568.
- MADSEN, T., SHINE, R., LOMAN, J. and HAKANSSON, T., 1992. Why do females adders copulate so frequently ? *Nature* 355:440-441.
- MADSEN, T., SHINE, R., LOMAN, J. and HAKANSSON, T., 1993. Determinants of mating success in male adders, *Vipera berus*. *Anim. Behav.* 45:491-499.
- MADSEN, T. and STILLE, B. 1988. The effect of size dependent mortality on colour morphs in male adders, *Vipera berus*. *Oikos*. 52:73-78.
- MAYR, E., 1963. *Animal species and evolution*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. 721 pp..
- MERTENS, R., 1972. Nachträge zum "Kosmos-Naturführer": Kriechtiere und Lurche. *Salamandra* 8:81-85.
- MEYLAN, A., 1977. Le campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.): biologie de la forme fouisseuse et méthodes de lutte. *Rev.Suisse Agric.* 9, 178-187.
- MILLER, R. S., 1964. Ecology and distribution of Pocket Gophers (Geomyidae) in Colorado. *Ecology* 45:256-272.
- MONNEY, J.-C., 1988. Ecoéthologie d'une population de vipères (*Vipera aspis* L.) dans les Préalpes fribourgeoises. Travail de licence. Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, 116 pp., non publié.
- MONNEY, J.-C. 1990. Habitat, morphométrie et cycles annuels d'activité de la vipère aspic, *Vipera aspis* (L), dans une station de l'Intyamon (Préalpes fribourgeoises). *Bull.Soc.Frib.Sc.Nat.* 79:185-211.
- MONNEY, J.-C. 1990a. Régime alimentaire de *Vipera aspis* L. (Ophidia, Viperidae) dans les Préalpes fribourgeoises (Ouest de la Suisse). *Bull.Soc.Herp. de France.* 53:40-49.
- MONNEY, J.-C. 1991. Bemerkungen zur Biologie der Aspispiper (*Vipera aspis*) und Kreuzotter (*Vipera berus*) in einem Gebiet gemeinsamen Vorkommens im Berner Oberland. In : *Die Reptilien des Kantons Bern*. U.Hofer, 1991. Sonderdruck aus den Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern. Druck Paul Haupt AG Bern. 48 (1991) : 182-184.
- MONNEY, J.-C. 1992. Note sur l'utilisation de l'habitat et les déplacements chez la vipère aspic (*Vipera aspis* L.) dans une station de l'Intyamon. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 81:28-40.
- MONNEY, J.-C. 1993. Predation of lizards and frogs by adult vipers, *Vipera aspis* , in the Bernese Prealpine region (West Switzerland). *Amphibia-Reptilia* 14:93-95.
- MONNEY, J.-C., 1994. Comparaison des cycles annuels d'activité de *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans une station de l'Oberland bernois (Ouest de la Suisse). *Bull. Soc. Herp. France* 71-72, 49-61.

- MONNEY, J.-C., 1994a. Note sur la reproduction et la taille des nouveau-nés chez la vipère aspic (*Vipera aspis*) et la vipère péliade (*Vipera berus*) dans l'Oberland bernois. Bull.Soc.Frib.Sc.Nat. 83:61-74.
- MONNEY, J.-C., LUISELLI, L. and CAPULA, M. 1995. Correlates of melanism in a population of adders (*Vipera berus*) from the Swiss Alps and comparisons with other alpine populations. Amphibia-Reptilia 16: 323-330.
- MONNEY, J.-C., LUISELLI, L. and CAPULA, M. 1995. Notes on the natural history of the smooth snake, *Coronella austriaca*, in the Swiss Alps. British Herpetological Society Bulletin. 54:21-27.
- MONNEY, J.-C., LUISELLI, L. and CAPULA M., 1996. Taille et mélanisme chez *Vipera aspis* dans les Préalpes suisses et en Italie centrale et comparaison avec différentes populations alpines de *Vipera berus*. Rev. Suisse Zool. 103:81-100.
- MOSER, A. 1988. Untersuchung einer Population der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) mit Hilfe der Radio-telemetrie. Thesis. Universität Basel.
- MOSER, A., GRABER, C. et FREYVOGEL, T.A., 1984. Observation sur l'éthologie et l'évolution d'une population de *Vipera aspis* L. au nord du Jura suisse. Amphibia-Reptilia. 5 : 373-393.
- MUSHINSKY, H.R., 1987. Foraging Ecology. In: Snakes. Ecology and evolutionary biology. (R.A.Seigel, J.T.Collins and S.S. Novak, eds.), Macmillan publishing company, New York. 302-334.
- NAULLEAU, G., 1965. La biologie et le comportement prédateur de *Vipera aspis* au laboratoire et dans la nature. Thèse. Bull.Biol.France et Belgique 99:395-524.
- NAULLEAU G., 1966. Etude complémentaire de l'activité de *Vipera aspis* dans la Nature. Vie et Milieu. 17 : 461-509.
- NAULLEAU, G. 1969. Espace vital et territoire chez *Vipera aspis*. In: Entretiens de Chizé, Territoire et Domaine vital, Masson, Paris, Sér. "Eco-Ethologie". 1 : 55-77.
- NAULLEAU, G. 1972. Remarques préliminaires sur le mélanisme chez *Vipera aspis* et *Vipera berus*. Bull.des naturalistes Orléanais. France 5:5-7.
- NAULLEAU, G. 1973. Contribution à l'étude d'une population mélanique de *Vipera aspis* dans les Alpes suisses. Bull.Soc.Sc.Nat.Ouest France. 71: 15-21.
- NAULLEAU, G. 1979. Un cas de mélanisme chez *Vipera berus* L. dans l'Ouest de la France. Bull.Soc.Sc.Nat.Ouest France. 1:197-198.
- NAULLEAU G. 1981. Détermination des périodes de l'ovulation chez *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans l'Ouest de la France, étudiée par radiographie. Bull. Sc. Nat. Ouest Fr. 3 : 151-153.
- NAULLEAU, G., 1983. Action de la température sur la digestion chez cinq espèces de vipères européennes du genre *Vipera*. Bull. Soc. Zool. France 108, 47-58 ().
- NAULLEAU, G., 1983a. The effects of temperature on digestion in *Vipera aspis*. Journ. of Herpetology 17, 166-170.

NAULLEAU, G. 1986. Effects of temperature on "gestation" in *Vipera aspis* and *Vipera berus* (Reptilia, Serpentes). In: Studies in Herpetology, Proc. 3rd Ord. Gen. Mtg. Societas Europea Herpetologica. Roczek Z., Ed., Prague, Charles University. 1986 : 489-494.

NAULLEAU, G. et SAINT GIRONS, H. 1981. Poids des nouveau-nés et reproduction de *Vipera aspis* (Reptilia:Viperidae), dans des conditions naturelles et artificielles. Amphibia-Reptilia. 2:51-62.

NAULLEAU, G., BONNET, X. et DURET, S., 1996. Déplacements et domaines vitaux des femelles reproductrices de vipères aspics (*Vipera aspis* (Reptilia, Viperidae)) dans le Centre Ouest de la France. Bull. Soc. Herp. France. Sous presse.

NEET, C., 1989. Ecologie comparée et biogéographie évolutive de deux espèces parapatriques: *Sorex araneus* et *Sorex coronatus* (Mammalia, Insectivora, Soricidae). Thèse de doctorat. Université de Lausanne. 241 pp..

NEUMEYER, R., 1984. Ökologische Untersuchungen an Kreuzottern (*Vipera berus*) im Dischmatal. Diplomarbeit, Zoologisches Museum der Universität Zürich. 70 pp.

NEUMEYER, R., 1987. Density and seasonal movements of the adder (*Vipera berus* L. 1758) in a subalpine environment. Amphibia-Reptilia 8, 259-276.

NILSON, G., 1981. Ovarian cycle and reproductive dynamics in the female adder, *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae). Amphibia-Reptilia 2:63-82.

PERRET GENTIL, C. et ESTOPPEY, F. 1977. Etude éco-éthologique de populations de vipères (*Vipera aspis* L.) WWF Suisse, rapport No 3, 26 pp.

PHELPS, T.E., 1978. Seasonal movement of snakes *Coronella austriaca*, *Vipera berus* and *Natrix natrix* in southern England. Brit. Journ. of Herp. 5:761-775.

PHISALIX, M., 1940. Vipères de France. Stock, Paris. 227 p.

PIANKA, E.R., 1970. On r- and K-selection. Am. Nat. 104:592-597.

PIANKA, E.R., 1973. The structure of lizard communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4, 53-74.

PIELOWSKI, Z., 1962. Untersuchungen über die Ökologie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.). Zool. Jb.Syst. 89:489-500.

PILLET, J.-M. et GARD, N., 1979. Les reptiles du Valais. I. Les ophidiens. Bull. de la Murithienne. 96:85-113.

POMIANOWSKA- PILIPIUK, I., 1974. Energy balance and food requirements of adult vipers *Vipera berus* (L.) Ekologia Polska 22(1):195-211.

PRESTT, I. 1971, An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. J. Zool. London. 164 : 373-418.

PULLIAM, H. R., 1988. Sources, sinks, and population regulation. The American Naturalist 132:652-661.

REINERT, H.K., 1984. Habitat variation within sympatric snake populations. Ecology. 65:1673-1682.

- REINERT, H. K., 1993. Habitat selection in snakes. In: Snakes. Ecology and Behavior. (R.A.Seigel and J.T.Collins eds.), McGraw-Hill, Inc. New York. pp. 201-240.
- REYNOLDS, R.P. and SCOTT N.J., 1982. Use of mammalian resource by a Chihuahuan snake community. In: Herpetological Communities (N.J. Scott, Jr., ed.) U.S.Fish Wildl. Serv. Wildl. Res. Rep. 13, 99-118.
- ROLLINAT, R., 1934. La vie des reptiles de la France centrale. Delagrave, Paris, 340 pp.
- ROSENZWEIG, M. L., 1981. A theory of habitat selection. Ecology 62:327-335.
- ROUGHGARDEN, J., 1983. Coevolution between competitors. In: D. J. Futuyma et M. Slatkin (eds.), Coevolution. Sinauer, Sunderland, MA, pp. 383-403.
- RUGIERO, L. , CAPULA, M., FILIPPI, E. and LUISELLI, L., 1995. Food habits of mediterranean populations of the smooth snake (*Coronella austriaca*). Herpetological Journal 5, 316-318.
- SAINT GIRONS, H., 1947. Ecologie des vipères: I *Vipera aspis* . Bull.Soc.Zool.France. 72:158-169.
- SAINT GIRONS, H., 1952. Ecologie et éthologie des vipères de France. Ann.Sc.Nat., Zool. 14, 263-343.
- SAINT GIRONS, H., 1957. Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* L. dans l'Ouest de la France. Bull.Biol.Fr.Belg. 91, 284-350.
- SAINT GIRONS, H., 1971. Les vipères d'Europe occidentale et catalogue des reptiles. In: La grande encyclopédie de la nature, Paris, Bordas II, 609-761.
- SAINT GIRONS H. 1972-73. Le cycle sexuel de *Vipera aspis* (L.) en montagne. Vie et Milieu. 23 : 309-328.
- SAINT GIRONS, H. 1975. Coexistence de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire-Atlantique: un problème de compétition interspécifique. Rev.Ecol.(Terre et Vie). 29(3): 590-613.
- SAINT GIRONS, H., 1975a. Observations préliminaires sur la thermorégulation des vipères d'Europe. Vie et Milieu 25, 137-168.
- SAINT GIRONS, H., 1977. Caryotypes et évolution des vipères européennes (Reptilia, Viperidae). Bull.Soc.Zool. Fr.102:39-49.
- SAINT GIRONS, H., 1978. Morphologie externe comparée et systématique des vipères d'Europe. Rev.Suisse Zool.85:565-595 ().
- SAINT GIRONS, H., 1978a. Thermorégulation comparée des vipères d'Europe. Etude biotéléométrique. Terre et Vie 32, 417-439.
- SAINT GIRONS, H., 1979. Les cycles alimentaires des vipères européennes dans des conditions semi-naturelles. Ann.Biol.Anim., Bioch.Biophys. 19 (1A), 125-134.
- SAINT GIRONS H., 1980. Biogéographie et évolution des vipères européennes. C. R. Soc. Biogéogr. 496:146-172.

- SAINT GIRONS, H., 1980a. Modification sélective du régime des vipères (Reptilia: Viperidae), lors de la croissance. *Amphibia-Reptilia* 1, 127-136.
- SAINT GIRONS, H., 1981. Quelques observations sur la dispersion des nouveau-nés chez *Vipera berus* et *Vipera aspis* dans le bocage atlantique (Reptilia: Viperidae). *Amphibia-Reptilia* 2, 269-272.
- SAINT GIRONS, H., 1989. *V. aspis*. In: Atlas de répartition des amphibiens et des reptiles de France. Société Herpétologique de France, Paris. p. 165.
- SAINT GIRONS, H., 1992. Stratégies reproductrices des Vipéridae dans les zones tempérées fraîches et froides. *Bull. Soc. Zool. France* 117:267-278.
- SAINT GIRONS, H., 1996. Structure et évolution d'une petite population de *Vipera aspis* (L.) dans une région de bocage de l'Ouest de la France. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 51:223-241.
- SAINT GIRONS, H. et DUGUY, R., 1969. Etudes morphologiques des populations de *Vipera aspis* (L.1758) dans l'Ouest et le Sud-Ouest de la France. *Bull. Mus. Nat. Sc. Nat.* 41:1069-1090.
- SAINT GIRONS, H., DUGUY, R. et NAULLEAU, G., 1989. Spatio-temporal aspects of the annual cycle of temperate Viperinae. In: Abstracts of the first world congress of herpetology, Canterbury, 1989.
- SAINT GIRONS, H. et KRAMER, E., 1963. Le cycle sexuel chez *Vipera berus* (L.) en montagne. *Rev. Suisse de Zool.* 70 : 191-221.
- SAINT GIRONS, H. et NAULLEAU, G., 1981. Poids des nouveau-nés et stratégie reproductrice des vipères européennes. *Terre et Vie* 35, 597-616.
- SAINT GIRONS, H., NAULLEAU, G. et CELERIER, M.-L., 1985. Le métabolisme aérobie de *Vipera aspis* et *Vipera berus* (Reptilia: Viperidae) acclimatées à des conditions naturelles. Influence de la température et comparaison des deux espèces. *Amphibia-Reptilia* 6, 71-81.
- 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.
- SAINT GIRONS, M. C., 1973. Les mammifères de France et du Benelux. DOIN éditeurs, Paris. 481 pp..
- SAINT GIRONS M.-C., 1994 Les ennemis des serpents. In: Bauchot, R. Les serpents. Bordas, Paris. p. 172-179.
- SAINT GIRONS, R. et FONS, R. 1977. Un cas de mélanisme chez *Vipera aspis* dans les Pyrénées. *Vie et Milieu.* 27:145-146.
- SAUCY, F., 1988. Dynamique de population, dispersion et organisation sociale de la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman* (Shaw), Mammalia, Rodentia). Thèse. Université de Neuchâtel. 366 pp..
- SAUCY, F. et FASEL, A., 1994. Inventaire faunistique des micromammifères du canton de Fribourg. *Bull.Soc.Frib.Sc.Nat.* 83, 46-60.
- SCHIEMENZ, H., 1987. Die Kreuzotter. Die Neue Brehm-Bücherei A.Ziemschen Verlag. Wittenberg Lutherstadt. 108 pp.

- SCHOENER T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- SCHOENER T.W., 1986. Resource partitioning. In: J. KIKKAWA and D. J. ANDERSON, *Community Ecology: Pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Victoria, Australia. pp. 91-126.
- SCHRODER, G.D. and ROSENZWEIG, M. L., 1975. Perturbation analysis of competition and overlap in habitat utilisation between *Dipodomys ordii* and *Dipodomys meriami*. *Oecologia* 19:9-28.
- SEBELA, M., 1980. The diet of the common viper (*Vipera berus*) in the area of Mt. Kralicky Sneznik. *Folia Zoologica* 29, 117-123.
- SHINE, R., 1977. Habitats, diets and sympatry in snakes: a study from Australia. *Canad. Journ. Zool.* 55, 1118-1128.
- SHINE, R., 1980. Ecology of the australian death adder *Acanthophis antarcticus* (Elapidae): evidence for convergence with the Viperidae. *Herpetologica* 36, 281-289.
- SIEGEL, S., 1956. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. New York, London: McGraw-Hill Kogakusha Ltd., Tokyo, Japan. 312 pp..
- SIMPSON, E. H., 1949. The measure of diversity. *Nature* 163, 688.
- SLADE, N. A. and ROBERTSON, P. B., 1977. Comments on competitively-induced disjunct allopatry. *Occ. pap. Mus. Nat. Hist. Kansas.* 65:1-8.
- SLATKIN, M., 1980. Ecological character displacement. *Ecology* 61:163-178.
- SOCHUREK, E., 1956. Kreuzottern fressen auch den Alpensalamander. *DATZ* 9, 195.
- SOKAL, R. R. et ROHLF, F. J., 1981. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 2nd edition. Freeman and Company, San Francisco, CA, 859 pp.
- TESTER, Urs, 1990. Artenschützerisch relevante Aspekte zur Oekologie des Laubfroschs (*Hyla arborea* L.). Dissertation, Universität Basel. 291 pp.
- VAINIO, I., 1931. Zur Verbreitung und Biologie der Kreuzotter *Vipera berus* (L.) in Finnland. *Ann.Soc.Zool.-Bot. Fennicae, Vanamo-Helsinki.* 12:1-19.
- VIITANEN, P. 1967. Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus berus* (L.), in southern Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 4 : 473-546.
- VÖLKL, W., 1989. Prey density and growth: factors limiting the hibernation succes in neonate adders (*Vipera berus* L.) (Reptilia: Serpentes, Viperidae). *Zool. Anz.* 222, 75-82.
- VÖLKL, W. and BIELLA, H.-J., 1988. Traditional using of mating and breeding places by the adder (*Vipera berus* (L.) (Reptilia, Serpentes, Viperidae). *Zoologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden.* 44:19-23.
- VÖLKL, W. and BIELLA, H.-J., 1993. Ökologische Grundlagen einer Schutzkonzeption für die Kreuzotter *Vipera berus* (Linnaeus 1758) in Mittelgebirgen. *Mertensiella* 3:357-368.

VOLSOE, H. 1944. Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus*. Spolia Zoologica Musei Hauniensis. 5 : 1-157.

ZUFFI, M. 1992. Notes on cloacal temperatures of the adder, *Vipera berus*, in a glacial valley in north-eastern Italy. Amphibia-Reptilia. 13(4) : 407-409.

12. ANNEXES

Reptilia	Mammalia	Mammalia
<i>Lacerta vivipara</i>	<i>Capra ibex</i>	<i>Muscardinus avellanarius</i>
<i>Anguis fragilis</i>	<i>Rupicapra rupicapra</i>	<i>Eliomys quercinus</i>
<i>Coronella austriaca</i>	<i>Capreolus capreolus</i>	<i>Microtus agrestis</i>
<i>Vipera berus</i>	<i>Lynx lynx</i>	<i>Microtus arvalis</i>
<i>Vipera aspis</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Arvicola terrestris</i>
	<i>Meles meles</i>	<i>Clethrionomys glareolus</i>
Amphibia	<i>Martes martes</i>	<i>Pitymys subterraneus</i>
<i>Salamandra atra</i>	<i>Martes foina</i>	<i>Chionomys nivalis</i>
<i>Rana temporaria</i>	<i>Mustela erminea</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i>
<i>Bufo bufo</i>	<i>Mustela nivalis</i>	<i>Apodemus flavicollis</i>
	<i>Sciurus vulgaris</i>	<i>Mus musculus</i>
	<i>Marmota marmota</i>	<i>Talpa europaea</i>
	<i>Lepus capensis</i>	<i>Sorex araneus</i>
	<i>Lepus timidus</i>	<i>Sorex minutus</i>
		<i>Sorex alpinus</i>

Annexe 1: Liste des amphibiens, des reptiles et des mammifères capturés ou observés sur le terrain d'étude. Les chiroptères ne sont pas pris en compte.

	Apod.	Clethr.	Etiom.	Micr.	Pit.	Chion.	Sorex	Total	I.D.S.	N esp.	Eff.p.	Ab.
TOT. 1990 - 1991	136	30	17	10	41	9	94	337	1.55	7	4744	7.10
L.T. juillet 90	19	0	3	3	0	1	7	33	1.19	5	408	8.09
L.T.B.G.T. juillet 90	6	0	0	2	0	1	2	11	1.17	4	104	10.58
L.T.B.D.T. juillet 90	4	0	1	1	0	0	2	8	1.21	4	104	7.69
L.T.H.G.T. juillet 90	2	0	2	0	0	0	0	4	0.69	2	104	3.85
L.T.H.D.T. juillet 90	9	0	0	1	0	0	3	13	0.79	3	104	12.50
L.T.G.T. juillet 90	8	0	2	2	0	1	2	15	1.32	5	204	7.35
L.T.D.T. juillet 90	13	0	1	2	0	0	5	21	1.01	4	204	10.29
L.T.B. juillet 90	10	0	1	3	0	1	4	19	1.27	5	204	9.31
L.T.H. juillet 90	11	0	2	1	0	0	3	17	1.01	4	204	8.33
L.T. mai 91	11	1	0	1	3	3	2	21	1.41	6	408	5.15
L.T.B.G.T. mai 91	5	1	0	0	1	2	1	10	1.36	5	104	9.62
L.T.B.D.T. mai 91	1	0	0	0	1	0	1	3	1.10	3	104	2.88
L.T.H.G.T. mai 91	3	0	0	0	0	1	0	4	0.56	2	104	3.85
L.T.H.D.T. mai 91	2	0	0	1	1	0	0	4	1.04	3	104	3.85
L.T. juillet 91	12	0	3	0	4	2	2	23	1.33	5	408	5.64
L.T.B.G.T. juillet 91	3	0	0	0	1	0	1	5	0.95	3	104	4.81
L.T.B.D.T. juillet 91	1	0	0	0	2	0	0	3	0.64	2	104	2.88
L.T.H.G.T. juillet 91	1	0	2	0	1	2	1	7	1.55	5	104	6.73
L.T.H.D.T. juillet 91	7	0	1	0	0	0	0	8	0.38	2	104	7.69
L.T. sept. 91	34	1	12	0	5	2	21	75	1.34	6	408	18.38
L.T.B.G.T. sept. 91	12	0	3	0	1	0	5	21	1.08	4	104	20.19
L.T.B.D.T. sept. 91	7	1	3	0	0	0	7	18	1.19	4	104	17.31
L.T.H.G.T. sept. 91	8	0	2	0	1	2	5	18	1.37	5	104	17.31
L.T.H.D.T. sept. 91	7	0	4	0	3	0	4	18	1.33	4	104	17.31
L.T. 1991	57	2	15	1	12	7	25	119	1.45	7	1224	9.72
L.T.B.G.T. 1991	20	1	3	0	3	2	7	36	1.32	6	312	11.54
L.T.B.D.T. 1991	9	1	3	0	3	0	8	24	1.39	5	312	7.69
L.T.H.G.T. 1991	12	0	4	0	2	5	6	29	1.45	5	312	9.29
L.T.H.D.T. 1991	16	0	5	1	4	0	4	30	1.28	5	312	9.62
L.T.G.T. 1991	32	1	7	0	5	7	13	65	1.41	6	612	10.62
L.T.D.T. 1991	25	1	8	1	7	0	12	54	1.39	6	612	8.82
L.T.B. 1991	29	2	6	0	6	2	15	60	1.39	6	612	9.80
L.T.H. 1991	28	0	9	1	6	5	10	59	1.45	6	612	9.64
Cyn., Sect.A, D.T. août 90 (12)	4	0	0	1	3	1	3	12	1.47	5	204	5.88
Mol., Sect.A, G.T. Août 90(11)	0	0	0	4	1	0	2	7	0.96	3	204	3.43
Lis. Mol. Sect.A, mai 91 (1)	0	0	0	0	0	0	1	1	0.00	1	104	0.96
Lis. Mol. Sect.A, juillet 91 (1)	3	2	0	0	2	0	8	15	1.19	4	104	14.42
Lis. Mol. Sect.A, sept.91 (1)	11	7	0	0	4	0	4	26	1.29	4	104	25.00
Lis. Mol. Sect.A, 1991 (1)	14	9	0	0	6	0	13	42	1.34	4	312	13.46
Lis. G.T. Sect.A, Mai 91 (2)	4	0	0	0	0	0	2	6	0.64	2	104	5.77
Lis. G.T. Sect.A, juillet 91 (2)	2	0	0	0	0	0	4	6	0.64	2	104	5.77
Lis. G.T. Sect.A, sept.91 (2)	12	1	1	0	3	0	8	25	1.23	5	104	24.04
Lis. G.T. Sect.A, 1991 (2)	18	1	1	0	3	0	14	37	1.12	5	312	11.86
Bord T., sect. A, Mai 91 (3)	5	0	0	1	2	0	3	11	1.24	4	104	10.58
Bord T., sect. A, Juillet 91 (3)	6	0	2	0	0	0	2	10	0.95	3	104	9.62
Bord T., sect. A, Sept.91 (3)	11	3	2	0	3	0	3	22	1.38	5	104	21.15
Bord T., sect. A, 1991 (3)	22	3	4	1	5	0	8	43	1.40	6	312	13.78
Epil., A, D.T.Oct.91 (9)	14	3	1	0	6	0	6	30	1.34	5	104	28.85
F. cl.Ep.,A, G.T.Oct.91 (10)	13	6	0	0	0	0	5	24	1.01	3	104	23.08
Lis. D.T.A, Mai 91 (4)	0	0	0	0	0	0	2	2	0.00	1	104	1.92
Lis. D.T.A, Juillet 91 (4)	1	0	0	0	0	0	1	2	0.69	2	104	1.92
Lis. D.T.A, Sept. 91 (4)	6	0	2	0	0	0	3	11	0.99	3	104	10.58
Lis. D.T.A 1991 (4)	7	0	2	0	0	0	6	15	0.99	3	312	4.81
Bord mur, B, Mai 91 (5)	3	0	0	0	0	0	0	3	0.00	1	104	2.88
Bord mur, B, Juillet 91 (5)	2	0	0	0	0	0	0	2	0.00	1	104	1.92
Bord mur, B, Sept. 91 (5)	8	0	0	0	0	0	3	11	0.59	2	104	10.58
Bord mur, B, 1991 (5)	13	0	0	0	0	0	3	16	0.48	2	312	5.13
Centre coulée, B, Mai 91 (6)	2	0	0	0	0	0	0	2	0.00	1	104	1.92
Centr. coul., B, Juillet 91 (6)	3	0	0	0	2	0	1	6	1.01	3	104	5.72
Centr. coul., B, Sept. 91 (6)	6	2	1	0	0	1	3	13	1.38	5	104	12.50
Centr. coul., B, 1991 (6)	11	2	1	0	2	1	4	21	1.39	6	312	6.73
Bord T., B, Mai 91 (7)	2	1	0	0	0	0	0	3	0.64	2	104	2.88
Bord T., B, Juillet 91 (7)	5	0	0	0	0	0	3	8	0.66	2	104	7.69
Bord T., B, Sept. 91 (7)	9	3	1	0	0	1	0	14	0.99	4	104	13.46
Bord T., B, 1991 (7)	16	4	1	0	0	1	3	25	1.09	5	312	8.01
Petasites, B, Mai 91 (8)	1	0	1	1	1	0	0	4	1.39	4	104	3.85
Petasites, B, Juillet 91 (8)	6	0	1	0	2	0	2	11	1.17	4	104	10.58
Petasites, B, Sept. 91 (8)	5	4	1	0	11	0	3	21	1.45	5	104	20.19
Petasites, B, 1991 (8)	12	4	3	1	8	0	5	36	1.55	6	312	11.54
Tot. mai 1991	28	2	1	3	6	3	10	53	1.42	7	1240	4.27
Tot. juillet 1991	40	2	6	0	10	2	23	83	1.33	6	1240	6.69
Tot. septembre 1991	102	21	20	0	23	4	48	218	1.44	6	1240	17.58
4*50m A (1,2,3,4)	61	13	7	1	14	0	41	137	1.37	6	1248	10.98
4*50m B (5,6,7,8)	52	10	5	1	13	2	15	98	1.40	7	1248	7.85
4*50m B (sans Chion.)								96	1.33	6	1248	7.69

Annexe 2: Résultat des piégeages de micromammifères. Les chiffres entre parenthèses correspondent à leur localisation sur la figure 17. I.D.S. = Indice de diversité spécifique, Ab. = Abondance. G.T. et D.T. = Gauche et Droite Torrent.

Point d'obs.	Alt.	Mars	Avril	Mai	Jun	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Total
T.55 (G1)	1465	8.25	10.25	11.75	12.25	12.00	11.00	9.00	7.00	81.50
T.90 (G1')	1465	8.50	10.25	11.75	12.50	12.25	11.00	10.00	7.50	83.75
T.102 (G2)	1590	8.50	9.75	11.25	12.00	11.75	10.50	9.25	7.50	80.50
T.116 (G2)	1700	8.75	10.25	11.50	12.25	11.75	10.75	9.25	7.75	82.25
T.58 (G3)	1455	9.25	10.75	11.50	12.00	12.00	11.25	10.00	8.00	84.75
T.203 (G4)	1700	9.00	10.50	11.50	12.00	11.75	11.00	9.50	8.25	83.50
T.266 (Nutrition)	1430	3.75	5.50	6.75	7.75	7.50	5.75	4.75	1.75	43.50
T.283 (Nutrition)	1450	7.25	8.75	10.25	11.00	10.75	9.50	7.75	6.50	71.75
T.146 (Hivernage)	1445	6.75	8.50	11.00	11.75	11.25	9.75	7.50	5.50	72.00
T.104 (Nutrition)	1490	8.00	10.00	11.00	11.75	11.50	10.75	8.75	7.00	78.75
T.314 (Nutrition)	1415	6.75	8.50	10.00	10.75	10.50	9.25	7.50	5.00	68.25
T.13 (Hivernage)	1430	8.00	10.00	11.25	11.75	11.50	10.50	8.75	6.75	78.50
T.240 (Nutrition)	1490	8.50	10.50	11.50	12.00	11.75	11.00	9.25	7.25	81.75
T.322 (Nutrition)	1430	8.50	9.75	11.50	12.50	12.00	10.75	8.75	7.50	81.25
T.352 (Nutrition)	1405	7.00	8.00	9.50	10.75	10.00	8.25	7.50	4.50	65.50
T.22 (Nutrition)	1420	8.50	10.00	11.25	11.75	11.50	10.50	9.00	7.50	80.00
<i>1 V. berus seule</i>	1910	9.50	11.00	11.50	12.00	11.75	11.25	10.25	8.75	86.00
<i>2 V. aspis seule</i>	1940	9.50	10.75	11.50	11.75	11.75	11.25	10.00	9.00	85.50
<i>3 V. aspis juv.</i>	1930	9.25	10.75	11.75	12.25	12.00	11.25	10.00	8.50	85.75
<i>4 V. berus seule</i>	1600	8.75	10.75	11.50	11.75	11.75	11.00	9.00	7.75	82.25

Annexe 3: Nombre d'heures d'ensoleillement théorique le 15 de chaque mois et altitudes de 16 points d'observation dans la zone de contact étudiée et de 4 points à proximité de cette zone.

Alt.	herb.	H herb	buiss	arbu	arbr	pierr	Lum	Temp	Hum	Gr.
1610	50	40	30	50	10	10	6.20	4.00	5.14	AS1
1450	20	20	10	50	5	70	6.50	3.75	4.88	AS1
1430	30	15	10	70	0	50	6.10	3.60	5.00	AS1
1435	50	20	10	40	5	40	5.90	3.50	5.63	AS1
1430	80	30	10	60	0	20	5.50	4.00	5.38	AS1
1450	50	15	10	20	20	50	5.60	4.00	5.11	AS1
1435	30	15	0	70	0	60	6.00	4.33	4.50	AS1
1465	20	30	20	70	5	80	5.44	4.67	5.11	AS1
1465	60	30	30	60	0	30	6.30	4.00	5.25	AS1
1420	80	25	10	0	0	30	6.33	4.00	5.22	AS1
1510	30	25	20	30	5	80	7.00	3.50	4.90	AS1
1500	60	30	0	20	10	30	6.20	4.00	5.33	AS1
1490	80	20	20	10	0	30	5.50	3.80	5.50	AS1
1450	50	30	20	40	0	30	5.90	4.14	4.57	AS1
1460	60	30	20	40	0	20	6.00	4.00	5.00	AS1
1430	40	30	10	30	30	80	5.20	3.75	5.13	AS1
1495	70	30	20	10	0	30	5.70	3.83	5.63	AS1
1425	70	40	20	30	50	10	5.44	3.00	5.86	AS1
1415	30	15	0	20	0	30	6.44	4.33	5.14	AS1
1445	30	20	50	5	0	40	7.00	3.80	5.25	AS1
1550	90	40	10	30	20	5	5.50	4.50	4.88	BE1
1600	60	50	20	40	20	0	5.70	3.86	5.33	BE1
1600	60	50	20	40	20	0	5.70	3.86	5.33	BE1
1525	80	40	10	60	20	0	5.70	4.00	5.50	BE1
1475	80	40	10	20	70	20	5.70	4.20	5.80	BE1
1600	30	40	0	20	80	0	5.70	3.75	6.14	BE1
1725	80	40	5	60	5	5	6.44	3.57	5.14	BE1
1645	30	30	5	70	10	10	6.50	4.17	7.00	BE1
1550	90	40	10	30	20	5	5.50	4.50	4.88	BE1
1450	70	50	10	80	30	10	4.78	3.20	5.44	BE1
1460	60	40	10	40	30	30	5.50	3.83	5.63	BE1
1450	100	25	0	0	0	0	7.70	3.40	7.90	BE1
1450	100	25	0	0	0	0	7.70	3.40	7.90	BE1
1450	95	40	0	20	10	0	6.20	3.71	6.25	BE1
1650	50	50	10	30	40	0	4.80	3.67	5.67	BE1
1435	95	30	0	0	30	0	7.20	3.67	7.33	BE1
1470	90	50	20	20	20	10	5.70	4.00	6.00	BE1
1445	30	15	10	30	40	40	5.40	4.14	5.63	BE1
1545	90	40	10	30	30	0	5.50	4.50	4.88	BE1
1655	40	50	10	10	60	0	6.11	3.50	6.14	BE1

Annexe 4: Tableau de données pour l'analyse comparative de l'habitat de *V. aspis* (AS1) et *V. berus* (BE1) dans la zone de contact (situation de parapatric locale). Il s'agit de deux échantillons de 20 points d'observation où seule une espèce a été observée.

Alt	herb	H herb	buiss	arbu	arbr	pierr	Lum	Temp	Hum	Gr.
1450	70	30	10	20	10	20	5.30	3.75	5.14	ASBE
1450	60	30	20	20	10	40	5.80	3.25	5.57	ASBE
1470	50	20	20	40	20	15	5.78	3.50	5.75	ASBE
1460	80	30	10	30	0	25	5.63	3.83	5.75	ASBE
1495	20	30	10	40	10	70	5.90	4.25	6.00	ASBE
1430	60	50	10	20	0	40	6.60	3.75	5.67	ASBE
1445	50	40	10	40	0	60	4.90	3.50	5.38	ASBE
1425	60	60	10	60	10	20	5.60	4.33	6.13	ASBE
1435	70	40	10	30	10	30	5.50	3.50	5.33	ASBE
1420	80	40	10	40	0	20	5.78	3.57	5.88	ASBE
1465	60	40	10	50	10	50	6.20	3.60	5.25	ASBE
1475	60	40	20	40	10	40	6.30	3.83	5.50	ASBE
1465	50	20	20	20	0	50	6.10	3.33	5.63	ASBE
1490	20	30	10	50	10	80	6.00	4.25	6.38	ASBE
1480	70	20	0	10	0	30	6.80	4.00	6.56	ASBE
1455	40	20	10	40	0	60	6.30	3.25	4.88	ASBE
1410	40	80	0	10	30	60	6.11	4.25	6.00	ASBE
1455	30	30	10	40	10	30	6.20	4.17	5.50	ASBE
1440	30	20	20	40	20	30	6.30	4.00	4.88	ASBE
1415	60	20	20	0	20	20	6.60	4.33	5.57	ASBE

Annexe 5: Tableau de données pour l'analyse comparative de l'habitat de *V. aspis* (AS) et *V. berus* (BE) dans la zone de contact (situation de parapatrie locale). Il s'agit d'un échantillon de 20 points d'observation où les deux espèces ensemble ont été observées.

All.	herb.	H herb	buis	arbu	arbr	pierr	Lum	Temp	Hum	Gr.
1930	30	30	30	0	0	70	6.56	3.40	5.50	AS2
1930	20	30	40	0	0	70	5.11	3.50	5.50	AS2
1910	20	20	30	0	10	70	5.00	3.75	5.11	AS2
1400	30	20	10	30	40	60	5.70	4.40	4.75	AS2
1400	70	70	50	25	0	25	6.40	4.50	6.44	AS2
1390	60	30	30	0	0	40	6.10	4.25	4.70	AS2
1330	50	25	25	0	20	50	4.80	4.17	6.25	AS2
1400	30	30	0	30	40	70	6.40	3.33	4.14	AS2
1420	60	40	10	40	0	30	6.50	4.75	5.25	AS2
1360	50	30	10	15	5	50	6.20	4.88	4.22	AS2
900	50	60	20	20	40	30	5.60	5.00	5.38	AS2
900	60	30	40	30	20	30	5.40	5.30	4.83	AS2
1180	30	30	20	40	15	60	5.50	5.43	4.80	AS2
1300	70	40	25	25	0	60	5.10	5.38	5.56	AS2
1470	25	30	0	20	0	75	5.22	4.78	4.00	AS2
1490	25	25	20	20	10	80	5.30	4.33	4.25	AS2
1540	30	20	5	10	0	70	5.86	4.50	3.67	AS2
1470	30	30	25	10	20	70	5.30	4.67	5.00	AS2
1420	60	40	40	20	20	40	5.00	5.00	5.13	AS2
1360	50	30	15	0	0	50	5.70	4.50	4.78	AS2
1910	20	30	10	50	10	80	6.90	4.00	4.75	BE2
1910	30	30	20	30	0	70	7.00	4.17	5.22	BE2
1910	60	20	10	30	0	40	7.10	4.14	5.13	BE2
1880	30	10	10	0	0	70	7.40	3.43	3.56	BE2
1920	30	20	70	10	0	10	6.50	3.86	5.00	BE2
1580	30	30	30	40	5	70	6.33	4.00	5.50	BE2
1590	30	25	30	30	5	70	6.22	4.00	4.00	BE2
1530	30	20	0	0	0	70	6.10	4.00	5.44	BE2
1810	25	30	30	20	0	75	7.10	3.80	3.75	BE2
1760	50	15	25	0	0	50	7.00	3.40	4.00	BE2
1740	40	25	0	0	0	60	7.11	4.20	4.80	BE2
1630	25	15	60	20	0	70	6.10	3.88	4.60	BE2
1660	25	25	20	40	0	80	5.11	3.33	4.78	BE2
1520	30	35	5	10	0	70	4.70	4.43	4.56	BE2
1440	30	25	0	0	0	70	6.00	4.40	4.25	BE2
1640	50	30	0	0	0	50	7.30	4.00	6.00	BE2
1670	50	35	25	5	5	60	6.44	4.67	4.22	BE2
1590	30	25	10	15	0	70	5.50	3.75	5.13	BE2
1640	15	20	10	0	0	80	5.80	3.83	5.13	BE2
1500	60	30	20	20	20	40	4.50	3.83	5.56	BE2

Annexe 6: Tableau de données pour l'analyse comparative de l'habitat de *V. aspis* (AS2) et *V. berus* (BE2) en situation de parapatricie régionale. Il s'agit de deux échantillon de 20 points d'observation où les espèces ne sont pas directement en contact.

	Alt	Lum	Herb	H herb	Buiss	Arbu	Arbre	Pierre	Temp	Hum
Alt	1	-0.111	-0.02	**0.586	-0.004	0.14	0.294	*-0.47	0.034	0.014
Lum		1	0.097	-0.396	-0.089	-0.366	*-0.404	-0.025	-0.23	**0.51
Herb			1	0.365	-0.212	-0.363	-0.019	**0.644	-0.102	0.393
H herb				1	0.064	0.075	**0.511	**0.633	-0.112	0.082
Buiss					1	0.057	-0.189	0.192	0.03	-0.369
Arbu						1	-0.168	0.221	0.161	*-0.431
Arbre							1	-0.316	-0.13	0.169
Pierre								1	0.147	*-0.472
Temp									1	*-0.433
Hum										1

Annexe 7a: Matrices de corrélation entre les variables de l'annexe 4. Les valeurs mesurées pour les deux espèces ont été regroupées pour le calcul de corrélation. La signification statistique des corrélations est indiquée de la manière suivante:

* pour $p < 0.01$, ** pour $p < 0.001$.

	Alt	Lum	Herb	H herb	Buiss	Arbu	Arbre	Pierre	Temp	Hum
Alt	1	*0.456	*-0.455	*-0.469	0.079	-0.198	**0.525	0.348	**0.712	-0.111
Lum		1	-0.005	-0.153	-0.103	-0.001	-0.316	-0.049	-0.304	-0.211
Herb			1	**0.511	0.126	0.037	0.075	**0.75	*0.474	0.369
H herb				1	0.157	0.264	0.217	*-0.42	*0.477	*0.46
Buiss					1	0.59	-0.45	*-0.405	-0.018	0.233
Arbu						1	0.278	-0.014	0.249	0.007
Arbre							1	-0.165	0.212	0.071
Pierre								1	-0.349	-0.379
Temp									1	0.076
Hum										1

Annexe 7b: Matrice de corrélation entre les variables de l'annexe 5. Les valeurs mesurées pour les deux espèces ont été regroupées pour le calcul de corrélation. La signification statistique des corrélations est indiquée de la manière suivante:

* pour $p < 0.01$, ** pour $p < 0.001$.