

Zeitschrift: Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg

Band: 79 (1990)

Heft: 1-2

Artikel: Habitat, morphométrie et cycles annuels d'activité de la vipère aspic, "Vipera aspis (L.)", dans une station de l'Intyamon : Préalpes fribourgeoises

Autor: Monney, Jean-Claude

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-308698>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 07.10.2024

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Habitat, morphométrie et cycles annuels d'activité de la vipère aspic, *Vipera aspis* (L.), dans une station de l'Intyamon (Préalpes fribourgeoises)

par JEAN-CLAUDE MONNEY,
Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel,
CH-2007 Neuchâtel

1. Introduction

Dans le canton de Fribourg, la vipère aspic n'est présente que dans les Préalpes. Les populations sont composées de deux phénotypes: des individus entièrement noirs, ou mélaniques, et des individus «normaux», brunâtres, grisâtres ou rougeâtres, avec de larges dessins dorsaux noirs. Les grands pierriers stabilisés et les forêts claires sur sol rocheux, bien ensoleillées, constituent leur principal habitat naturel. L'homme, par ses constructions et ses activités agricoles ancestrales, a souvent créé des milieux favorables à l'espèce. Ainsi, la vipère aspic se rencontre très fréquemment dans les empierrements anthropogènes (murgiers) disséminés dans les pâturages, dans les murs de pierres sèches et le long des haies. Si la distribution des ressources du milieu est hétérogène, la vipère est capable de parcourir plusieurs centaines de mètres pour satisfaire son appétit et ses besoins en chaleur. Le régime alimentaire des adultes, opportuniste, se compose essentiellement de campagnols, de musaraignes et de mulots (MONNEY, 1988, 1990).

L'éco-éthologie de cette espèce a fait l'objet de nombreux travaux (BERGER, 1975; DUGUY, 1962, 1972; MOSER et al., 1984; NAULLEAU, 1965, 1966; PERRET-GENTIL et ESTOPPEY, 1977; SAINT GIRONS, 1947, 1952, 1957, 1971, 1972/73; VUAGNAUX, 1976). Cependant, mise à part la contribution de NAULLEAU (1973), aucune étude concernant une population mélanique de vipères aspics n'a été réalisée jusqu'ici, ni en Suisse ni ailleurs. Dans cet article, nous décrivons un habitat typique de cette espèce dans l'Intyamon et

nous présentons ses différents cycles annuels d'activité et sa morphométrie. D'autre part, le terrain d'étude étant soumis à une intense activité humaine, quelques réflexions concernant la protection de ces animaux seront présentées.

Ces résultats sont tirés d'un travail de diplôme réalisé à l'Université de Neuchâtel, sous la direction des Professeurs C. Mermod et T.A. Freyvogel (Institut Tropical Suisse de Bâle).

2. Terrain d'étude (Fig. 1)

La zone choisie pour cette étude couvre une surface de 50 ha dans la commune de Neirivue. Il s'agit d'un versant exposé au SE, sur la rive gauche de la Sarine. La pente moyenne est de 40%, avec par endroit des replats ou des zones plus raides, voir de petites falaises avec des éboulis à leur pied. La roche est constituée de calcaire un peu marneux datant du Crétacé inférieur (PUGIN, 1951), recouverte par endroit d'éboulis, et masquée le plus souvent par les pâturages et les forêts. L'altitude s'échelonne de 800 à 1000 mètres et l'on se trouve entièrement dans l'étage montagnard inférieur.

Les principales formations végétales qui caractérisent le paysage sont les pâturages parsemés de murgiers (48% de la surface), les forêts de feuillus plus ou moins enrésinées et les plantations de conifères (45%), les haies, les manteaux et ourlets forestiers (7%).

En plus des pâturages rocheux très localisés de l'alliance du *Seslerio-Mesobromion*, on distingue deux types principaux de pâturage: les pâturages fumés, de l'alliance du *Cynosurion cristati*, qui occupent surtout les terrains plats ou de faible pente, à sol épais, et les pâturages maigres, de l'alliance du *Mesobromion*, caractérisés, dans la région, par la présence de *Polygala chamaebuxus* et l'absence d'orchidées subméditerranéennes comme *Ophrys fusciflora* (BERSET, 1969).

Tous ces pâturages ont le plus souvent un aspect très hétérogène. De nombreuses touffes de *Thymus serpyllum* et d'*Origanum vulgare* sont disséminées çà et là, favorisées par le bétail. De même, *Gentiana lutea* n'est pas broutée et peut être très abondante par endroit. Certaines zones, qui ne sont pas régulièrement débroussaillées, sont envahies par les espèces pionnières de la forêt, comme *Prunus spinosa*, *Crataegus monogyna*, *Berberis vulgaris* ou *Rosa canina*. Dès le mois de mai, *Pteridium aquilinum* fait son apparition et envahira complètement certains pâturages si elle n'est pas fauchée.

Les murgiers anthropogènes sont nombreux, disséminés dans ces pâturages. Durant des générations, les bergers ont rassemblé et entassé les pierres et les blocs amenés par les torrents et les avalanches, créant ainsi de nouveaux

milieux très riches en espèces végétales et animales. Certains murgiers, arrondis et bombés, présentent une flore très différente sur leurs flancs différemment exposés.

Principaux vertébrés observés dans les murgiers:

<i>Bufo bufo</i>	<i>Sorex minutus</i>
<i>Rana temporaria</i>	<i>Talpa europaea</i>
<i>Anguis fragilis</i>	<i>Erinaceus europaeus</i>
<i>Lacerta agilis</i>	<i>Lepus capensis</i>
<i>Coronella austriaca</i>	<i>Microtus arvalis</i>
<i>Natrix natrix</i>	<i>M. agrestis</i>
<i>Vipera aspis</i>	<i>Arvicola terrestris</i>
<i>Lanius collurio</i>	<i>Mustela erminea</i>
<i>Sylvia atricapilla</i>	<i>M. nivalis</i>
<i>Sorex coronatus</i>	<i>Capreolus capreolus</i>
<i>S. araneus</i>	

La forêt de feuillus est caractérisée par ses hêtraies (alliance du *Fagion sylvaticae*) qui sont de deux types: la hêtraie pure mésophile (*Cardamino-Fagetum*), avec ses grands arbres droits et un sous-bois ombragé et humide et la hêtraie rocheuse thermophile (*Carici-Fagetum*), caractérisée par ses arbres moins grands et moins réguliers, un sous-bois plus clair et plus sec, avec de nombreux buissons et arbustes thermophiles.

Ces deux types de hêtraies sont plus ou moins enrésinées par endroit. Les plantations monospécifiques d'épicéas, très denses et très sombres, sont totalement dépourvues de strate herbacée dès que les arbres ont atteint plusieurs mètres de hauteur. Les jeunes plantations, par contre, sont envahies par des groupements de recolonisation de coupe forestière (*Atropetalia*) et sont très riches en espèces.

Une coupe forestière datant de 1970 environ, effectuée au niveau d'une forêt sur éboulis, a donné naissance à une jeune hêtraie thermophile et à un groupement de régénération à érable sycomore (*Sorbo-Aceretum pseudoplatani*).

Un autre type de forêt de régénération, décrit pour la première fois dans la région d'Aletsch en Valais (BEGUIN et THEURILLAT, 1981), est une association mésothermophile à frêne (*Sorbo-Fraxinetum salvietosum glutinosae*). Cette forêt sur barre calcaire et gros blocs présente également un sous-bois clair.

Un autre milieu, tendant vers cette association, est situé en bordure d'un torrent et se présente sous la forme d'un vieil empierrement recouvert d'érables champêtres et de frênes principalement.

- I. PATURAGES (1 à 4 : Cynosurion cristati
 5 à 8 : Mesobromion
 9 : Seslerio - Mesobromion)

1	Pâturage gras (<u>Lolio - Cynosurietum</u>)
2	Pâturage peu fumé (<u>Phleo - Leontodonetum autumnalis</u> <u>lolietosum perenni</u>)
3	Pâturage maigre peu fumé (<u>Phleo - Leontodonetum autumnalis</u> <u>ononietosum spinosae</u>)
4	Pâturage maigre peu fumé, plus ou moins envahi par la fougère aigle, avec tendance vers l' <u>Aegopodium podagrariae</u>)
5	Pâturage maigre, séchard (<u>Mesobrometum</u>)
6	Pâturage maigre à humidité changeante (<u>Mesobrometum</u> , variété à <u>Molinia littoralis</u>)
7	Pâturage maigre, séchard, plus ou moins envahi par la fougère aigle (<u>Mesobrometum</u> , var. à <u>Pteridium aquilinum</u>)
8	Pâturage maigre, séchard, plus ou moins colonisé par l'épine noire (<u>Mesobrometum</u> , var. à <u>Prunus spinosa</u>)
9	Pâturage rocheux à sol superficiel (<u>Seslerio - Mesobrometum</u>)

II. GROUPEMENTS FORESTIERS ET ARBORESCENTS

1	Hêtraie pure mésophile (<u>Cardamino - Fagetum sylvaticae</u>)
2	Hêtraie pure mésophile plus ou moins enrésinée
3	Hêtraie rocheuse thermophile (<u>Carici - Fagetum sylvaticae</u>)
4	Hêtraie rocheuse thermophile plus ou moins enrésinée
5	Forêt de régénération mésothermophile à frêne (<u>Sorbo - Fraxinetum salvietosum glutinosae</u>)

III. COUPES ET PLANTATIONS FORESTIERES

1	"Coupe rase", avec épicéas (1 m.), (<u>Atropetum bella - donae</u> , <u>Sambucetum racemosae</u>), avec taches d'eupatoires et de yèbles
2	"Coupe rase", avec mélèzes (2-3 m.)
3	Groupeement de régénération à érable sycomore (<u>Sorbo - Aceretum pseudoplatani</u>)
4	Jeune hêtraie rocheuse thermophile de régénération (5-10 m.) sur éboulis (<u>Carici - Fagetum sylvaticae</u>)
1	Plantation d'épicéas (0,5-1 m.)
2	Plantation d'épicéas (4-6 m.)
3	Plantation d'épicéas (8-10 m.)
4	Plantation d'épicéas (15-25 m.)

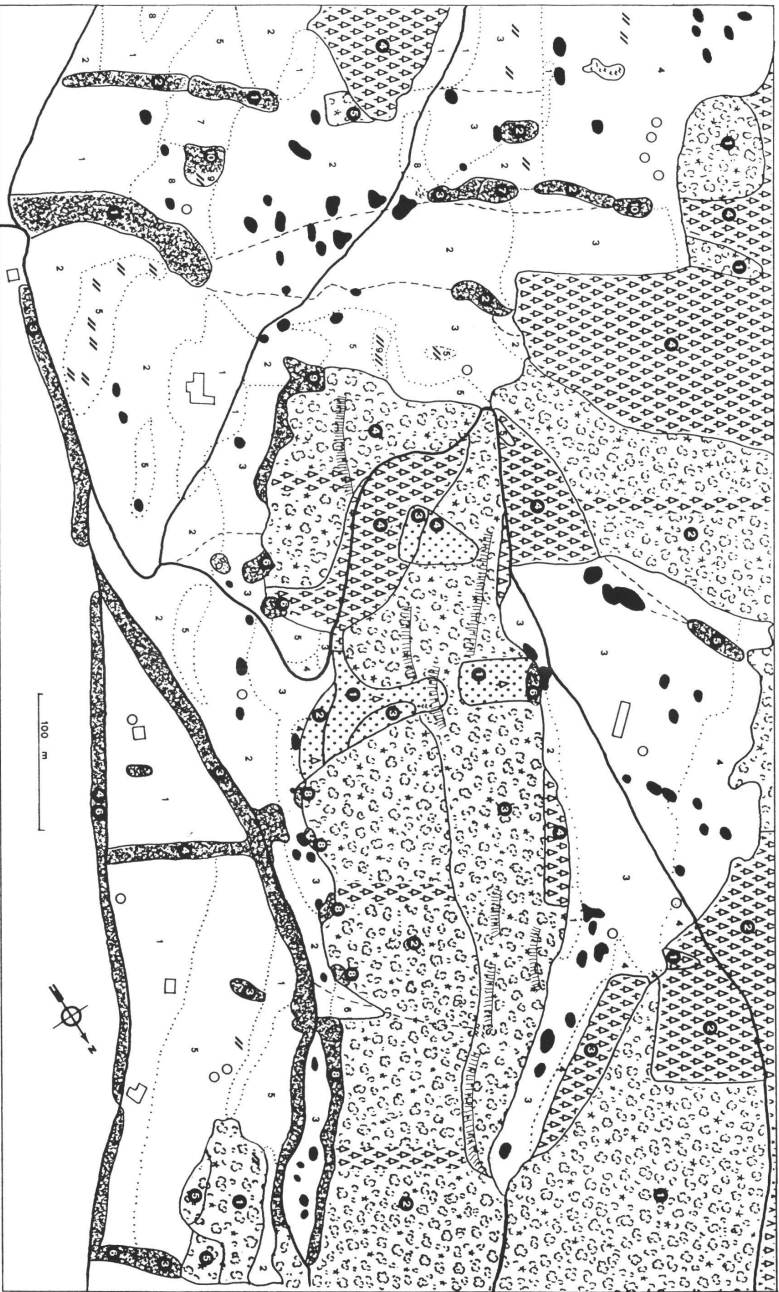


Fig. 1 : Carte de la végétation du terrain d'étude (U-P, Theurillat et J.-C. Momney, état en 1986).

IV. HAIES, MANTEAUX ET COURLETS

- Haie arborescente mixte de feuillus et d'épicéas de bord de ruisseaux
Comme ci-dessus, mais avec saule pourpre et clematite des haies
- Haie feuillue bistratée : tendance vers le Sorbo - Fraxinetum
- Haie monostrate arborescente de feuillus dominée par le frêne
- Haie arborescente thermophile (*Liquidstro. - Prunetum*, var. 4
Salix purpurea) (Barberidion)
- Haie ou groupement arbustif thermophile à noisetier (*Rosa - Corilatum*) (Barberidion)
- Bosquet bistraté de frênes et d'érables champêtres sur murgler (tendance vers le Sorbo - Fraxinetum)
- Manteau forestier thermophile avec ourlet dominé par la fougère aigle
- Stade pionnier du groupement à épine noire et frêne sur soi pierreux (Barberidion)
- Dalle affleurante colonisée par des arbustes thermophiles (Sorbo - Frunetum) (Barberidion)

V. MORGIERES

La plupart sont colonisées par des arbustes thermophiles (Barberidion). d'autres plus humides sont envahis par l'eupatoire (*Eupatorium cannabinum*). On peut également y rencontrer des arbres tels l'orme de montagne, le frêne ou le sureau à grappe. D'autres enfin, à proximité des étables, sont recouverts d'orties.

VI. ZONES HUMIDES

Groupement de source à laiche glauque (Mollinion) ou à menthes à longues feuilles (*Senecio fluviatilis*)

- Carrière
- Barre rocheuse
- Chalet, grange
- Ruisseau, torrent
- Affleurement rocheux
- Arbre isolé
- Chemin

Une partie des lisières forestières présente un manteau arbustif thermophile et à leur niveau, le sol est souvent pierreux. Il en est de même pour les haies thermophiles, et certaines ne sont rien d'autre que des murs de pierres sèches envahis par des buissons et des arbres. Ces deux milieux sont colonisés par l'épine noire, l'aubépine, le groseiller, l'églantier, le noisetier, l'érable champêtre, le frêne et l'épine vinette, espèces du *Berberidion*.

Au contraire, les haies arborescentes de frêne et d'épicéa en bordure de ruisseau sont des milieux plus frais.

3. Matériel et méthodes

3.1. Données météorologiques

Deux appareils météo (Thermo-humectographe Basier) sont installés sur le terrain d'étude. Le premier mesure la température vraie de l'air à 1 mètre 50 au-dessus du sol, de même que les millimètres de pluie et le point de rosée. Le deuxième est modifié : un tube de cuivre, peint en noir, est placé autour de la sonde thermométrique ; cela nous permet d'estimer la durée de l'ensoleillement, en comparant les courbes des températures enregistrées de cette manière avec celles des températures vraies de l'air.

3.2. Données herpétologiques

Du 8 mars au 14 novembre 1986, un circuit standard est parcouru 239 jours sur 252. Le plus grand nombre possible de milieux propices à l'herpétofaune sont visités et l'itinéraire est partiellement modifié suivant la localisation des animaux. Lorsque les conditions météo sont particulièrement favorables, tout le circuit ou quelques sites seulement sont parcourus plus d'une fois par jour. Les observations se font le plus souvent possible à l'aide de jumelles pour éviter de trop perturber les serpents. En 1987 et 1988, plusieurs excursions nous ont permis de compléter nos données.

Pour chaque observation de vipère, une fiche protocolaire indiquant la date, l'heure, les conditions météorologiques, le type de milieu et ses caractéristiques, le comportement et la situation de l'animal, est remplie. Le lieu exact de l'observation est reporté sur une photographie aérienne au 1 : 5000^e, qu'une grille millimétrée partage en unités de surface de 5 mètres sur 5. Lorsqu'une mue est découverte, une telle fiche est également remplie.

Tout animal capturé est placé dans un cornet en plastique transparent et pesé à l'aide d'un dynamomètre de type «PESOLA». Une fourchette modifiée (pointe médiane coupée à sa base et remplacée par de la mousse) est ensuite utilisée pour maintenir l'animal au sol sans le blesser. Nous pouvons ainsi le mesurer et le marquer en toute sécurité.

Sur le dos de l'animal, un numéro est dessiné à l'aide d'une «peinture paysanne» blanche (Fig. 2). Nous pouvons ainsi identifier la vipère à distance et connaître avec



Fig. 2: Marquage de la vipère «normale» N° 6 à la peinture. Sur la gauche de la photographie, on aperçoit la fourchette plantée dans le sol et immobilisant la tête du serpent.

certitude la fréquence de ses mues. Pour un marquage permanent, deux techniques sont utilisées: la coupe d'écailles sous-caudales et le marquage au froid. Le «Scale clipping», décrit par de nombreux auteurs (e.g. BLANCHARD and FINSTER, 1933), est réalisé à l'aide de ciseaux à dissection, la lésion étant soigneusement recouverte d'«Acutol liquide» immédiatement après l'intervention. La technique de «Freeze-branding» utilisée consiste à appliquer de la neige carbonique directement sur quelques écailles dorsales du serpent pendant 30 secondes (MOSER, 1988). Dix jours après l'application de la neige carbonique, une tache grisâtre apparaît au niveau de la couleur de fond chez les animaux non mélaniques. Celle-ci sera particulièrement bien visible peu après la mue et deviendra complètement noire avec le temps. Cela permet une identification rapide du serpent, sans avoir besoin de le capturer. Chez une vipère entièrement noire, une tache grise apparaît également et l'animal peut aisément être identifié à distance après sa mue. Avec les mues suivantes, cette tache noircit et devient invisible, et seul un examen attentif permet de déceler les écailles noires déformées par la brûlure. Par crainte de leur causer des lésions irréparables, ces marquages permanents ne sont pas pratiqués chez les nouveau-nés et les juvéniles. L'état sexuel des femelles est déterminé par palpation des follicules ovariens ou des embryons. Quatre vipères gestantes sont d'autre part radiographiées à l'aide d'un sénographe de type «Mammomat», technique n'ayant pas d'influence décelable sur la gestation et le développement des embryons (NAULLEAU, 1981 ; NAULLEAU et BIDAUT, 1978, 1981). Le nombre de jeunes pour ces quatre femelles gravides est ainsi déterminé. Chaque individu capturé et radiographié est relâché le même jour.

4. Résultats

4.1. Données météorologiques

Durant la deuxième quinzaine de mars, les précipitations sont abondantes et fraîches (4 jours de neige, 6 jours de pluie, et seulement 4 jours ensoleillés), et les gelées matinales très fréquentes. La première quinzaine d'avril se caractérise également par ses nombreuses gelées matinales et une durée très faible d'ensoleillement (5 jours de neige, 1 jour de pluie, 5 jours couverts avec du brouillard et 4 jours de soleil intermittent). Du 16 au 30 avril, on ne note plus de température inférieure à 0°, mais les précipitations sont encore plus abondantes (4 jours de neige, 8 jours avec de la pluie, et seulement un jour d'ensoleillement continu!). L'augmentation des températures et de l'insolation est très nette en mai, et les pluies sont plus chaudes.

L'été 1986 est bien ensoleillé et plutôt sec. Pour les mois de juin, juillet et août, la durée moyenne de l'ensoleillement est estimée à 199 heures par mois, et celle des pluies à 79 heures par mois.

La diminution des températures est très nette en automne, mais l'insolation reste importante. On peut relever qu'il n'a pas plu durant la première quinzaine d'octobre (15 jours ensoleillés du matin au soir), de même que durant la deuxième semaine de novembre.

4.2. Données herpétologiques

4.2.1. Groupements végétaux fréquentés par les vipères ¹

D'une manière générale, les vipères occupent 2 types d'habitats différents au cours de l'année: un milieu buissonnant en été et un milieu forestier en hiver.

- Le milieu buissonnant appartient à l'alliance du *Berberidion*, représenté au niveau de nombreux murgiers, haies et lisières thermophiles.
- Le milieu forestier comprend les groupements de régénération à érable sycomore (*Sorbo-Aceretum pseudoplatani*), la hêtraie rocheuse thermophile (*Carici-Fagetum*) et la forêt de régénération mésothermophile à frêne (*Sorbo-Fraxinetum salvietosum glutinosae*).

Ces milieux représentent 11,6 ha, soit 24% de la surface étudiée.

¹ L'occupation spatiotemporelle détaillée des différents milieux par les vipères fera l'objet d'un autre article.

4.2.2. Structure de la population et nombre d'observations

En 1986, 36 vipères ont été marquées: 24 femelles (20 adultes et 4 subadultes) et 12 mâles (10 adultes et 2 subadultes), ce qui nous donne un sex-ratio de 2:1. La déviation par rapport à un sex-ratio de 1:1 n'est pas significative (Test binomial, $p = 0.065$) en raison du petit nombre d'individus. Nous considérons un individu comme étant adulte, si sa longueur totale est supérieure ou égale à 50 centimètres au printemps 1986 (SAINT GIRONS, 1952). Sur les 20 femelles adultes, 8 étaient gestantes, 10 ne l'étaient pas et l'état sexuel de deux individus est resté inconnu. En plus des adultes et des subadultes, 4 juvéniles et plusieurs nouveaux-nés (le nombre de ces vipéreaux n'est pas connu en raison des difficultés à les reconnaître individuellement) sont observés. Suivant les données concernant la croissance staturale et pondérale chez cette espèce (SAINT GIRONS, 1952), 3 de ces juvéniles étaient dans leur troisième année d'âge et 1 dans sa quatrième année.

Du 2 mai au 7 novembre 1986, nous totalisons 1501 observations, 1115 en ne comptabilisant qu'une observation par jour et par individu au maximum. Les 8 femelles reproductrices sont les vipères les plus souvent observées (63% de ces 1115 observations), les 12 mâles représentant 18,9% des observations, les 16 autres femelles 16,2%, et les juvéniles et nouveaux-nés 1,9%.

La figure 3 nous indique comment ces observations se répartissent au cours de la saison. Les femelles reproductrices sont plus visibles en été qu'au printemps et en automne (Fisher Exact Probability Test [F.E.P. Test], $p < 0.001$) et près de 60% des observations de ces vipères sont réalisées du 16 juin au 15 août. C'est le contraire pour les mâles qui sont plus faciles à observer au printemps et en automne qu'en été (F.E.P. Test, $p < 0.001$) et l'on ne note que 5 observations pour tout le mois de juillet. Quant aux femelles non gestantes, elles sont également plus visibles au printemps qu'en été (F.E.P. Test, $p < 0.001$), mais demeurent aussi discrètes en automne qu'en été ($p = 0.147$).

4.2.3. Mélanisme et morphométrie

A la naissance, tous les vipéreaux sont normalement colorés, et il est souvent impossible de distinguer les futures vipères mélaniques. Au cours de la première année, la couleur de fond s'assombrit pour devenir complètement noire à l'âge de deux ans, y compris l'iris de l'œil et les écailles labiales. 58% des adultes et subadultes ($N = 21$) sont mélaniques. Le taux de mélanisme n'est pas significativement différent chez les mâles ($N = 6$) et chez les femelles ($N = 15$) ($X^2 = 1.13$, $dl = 1$). Ces vipères sont soit parfaitement noires, soit légèrement rougeâtres, soit très rougeâtres. Chez ces dernières, on

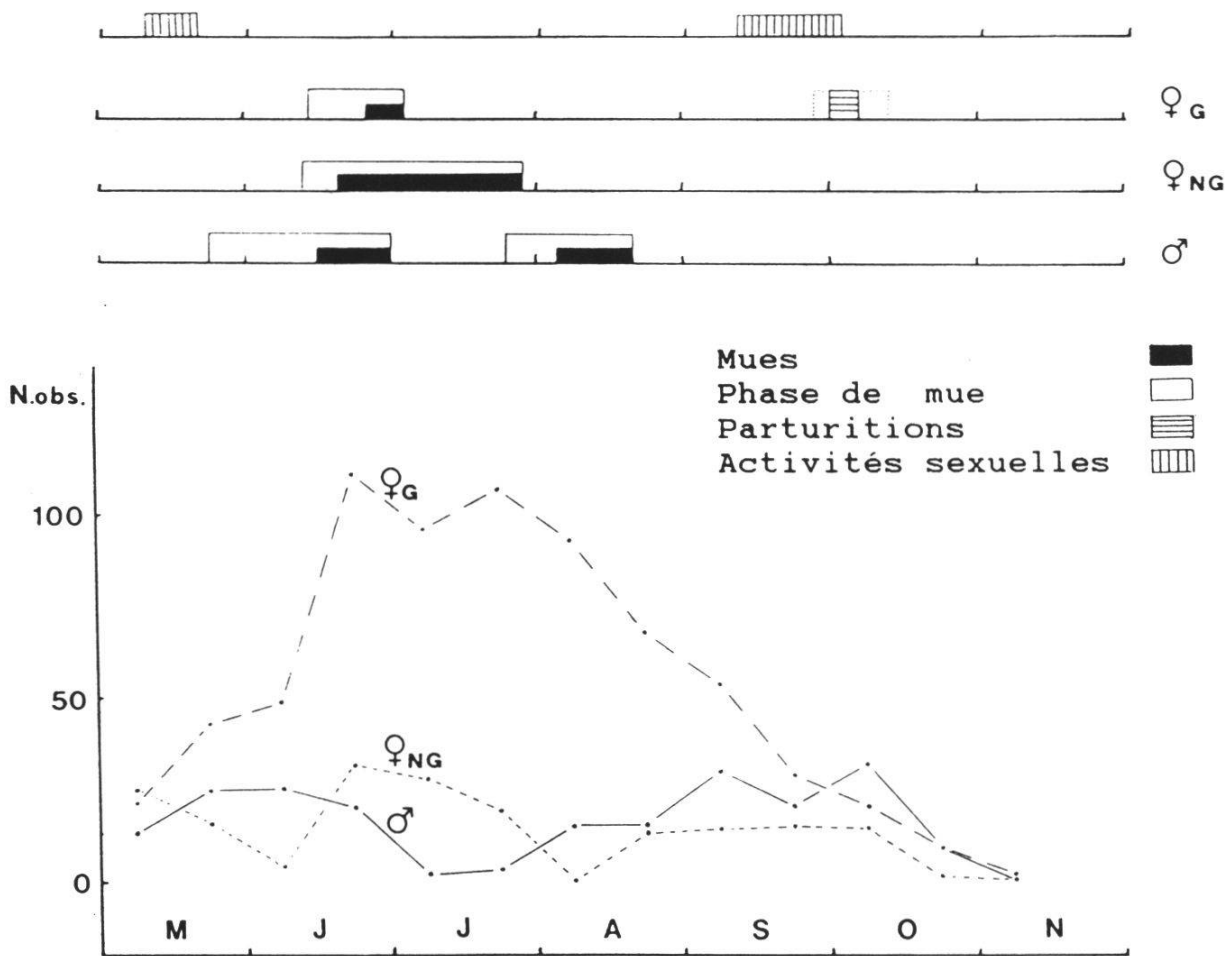


Fig. 3: Cycles annuels d'activité et nombre d'observations (N. obs.) de chaque catégorie de vipère par quinzaine, de mai à novembre 1986. (♀G = femelles gestantes, ♀NG = femelles non gestantes, ♂ = mâles).

distingue encore aisément le dessin dorsal noir, surtout si l'animal vient de muer ou d'ingérer une grosse proie. Ces différents degrés de mélanisme sont sans rapport avec l'âge de l'animal, des subadultes pouvant être parfaitement noirs et des individus âgés bien rougeâtres.

Les serpents «normalement» colorés (N = 15) ont une couleur de fond brun-gris plus ou moins rougeâtre, avec de larges dessins dorsaux noirs. Ces derniers, à une exception près, sont plus larges et mieux contrastés chez les mâles. Deux femelles présentaient une ligne dorsale médiane brune et continue.

	N	Poids (g)			Longueur (cm)		
		moy.	d.s.	min.- max.	moy.	d.s.	min.- max.
Mâles	11	118.3	33,1	65 - 160	63.5	7.6	50,5 - 73
mél.	6	122	28	76 - 160	65.1	6.5	53 - 72
norm.	5	113.9	41.4	65 - 160	61.5	9.1	50.5 - 73
Fem.	20	167	46	87 - 244	61.5	4.9	50 - 70
mél.	12	168.6	44.5	87 - 244	61	5.2	50 - 70
norm.	8	164.5	51.2	95 - 228	62.4	4.8	55 - 68
G	8	167.9	21.1	140 - 192	61.8	3.3	57 - 67
NG	10	154.5	56.4	87 - 244	60.3	5.8	50 - 68
post.	5	101.8	25.8	76 - 144	61.4	3.3	57 - 65
Juv.	4	26.1	8.1	16 - 36	32.1	2.1	30 - 35
N.n.	6	5.1	0.3	4.5 - 5.5	19.7	1.1	18 - 21

Tab. 1: Longueur et poids des différentes catégories de vipères. N = Nombre d'individus considérés, d.s. = déviation standard, moy. = moyenne, mél. = mélanique, norm. = normale, Fem. = femelle, G = gestante, NG = non gestante, post. = postparturiente, Juv. = juvénile, N.n. = nouveau-né.

La longueur et le poids des vipères sont résumés sur le tableau 1. Les plus longs animaux sont des mâles, mais la longueur moyenne des deux sexes ne diffère pas de façon significative ($t = 0.6$, $ndf = 29$, $p = 0.3961$), comme c'est le cas dans l'ouest et le sud-ouest de la France (SAINT GIRONS et DUGUY, 1969). Pour une longueur donnée, les femelles, à l'exception des vipères postparturientes, sont significativement plus lourdes que les mâles ($p < 0.01$) (Fig. 4), alors que les droites de régression ne diffèrent pas de façon significative pour les autres catégories d'individus, soit les femelles reproductrices et non reproductrices, les femelles normales et mélaniques, les mâles normaux et mélaniques, les mâles et les femelles postparturientes. Seuls sont enregistrés pour ces calculs les poids des serpents de plus de 50 centimètres qui ne présentent aucune trace d'activité trophique récente.

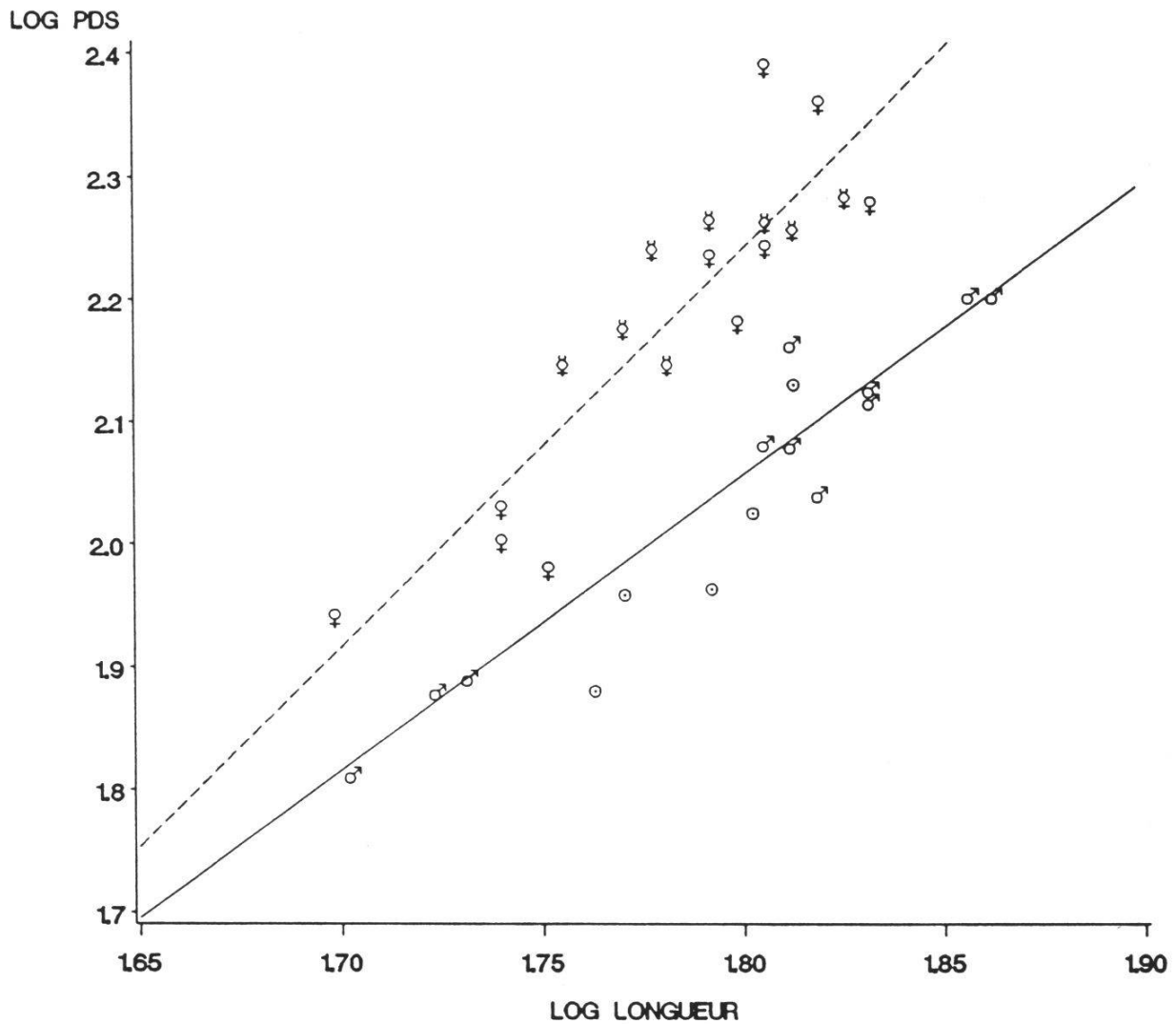


Fig. 4: Régression linéaire du logarithme de la longueur (LOG LONGUEUR) en fonction du logarithme du poids (LOG PDS) des vipères mâles et femelles.
 Droite de régression pour les femelles (-----)
 Equation: $\text{LOG PDS} = 3.23764 \text{ LOG LONGUEUR} - 3.58329$.
 Droite de régression pour les mâles (—————)
 Equation: $\text{LOG PDS} = 2.40203 \text{ LOG LONGUEUR} - 2.26777$.
 (♀ = femelles non reproductrices, ♀+ = femelles gestantes,
 ⊙ = femelles postparturientes, ♂ = mâles)
 Remarque: les femelles postparturientes ne sont pas prises en considération pour le calcul de la droite.

Le poids des femelles reproductrices varie passablement au cours de l'année. La figure 5 illustre en partie ce phénomène pour deux femelles mélaniques pesées aux mêmes périodes. On remarque que ces deux animaux présentent un poids moins élevé en automne qu'au printemps, ce qui était également le cas des 6 autres femelles gestantes. Ce fait témoigne une moind-

dre activité trophique en fin de gestation (MONNEY, 1990). Les 5 vipères qui ont été pesées après leur parturition et qui n'avaient pas encore avalé de proie, ont perdu respectivement 17, 35, 40, 42 et 46 % de leur poids initial.

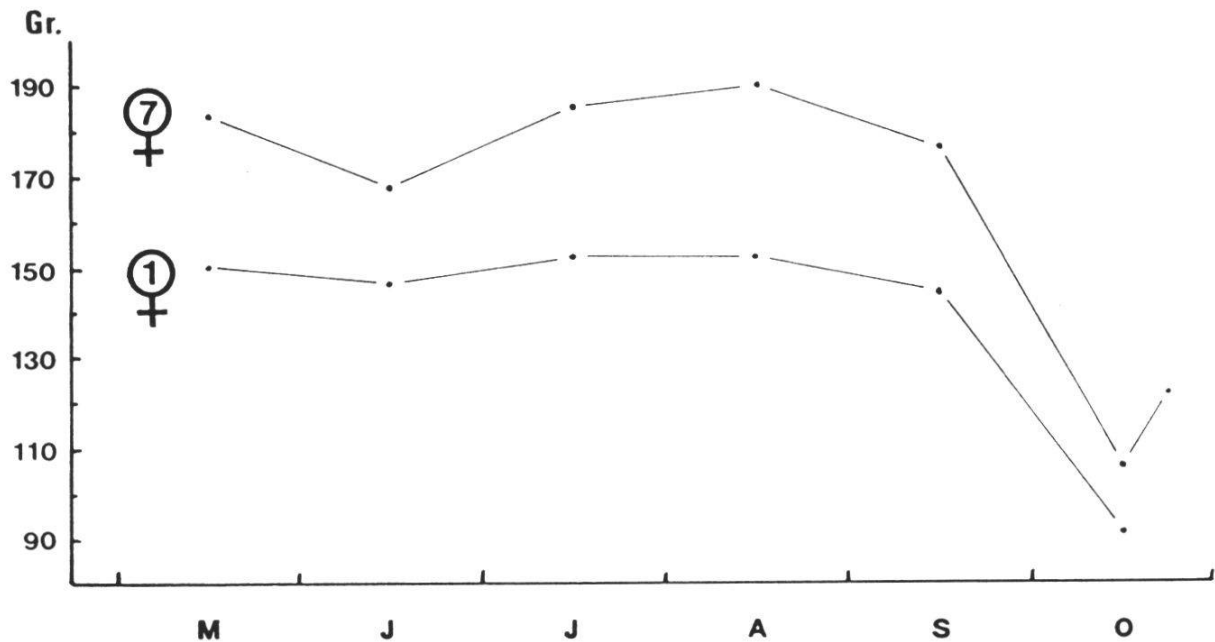


Fig. 5: Poids des femelles reproductrices N° 1 et 7 pesées chaque mois, de mai à octobre 1986. En abscisse, les mois, en ordonnée, le poids en gramme.

Deux femelles postparturientes au moins se nourrissent avant leur entrée en hivernage. Le poids de la femelle 7 augmente ainsi de 16 grammes du 3 au 24 octobre, l'animal étant observé avec une ou plusieurs proies dans l'estomac du 7 au 16 octobre. C'est la dernière vipère observée à l'extérieur en automne, le 7 novembre 1986.

4.2.4. Cycles annuels d'activité (Fig. 3)

4.2.4.1. Période d'activité

En 1986, nos observations s'étalent du 2 mai au 7 novembre, soit sur une période de 189 jours. Des vipères ont été observées à l'extérieur de leur abri 169 jours. Les sites d'hivernage n'étant pas connus au printemps, la durée exacte de la période active des animaux n'est pas déterminée. Quant aux dernières sorties, nous disposons des données suivantes: sur les 27 observations de vipères réalisées du 15 octobre au 7 novembre, 14 concernaient 5 femelles, et les 13 autres 5 mâles. Du 8 au 14 novembre, malgré un temps ensoleillé et aucune gelée matinale, aucun serpent n'a été observé.

4.2.4.2. Reproduction

Préliminaires ou accouplements ont été observés au printemps, du 9 au 20 mai, et en automne, du 11 septembre au 2 octobre.

Du 3 au 12 octobre, 6 des 8 femelles reproductrices ont été vues pour la première fois postparturientes (5 d'entre elles étaient très maigres). Le nombre de petits par femelle varie de 2 à 9 ($N = 4$, moy. = 5.25, S.D. = 2.872). Dans deux cas, un petit retardé dans son développement embryonnaire a été mis au monde.

4.2.4.3. Mues

Les mâles adultes ont mué deux fois en 1986. La première mue a eu lieu durant la deuxième quinzaine de juin pour les 8 mâles observés. Pour trois d'entre eux, la date exacte de la mue est connue (15, 17 et 20 juin). Quant à la deuxième mue, les 4 mâles observés dans cette phase l'ont effectuée entre le 5 et le 20 août.

Les 8 femelles gestantes n'ont mué qu'une seule fois en 1986, du 25 juin au 3 juillet. Le synchronisme de ce processus est remarquable, et cinq d'entre elles ont mué en l'espace de trois jours!

Deux femelles non reproductrices n'ont mué qu'une seule fois. Pour les autres individus, le manque d'observation nous interdit toute affirmation. On constate simplement que ce processus n'est pas du tout synchronisé chez ces individus. La mue s'est déroulée en effet du 20 juin au 28 juillet.

Le petit nombre d'observations de vipères juvéniles ne permet pas d'évaluer la fréquence de leurs mues. Quant aux nouveaux-nés, ils n'ont mué qu'une seule fois en 1986, quelques minutes après leur naissance.

4.2.5. Densité

Sur une surface régulièrement prospectée de 48,6 hectares, 30 vipères adultes, 6 subadultes et 4 juvéniles sont reconnues en 1986. En ne tenant pas compte des jeunes animaux qui sont beaucoup plus difficiles à observer (subadultes, juvéniles et nouveaux-nés), nous obtenons une densité de 0,62 adulte par hectare.

En ne tenant compte que des milieux régulièrement fréquentés par les vipères (forêts thermophiles et *Berberidion*), nous obtenons une densité de 2,6 adultes à l'hectare.

Si nous ne considérons que les unités de surface où une vipère a été observée, soit 138 quadrats de 25 mètres carrés, nous obtenons une densité de 87 adultes à l'hectare.

5. Discussion

5.1. Sex-ratio

A quelques exceptions près, le sex-ratio des serpents à la naissance (sex-ratio primaire) n'est pas statistiquement différent de 1 : 1, alors que celui des classes d'âge supérieurs (sex-ratio secondaire) l'est souvent. Cette déviation peut être réelle, reflétant la structure actuelle de la population, ou au contraire apparente, reflétant des traits comportementaux différents chez les mâles et chez les femelles (PARKER and PLUMMER, 1987).

SAINT GIRONS (1952, 1957) est d'avis que chez *Vipera 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. Cet auteur fait également remarquer que la proportion des mâles est très supérieure lors des captures de printemps, parce qu'ils se déplacent beaucoup au moment de l'accouplement. En été par contre, la proportion des femelles est plus élevée. En effet, elles sont moins agiles et, durant la gestation, recherchent davantage le soleil, étant ainsi plus visibles.

Ceci prouve bien que seule une étude à long terme d'une population de vipères permet de connaître le sex-ratio réel de cette population. En 1986, nous ne connaissions pas les sites d'hivernage forestiers et la déviation observée est due en grande partie à nos observations printanières tardives, ce que tendent à confirmer nos données récoltées en 1987. Durant cette année en effet, nos excursions hebdomadaires du 16 avril au 16 octobre nous ont permis de répertorier 14 mâles et 17 femelles.

5.2. Mélanisme et morphométrie

A notre connaissance, toutes les populations de vipères aspics des Préalpes fribourgeoises présentent des individus complètement noirs, et le taux de mélanisme au sein de ces populations peut être important.

Dans la région du Vanil Noir, à une altitude variant de 1200 à 1500 mètres, à 5 kilomètres à vol d'oiseau de notre terrain d'étude, NAULLEAU (1973) trouve 54% de vipères noires sur 79 individus adultes observés en 5 ans. Ces proportions sont très semblables à celles que nous observons à Neirivue, sur l'autre rive de la Sarine, et la description des animaux normaux à dessin dorsal large, faite par cet auteur, correspond également à nos observations.

Chez le serpent-jarretière, *Thamnophis s. sirtalis*, le mélanisme est déterminé par un seul locus et il ne s'exprime que chez les homozygotes récessifs

(BLANCHARD et BLANCHARD, 1940). De ce fait, 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 sur les individus normalement colorés est dû à une thermorégulation plus efficace (GIBSON and FALLS, 1979) qui permet à l'animal d'avoir un taux métabolique plus élevé, une période d'activité plus longue et une prise de nourriture plus importante (FORSMAN and AS, 1987).

ANDREN and NILSON (1981, 1983) ont montré que sur l'île de Hallands Väderö, au SE de la Suède, où la proportion de péliades mélaniques est de 40%, les mâles noirs, pour une longueur donnée, sont significativement plus lourds que les normaux. Les femelles les plus grandes sont toutes des individus mélaniques. Ils démontrent également que le plus grand mâle remporte la victoire lors d'un combat en période d'accouplement et que les grandes femelles sont les plus fécondes. Utilisant d'autre part des modèles en plastique représentant les deux types de vipères, ils prouvent que les animaux noirs sont plus sujets aux prédateurs chassant à vue (les oiseaux sont leurs principaux ennemis sur cette île) que les serpents normaux. Ainsi, selon ces auteurs, un plus grand succès dans la reproduction, contrebalancé par une plus grande vulnérabilité à la prédation, permet aux mélaniques de se maintenir dans des proportions plus ou moins importantes. Cette hypothèse, cependant, ne se confirme pas dans tous les cas. Ainsi, sur 7 petites îles de l'archipel d'Ängskär en Suède, FORSMAN and AS (1987) trouvent 42% de péliades mélaniques, mais aucune différence significative de poids et de longueur entre les deux phénotypes.

Sur l'île Väderö, en Suède également, MADSEN and STILLE (1988) étudient de 1983 à 1986 une population de péliades dont environ 50% des mâles sont mélaniques. Ces auteurs montrent que les variations temporelles de l'abondance des proies peuvent être un facteur important déterminant le taux de mélanisme au sein d'une population de vipères. Ils constatent en effet, d'une part que le taux de croissance des mâles mélaniques est supérieur à celui des mâles normaux, d'autre part qu'une pénurie de nourriture a un impact négatif plus important sur les grands mâles que sur les petits. A noter que ce dernier point contredit les observations d'ANDREN (1982) réalisées chez cette espèce.

Comme il a été dit plus haut, le mélanisme présente des avantages évidents pour la thermorégulation de l'animal, et il n'est pas étonnant que ce phénotype soit particulièrement fréquent dans les régions où le climat est rigoureux. Ainsi en Suisse, les populations mélaniques d'aspics sont largement répandues en zone alpine, particulièrement dans les cantons du Valais, de Berne et de Fribourg, et dans les vallées du sud des Alpes, au nord du Monte-Ceneri (BROGGI et HOTZ, 1982). Dans le canton du Valais, les cas de mélanisme ne sont pas rares même en basse altitude (PILLET et GARD, 1979),

alors que dans les Pyrénées, un seul cas de mélanisme a été signalé jusqu'ici chez cette espèce, à une altitude de 1700 mètres (SAINT GIRONS, 1977). Les populations mélaniques de péliades sont très localisées en Suisse, en zone alpine, mais également jurassienne. Dans les préalpes fribourgeoises, et contrairement à l'aspic, il n'existe pas, à notre connaissance, de populations de péliades à fort pourcentage d'individus noirs.

Notre étude dans l'Intyamon ne permet pas d'expliquer ces 58% d'animaux noirs. Il n'y a pas de différence significative de taille entre les deux phénotypes, l'altitude est peu élevée, et les principaux prédateurs semblent être les oiseaux.

Dans tous les cas, le taux de mélanisme au sein d'une population de vipères semble pouvoir résulter de causes multiples et complexes que seule une étude à long terme, et prenant en considération un maximum de facteurs biotiques et abiotiques, permettra peut-être un jour de mieux expliquer. Il nous semble également important de connaître précisément le déterminisme génétique de ces deux phénotypes pour l'espèce étudiée.

5.3. Cycles annuels d'activité

5.3.1. Période active

Une seule saison d'observation n'est guère suffisante pour déterminer les différents cycles annuels d'activité d'une population de vipères aspics, notamment la durée de la période active de ces serpents. Les observations de DUGUY (1962) dans le bocage vendéen de 1949 à 1960 montrent que des conditions climatiques anormales peuvent nettement modifier les dates des premières sorties, et que l'insolation demeure le facteur écologique principal qui permet ou non aux vipères de sortir de leurs abris. PARKER and BROWN (1972, 1973, 1980) constatent que les émergences printanières varient considérablement d'année en année suivant les températures à cette période pour *Masticophis taeniatus* et *Pituophis melanoleucus* dans l'Utah. PHELPS (1978), étudiant simultanément *Natrix natrix*, *Coronella austriaca*, et *Vipera berus*, constate que pour une même espèce, dans un même site d'hiver, les variations des dates d'émergence au printemps sont plus importantes d'une année à l'autre que pour les trois espèces occupant des sites d'hivernage différents lors d'une même année. Il est donc évident que nos observations printanières très tardives sont dues en partie aux mauvaises conditions météorologiques qui ont régné dans l'Intyamon au printemps 1986. Si l'influence directe de la température de l'air peut être considérée comme nulle (DUGUY, 1962), les nombreuses précipitations sous forme de neige ou de pluie, et surtout la durée très faible de l'ensoleillement du 15 mars au

30 avril, ont joué un rôle important. Cependant, la raison majeure de ce retard est due au fait que les vipères de la zone étudiée fréquentent des lieux d'hivernage forestiers que nous ne connaissions pas au printemps 1986. Il n'est donc pas exclu que les toutes premières sorties aient eu lieu au mois de mars déjà, durant les 6 jours d'insolation continue par vent du NE qui ont caractérisé la première quinzaine de ce mois.

Les dates des dernières sorties précédant l'entrée en hivernage sont connues avec précision et sont tardives si l'on considère le premier novembre comme date limite d'activité chez la vipère aspic (DUGUY, 1962). Ce même auteur constate qu'en Vendée, les toutes dernières vipères sorties sont uniquement des mâles, mais que de mauvaises conditions climatiques, tel l'été pluvieux de 1958, retardent beaucoup l'entrée en hivernage des femelles qui ont à mener à terme leur gestation. Sur notre terrain, les conditions météorologiques du mois de juin au mois de septembre ont été favorables aux vipères qui ont pu s'exposer à peu près tous les jours durant cette période, permettant ainsi aux femelles gravides d'effectuer leur ponte au plus tard en début octobre. Dans ce cas, les sorties tardives de ces animaux sont dues au fait qu'elles se sont abondamment nourries durant la deuxième quinzaine d'octobre. Dans les Pyrénées centrales, entre 1500 et 2300 mètres d'altitude, les femelles de cette espèce entrent en hivernage également plus tard que les mâles, soit en début octobre (DUGUY, 1972). Nos observations du 15 novembre 1987 de deux grandes aspics mâles dans la vallée du Motélon, à une altitude de 1300 mètres, montrent combien les dates des dernières sorties peuvent varier d'une population à l'autre, et surtout d'une année à l'autre, suivant les conditions d'insolation et d'exposition du milieu.

5.3.2. Reproduction

Dans les régions tempérées et froides, le cycle sexuel des reptiles femelles dépend étroitement des conditions écologiques, plus particulièrement de la température, par le biais de l'insolation; les différences de milieu jouent un rôle plus important sur la reproduction que les différences spécifiques (SAINT GIRONS, 1972/73). Le cycle reproductif annuel des vipères aspics femelles semble fréquent dans une grande partie de la France (ROLLINAT, 1934). Cependant, elles ne se reproduisent plus que tous les deux ans en moyenne dans le Sud de la Loire Atlantique (SAINT GIRONS, 1957; DUGUY, 1962) et seulement tous les trois ou quatre ans dans le centre de ce département, à l'extrême limite Nord-Ouest de l'aire de répartition de l'espèce (SAINT GIRONS, 1952, 1957), ainsi que dans une station de l'Oberland bernois, entre 1400 et 1600 mètres d'altitude (MONNEY, sous presse). Dans les Pyrénées centrales, à des altitudes supérieures, les femelles se reproduisent tout de même tous les deux ans. Là il semble que l'intensité de l'insolation compense

la durée de l'enneigement (SAINT GIRONS, 1972/73). Dans l'Intyamou, à une altitude intermédiaire entre la plaine et la montagne, le cycle sexuel est en général biennal. En 1986, 44% des femelles adultes sont gestantes, et en 1987, 47%. Plusieurs femelles gravides en 1986 sont observées dans ce même état en 1988. Quelques grandes femelles cependant semblent ne pas se reproduire tous les deux ans. Ainsi les femelles N° 2 et 9, qui étaient particulièrement grasses au printemps 1986, ne se sont reproduites que l'année suivante. Mais il est possible également que ces animaux aient eu une portée très petite en 1985 et qu'ils se soient nourris durant l'automne de cette même année. La femelle N° 4 par exemple n'a que deux petits en 1986 et est très peu amaigrie après sa ponte, à l'opposé de toutes les autres femelles postparturientes observées.

SAINT GIRONS (1972/73) constate que le nombre de jeunes par portée reste relativement constant chez cette espèce. La moyenne obtenue pour des populations à cycle annuel, à cycle biennal et à cycle triennal est, respectivement, de 6.69, 6.22 et 6.72. A titre indicatif, cet auteur signale une moyenne de 5.7 jeunes pour 6 femelles capturées dans les Pyrénées. Sur notre terrain, la moyenne de 5.25 jeunes pour 4 femelles est du même ordre de grandeur.

Si la date de l'ovulation reste assez constante chez la vipère aspic – elle se situe au début de juin (SAINT GIRONS, 1972, 1973) – la durée de la gestation est directement liée aux facteurs externes, et principalement à la température. En 1986, la parturition a lieu fin septembre-début octobre, ce qui correspond aux dates observées dans les Pyrénées et le Nord de la Loire Atlantique (SAINT GIRONS, 1952, 1957, 1972/73), ainsi que dans le Nord du Jura suisse, dans la région de Bâle (MOSER et al., 1984). Elle est nettement plus précoce en Vendée (DUGUY, 1962) et dans la région lémanique (PERRET-GENTIL et ESTOPPEY, 1977). Lorsque l'on sait qu'une femelle aspic gestante, forcée d'entrer en hivernage sans avoir mis bas, ne survit en général pas à l'hiver (DUGUY, 1962; SAINT GIRONS, 1957, 1975; SAINT GIRONS et DUGUY, 1973; SAINT GIRONS et KRAMER, 1963), on comprend aisément pourquoi cette espèce est incapable de se maintenir dans des milieux mal exposés. Dans une petite vallée de l'Oberland bernois, où les deux espèces de vipères cohabitent, l'aspic semble être à la limite de ses possibilités, les femelles mettant au monde leurs jeunes au cours de la deuxième quinzaine d'octobre seulement (MONNEY, sous presse).

Les dates des activités sexuelles printanières sont très tardives. Elles correspondent à ce que l'on observe dans les Pyrénées centrales, à une altitude de 1500 à 1900 mètres. En plaine, les accouplements ont généralement lieu 4 à 6 semaines plus tôt. Cependant, comme nous l'avons déjà signalé en parlant de la durée de la période active, l'année 1986 se caractérise par d'abondantes précipitations durant les mois de mars et d'avril, ce qui a de

toute évidence retardé les activités sexuelles des vipères. En 1987, des accouplements sont observés à la fin avril–début mai, et en 1988, un couple en préliminaire d'accouplement est vu le 3 avril déjà.

La période automnale d'accouplement est étroitement liée à un facteur écologique: elle existe, ou n'existe pas, suivant que les conditions climatiques sont normales ou défavorables (DUGUY, 1962). Au Sud de la Loire, cet auteur admet que lorsque l'automne présente des conditions normales de température, la seconde période d'activité sexuelle des vipères s'étend sur environ 3 semaines, de la fin de septembre à la mi-octobre. A 80 kilomètres plus au Nord, au Nord de la Loire, SAINT GIRONS (1952, 1957) observe une avance de près d'un mois, les activités sexuelles se faisant sentir dès le début septembre. Dans les Pyrénées, en raison de la brièveté de la période de vie active, l'accouplement automnal est supprimé (SAINT GIRONS, 1972/73). L'automne clément qui a régné dans l'Intyamou en 1986 a permis des activités sexuelles qui se sont déroulées à des dates intermédiaires entre celles observées au Sud et au Nord de la Loire.

5.3.3. Mues

Le déterminisme et la périodicité des mues chez les serpents sont encore très mal connus (SAINT GIRONS, 1980). Elles dépendent, pour une part, des conditions climatiques, de l'âge, du sexe, du stade du cycle sexuel et peut-être de l'alimentation. Elles correspondent aussi à un caractère spécifique (SAINT GIRONS, 1980).

Chez la vipère aspic dans les conditions naturelles, le nombre de mues annuelles est en moyenne de 3 plus ou moins une, la première ayant lieu en juin, la deuxième en août, et la troisième en septembre (SAINT GIRONS, 1952; DUGUY, 1972). Il est rare de connaître les dates exactes des mues dans la nature, car cela nécessite des observations à peu près journalières de chaque animal. L'unique mue observée chez les 8 femelles gestantes, et la grande synchronisation avec laquelle elle s'est déroulée, sont pour le moins surprenants. Le fait que l'activité journalière de cette catégorie d'individus, basée essentiellement sur la thermorégulation, varie peu d'un animal à l'autre, peut dans une certaine mesure expliquer cette synchronisation, bien que les sites de gestation, bien exposés, ne soient pas toujours les mêmes et que les deux types de coloration soient représentés chez ces femelles. L'unique mue, quant à elle, demeure tout à fait inexplicable et n'a été signalé qu'une seule fois dans la littérature (SAINT GIRONS, 1975). Il n'est pas exclu que les mauvaises conditions climatiques du printemps 1986 en soient en partie responsable. En 1987, les femelles reproductrices ont mué au mois de juillet. L'une d'entre elles au moins a mué une seconde fois au mois de septembre. Quant aux femelles gravides en 1986 et observées en 1987, elles ont mué 2 fois également.

Au moins deux femelles non reproductrices ont mué une seule fois également en 1986, mais à des dates très différentes. Ce manque de synchronisation est peut-être dû en partie au fait que l'activité journalière de ces animaux est bien moins régulière que celle des femelles gestantes, que les milieux fréquentés, parfois très différents, ne sont pas toujours bien exposés et que de ce fait, l'intensité du métabolisme de chaque individu peut varier considérablement. D'autre part, SAINT GIRONS (1980) a montré que le nombre de mues effectuées l'année précédente pouvait avancer ou retarder la date de la première mue de l'année, et que le stade du cycle sexuel (cycle biennal ou triennal) pouvait modifier la fréquence des mues chez cette espèce.

Les deux mues effectuées par les mâles en 1986 sont en accord avec les données bibliographiques. La première est toujours postnuptiale. En 1987, plusieurs de ces serpents ont à nouveau mué deux fois, à la fin juin – début juillet et fin août – début septembre, mais quelques-uns semblent avoir mué une troisième fois à la fin septembre.

Nos données récoltées sur le terrain en 1986 et 1987 montrent que la fréquence et la périodicité des mues au sein d'une population de vipères peut varier considérablement d'une année à l'autre. D'autre part, pour *V. aspis zinnikeri*, sous-espèce du versant français des Pyrénées centrales, SAINT GIRONS (1980) a mis en évidence une différence vraisemblablement d'ordre génétique en ce qui concerne le cycle des mues chez cette espèce. Il serait très intéressant de savoir si de telles différences existent pour la sous-espèce des Alpes et des Apennins méridionaux, *V. aspis atra*.

Chez des vipères aspics maintenues en captivité dans de bonnes conditions, nourries et chauffées toute l'année, NAULLEAU (1966) obtient en moyenne 4.3 mues annuellement, avec un minimum de 2 et un maximum de 7. Dans ces conditions, il n'existe plus de périodicité saisonnière des mues. Cet auteur remarque d'autre part, qu'à l'approche de la mue, les vipères, non seulement sont moins actives, mais recherchent les points les plus chauds, restant enroulées, immobiles, de longues heures. Dans le Jura suisse, MOSER et al. (1984) constatent que les mâles de cette espèce, en phase de mue, fréquentent des endroits bien ensoleillés et favorables à la thermorégulation. *Crotalus horridus* (GALLIGAN and DUNSON, 1979; BROWN et al., 1982) et *C. viridis oreganus* (MACARTNEY, 1985), de même que *Natrix natrix* (MADSEN, 1984), réduisent leurs déplacements durant une courte période avant leur mue. Sur notre terrain également, les vipères dans cette phase sont peu mobiles et fréquentent des milieux bien exposés (MONNEY, 1988). Elles se montrent souvent à l'extérieur de leurs abris même par temps maussade, ce qui facilite beaucoup les observations. La figure 2 illustre bien ce phénomène:

- Les 50 observations de mâles durant la deuxième quinzaine de mai et la première de juin concernent surtout des animaux en phase de mue, et la

reprise des observations au mois d'août coïncide avec leur deuxième mue. Quant aux observations de la première quinzaine de mai et de septembre – début octobre, elles sont facilitées par les activités sexuelles qui modifient également leur comportement.

- La mue plus tardive des femelles non gestantes reporte les observations abondantes de ces individus à la deuxième quinzaine de juin et au mois de juillet.
- Les femelles gestantes, quant à elles, se montrent plus thermophiles tout au long de leur gestation.

5.3.4. Densité

La densité de vipères sur notre terrain en ne tenant compte que des milieux permettant à l'animal d'y séjourner, soit 2.6 adultes par hectare, est difficilement comparable à celle déjà observée chez cette espèce, car les biotopes sont très différents. En Loire-Atlantique, SAINT GIRONS (1952) note une densité moyenne d'adultes de l'ordre de 1 pour 20 à 30 mètres de haie, et MOSER et al. (1984) dans le Jura suisse obtiennent 6 adultes à l'hectare. Si l'on ne tient compte que des quadrats ayant fait l'objet d'une observation de vipère (MOSER, 1988), nous obtenons la même densité que cet auteur en Engadine chez la péliade, soit environ 80 adultes à l'hectare.

Les 192 observations que nous avons réalisées en 1987 du 16 avril au 16 octobre nous ont permis de reconnaître 8 nouveaux animaux, dont un seul, un mâle de 55 centimètres, était en âge de se reproduire en 1986. Ceci tendrait à prouver que le chiffre de 30 vipères adultes, présentes sur notre terrain d'étude en 1986, est assez proche de la réalité. En ce qui concerne le nombre de femelles reproductrices, nous pensons que le chiffre de 8 individus est exact, car ces animaux sont très faciles à localiser. Le nombre de femelles reproductrices présentes sur une surface donnée nous semble être l'indice le plus important pour estimer le nombre total de vipères adultes. Connaissant la durée du cycle sexuel des femelles et supposant un sex-ratio de 1:1 : $N = N_g \times D \times 2$

où N = Nombre total de vipères adultes,

N_g = Nombre de femelles gestantes présentes sur le terrain,

D = Durée du cycle sexuel des femelles sur le terrain.

Cette formule n'est pas applicable pour des populations dépendantes d'une seule espèce de proie susceptible de pulluler, car le taux de femelles reproductrices au sein d'une population peut varier suivant l'importance des ressources trophiques du milieu (ANDREN and NILSON, 1983). Dans l'Intyamon, le large spectre alimentaire de l'Aspic rend ce facteur négligeable (MONNEY, 1990). L'estimation de la densité de vipères adultes sur une sur-

face donnée nécessite également de connaître l'importance des déplacements individuels, car les rassemblements de femelles reproductrices dans des sites de gestation particuliers sont fréquents (MONNEY, 1988).

6. Influences humaines et mesures de protection

Comme nous l'avons déjà mentionné dans l'introduction de ce travail, la vipère aspic s'est remarquablement bien adaptée à l'aménagement du territoire dans l'Intyamon, colonisant tout nouveau milieu favorable à ses activités et à ses besoins.

Les pâturages, parsemés de murgiers et entrecoupés de haies, représentent un milieu très apprécié par les vipères, mais nécessitent un entretien régulier, pour empêcher la forêt de s'installer et permettre une rentabilité satisfaisante. Pour ce faire, il est nécessaire de débroussailler la bordure des murgiers, des haies et des lisières, pour limiter l'expansion des épineux, notamment de l'épine noire. La fougère-aigle, quant à elle, doit être fauchée, et BERSET (1969) écrit à ce sujet: «Le meilleur moyen de faire disparaître ce géophyte à rhizome est de le faucher à mi-juin, et non pas en automne, après le départ du bétail, comme cela se pratique souvent. En fauchant la fougère au moment voulu pour empêcher l'accumulation de réserves dans le rhizome, la plante perd rapidement sa vitalité et disparaît au bout de quelques années.»

Depuis de nombreuses années, les pâturages ne sont plus entretenus comme ils le devraient, et l'on constate par endroit un embroussaillement toujours plus important, notamment dans les milieux où les pierres amenées par les avalanches sont laissées sur place. Ailleurs, ce sont de vastes surfaces complètement recouvertes de fougères de plus de 1 mètre 50 de hauteur. Pour remédier à cette situation, les traitements chimiques ont fait leur apparition, et des herbicides le plus souvent non spécifiques sont massivement déversés sur les murgiers, et parfois même en lisière de forêt, ce qui anéantit toute la flore et une grande partie de la faune. Ainsi, et pour ne citer que deux exemples flagrants, le lézard, dont les jeunes sont indispensables à la nutrition des vipéreaux (SAINT GIRONS, 1980), a déjà disparu par endroit, et la pie-grièche-écorcheur perd ses sites de nidification.

Les constructions toujours plus nombreuses de routes goudronnées pour desservir les chalets d'Alpage et faciliter l'exploitation forestière en permettant aux poids lourds d'y circuler peut également porter préjudice à la faune, notamment en partageant, en morcelant ou en détruisant les domaines vitaux des vipères, et en augmentant d'autre part le trafic automobile dans des zones jusque là épargnées par ce fléau. Un site de gestation abritant tous les deux ans, selon nos observations de 1986 et 1988, la moitié des femelles

reproductrices présentes sur une surface de 50 ha, aurait été anéanti sans notre intervention.

Les cultures monospécifiques d'épicéas anéantissent la flore des sous-bois et ne permettent à aucun reptile de s'y maintenir. Nous avons vu que les vipères, sur notre terrain à relief accusé, choisissent des milieux forestiers très particuliers pour l'hivernage, soit, le plus souvent, des érablières sur gros blocs ou ce qu'il en reste. Or ces associations spécialisées deviennent rares et morcelées, ce qui contribue inévitablement à la raréfaction des vipères. Dans une dizaine d'années par exemple, le principal site d'hivernage de notre station sera devenu une pessière très dense, plus du tout propice à l'hibernation des reptiles.

7. Remerciements

L'accomplissement de cette étude a été possible grâce à la collaboration de nombreuses personnes. Qu'elles trouvent ici l'expression de notre profonde gratitude: Prof. T. A. Freyvogel, Prof. C. Mermod, Dr A. Moser, Dr J.-M. Weber, J.-M. Pillet, Dr P. Marchesi, J. Moret, J.-P. Theurillat.

Cette étude n'aurait pu être réalisée sans les autorisations du Service de l'Inspection cantonale des forêts, chasse et pêche, et du Service vétérinaire cantonal de Fribourg.

Je remercie également tous mes amis qui sont venus me rendre visite sur le terrain, et toutes les personnes de la région qui ont facilité mon travail.

8. Résumé – Zusammenfassung – Summary

Résumé

Dans le but d'établir les différents cycles annuels d'activité de la vipère aspic dans les Préalpes fribourgeoises, 36 vipères sont marquées dans l'Intyamou, à une altitude de 800 à 1000 mètres, et sur une surface de 50 hectares environ. Mille cinq cent observations sont réalisées en 1986. Pour compléter nos données et envisager les problèmes touchant à la protection de cette espèce, nous effectuons plusieurs excursions en 1987 et 1988.

Les vipères occupent deux types d'habitats différents au cours de l'année: un milieu buissonnant en été (*Berberidion*) et un milieu forestier en hiver (*Carici-Fagetum*, *Sorbo-Aceretum pseudoplatani*, *Sorbo-Fraxinetum salvietosum glutinosae*).

Le taux de mélanisme au sein de cette population est de 58% et il n'y a pas de différence significative de taille et de poids entre ces deux phénotypes.

La durée de la période active est de 7 mois environ, de début avril à début novembre, mais varie d'une année à l'autre suivant les conditions climatiques.

Les activités sexuelles sont normalement observées au printemps et en automne. Le cycle sexuel des femelles est généralement biennal, et la parturition a lieu à la fin septembre – début octobre.

Le cycle des mues peut varier d'une année à l'autre. En 1986, toutes les femelles reproductrices muent une seule fois, du 25 juin au 3 juillet, et les mâles deux fois, durant la deuxième quinzaine de juin et à la mi-août.

Le faible taux de reproduction de la vipère aspic dans l'Intyamon et ses liens étroits avec des habitats particuliers rend cette espèce très vulnérable face aux nouvelles techniques d'exploitation agricoles et forestières.

Zusammenfassung

Ziel der Arbeit war es, die verschiedenen jährlichen Aktivitätszyklen der Aspisviper in den Freiburger Voralpen (Westschweiz) zu untersuchen. In einem Areal von ca. 50 ha im Intyamon (800 bis 1000 m ü.M.) wurden 36 Schlangen markiert. Im Jahr 1986 wurden 1501 Beobachtungen durchgeführt. Zur Vervollständigung unserer Daten folgten 1987 und 1988 weitere Beobachtungen, was uns nun erlaubt, Fragen zum Schutz dieser Art zu diskutieren.

Im Laufe eines Jahres werden von den Vipern zwei verschiedene Standorttypen bewohnt: ein Strauchgebiet im Sommer (*Berberidion*) und ein Waldareal im Winter (*Carici-Fagetum*, *Sorbo-Aceretum pseudoplatani*, *Sorbo-Fraxinetum salvietosum glutinosae*).

Die Melanismusrate der Population beträgt 58%. Beide Phänotypen weisen keinen signifikanten Größenunterschied auf.

Die Aktivitätsdauer liegt bei 7 Monaten (Anfang April bis Anfang November), schwankt jedoch jährlich entsprechend den klimatischen Bedingungen.

Es gibt zwei Paarungszeiten (Frühling und Herbst). Der Gebärzeitraum fällt zwischen Ende September und Anfang Oktober. Der weibliche Reproduktionzyklus ist gewöhnlich biennial.

Der Häutungszyklus variiert von Jahr zu Jahr. Die trächtigen Weibchen häuteten sich 1986 nur einmal (25. Juni – 3. Juli) und die Männchen zweimal (2. Junihälfte und Mitte August).

Aufgrund ihrer geringen Fortpflanzungsrate und der besonderen Habitatansprüche wird die Aspisviper heutzutage von modernen land- und forstwirtschaftlichen Techniken bedroht.

Summary

The aim of this study was to establish the different annual activity cycles of the asp viper in the Fribourg Forealps (Western Switzerland). Thirty six snakes were marked on the 50 ha study area in Intyamon (altitude 800–1000 m). One thousand five hundred and one observations were made in 1986. Some visits were done in 1987 and 1988, completing our data and permitting us to discuss the conservation of this species.

Two types of habitats are occupied by vipers during the year: the summer area is a bushy environment (*Berberidion*) while the winter area is a forest one (*Carici-Fagetum*, *Sorbo-Aceretum pseudoplatani*, *Sorbo-Fraxinetum salvietosum glutinosae*).

The rate of melanism is 58 %, with no significant difference of size between the two phenotypes.

The duration of activity is about 7 months (from the beginning of April to the beginning of November), but fluctuates each year according to climatic conditions.

There are two mating periods (one in spring and one in fall). Parturition occurs from the end of September to early October. The reproductive cycle of the females usually is biennial.

The moulting cycle varies from year to year. In 1986, the gravid females moulted only once, from June 25 to July 3, and the males twice, during the second half of June and in the middle of August.

The asp viper is threatened by modern agricultural and forest farming practices because of its low reproduction rate as well as its dependence on a particular habitat.

9. Bibliographie

- ANDREN, C.: Effect of prey density on reproduction, foraging and other activities in the adder, *Vipera berus* L. *Amphibia-Reptilia* 3: 81–96 (1982).
- – , and NILSON, G.: Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus* L. *Biol. J. Linn. Soc.* 15: 235–246 (1981).
- – , – – : Reproductive tactics in an island population of adders, *Vipera berus*, with a fluctuating food resource. *Amphibia-Reptilia* 4: 63–79 (1983).
- BEGUIN, C., et THEURILLAT, J.-P.: Les forêts sèches de frêne: contribution à l'étude de la région d'Aletsch. *Botanica Helvetica* 91: 141–160 (1981).
- BERGER, O.: Les serpents de la région genevoise et étude d'une population de *Vipera aspis aspis* (L.). Travail de diplôme Université de Genève 1975.
- BERSET, J.: Pâturages, prairies et marais montagnards et subalpins des Préalpes fribourgeoises. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 58: 1–55 (1969).
- BLANCHARD, F. N., and BLANCHARD, F. C.: The inheritance of melanism in the Garter snake (*Thamnophis sirtalis sirtalis* L.), and some evidence of effective autumn mating. *Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters* 26: 177–192 (1940).
- – , and FINSTER, E. B.: A method of marking living snakes for future recognition, with a discussion of some problems and results. *Ecology* 14: 334–347 (1933).
- BROGGI, M. F., et HOLTZ, H.: Liste rouge des espèces d'amphibiens et de reptiles menacées et rares en Suisse. Ligue Suisse pour la Protection de la Nature: Bâle 1982.
- BROWN, W. S., PYLE, D. W., GREENE, K. R., and FRIEDLAENDER, J. B.: Movements and temperature relationships of timber rattlesnakes (*Crotalus horridus*) in north-eastern New York. *J. Herpetol.* 16: 151–161 (1982).
- DUGUY, R.: Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L. Thèse Fac. Sci. Univ. Paris 1962.
- – : Note sur la biologie de *Vipera aspis* L. dans les Pyrénées. *Terre et Vie* 26: 98–117 (1972).

- FORSMAN, A., and AS, S.: Maintenance of colour polymorphism in adder, *Vipera berus* populations: a test of a popular hypothesis. *Oikos* 50: 13–16 (1987).
- GALLIGAN, J. H., and DUNSON, W. A.: Biologie and status of timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) populations in Pennsylvania. *Biol. Conser.* 15: 13–58 (1979).
- GIBSON, A. R., and FALLS, J. B.: Thermal biology of the common Garter snake *Thamnophis sirtalis*. I. Temporal variation, environmental effects and sex differences. *Oecologia* (Berlin) 43: 79–97 (1979).
- MACARTNEY, J. M.: The ecology of the northern pacific rattlesnake, *Crotalus viridis oregonus*, in British Columbia. M.S. Thesis University of Victoria, British Columbia, 1985.
- MADSEN, T.: Movements, homerange size and habitat use of radio-tracked grass snakes (*Natrix natrix*) in southern Sweden. *Copeia* 1984: 707–713.
- – , and STILLE, B.: The effect of size dependent mortality on colour morphs in male adders, *Vipera berus* L. *Oikos* 52: 73–78 (1988).
- MONNEY, J.-C.: Eco-éthologie d'une population de vipères (*Vipera aspis* L.) dans les Préalpes fribourgeoises. Travail de diplôme Université de Neuchâtel 1988.
- – : Régime alimentaire de *Vipera aspis* L. (Ophidia, Viperidae) dans les Préalpes fribourgeoises (Ouest de la Suisse). *Bull. Soc. Herp. France* 53: 40–49 (1990).
- – : Notes sur la biologie de *Vipera aspis* L. et de *Vipera berus* L. en zone alpine. Actes du colloque de la Thuile: Ecologie et biogéographie alpine (Septembre 1990, Universités de Neuchâtel, Chambéry et Turin). Sous presse.
- MOSER, A.: Untersuchung einer Population der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) mit Hilfe der Radio-Telemetrie. Diss. Phil.-Nat. Fak. Univ. Basel 1988.
- – , GRABER, C., et FREYVOGEL, T. A.: Observations sur l'éthologie et l'évolution d'une population de *Vipera aspis* L. au Nord du Jura Suisse. *Amphibia-Reptilia* 5: 373–393 (1984).
- NAULLEAU, G.: La biologie et le comportement prédateur de *Vipera aspis* au laboratoire et dans la nature. *Bull. Biol. France et Belgique* 99: 395–524 (1965).
- – : Etude complémentaire de l'activité de *Vipera aspis* dans la nature. *Vie et Milieu* 17: 461–509 (1966).
- – : Contribution à l'étude d'une population mélanique de *Vipera aspis*, dans les Alpes Suisses. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France* 71: 15–21 (1973).
- – : Détermination des périodes de l'ovulation chez *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans l'Ouest de la France, étudiée par radiographie. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest de la France* 3: 151–153 (1981).
- – , et BIDAUT, C.: Détermination radiographique de l'ovulation chez la vipère aspic (*Vipera aspis* L.). *Bull. Soc. Zool. France* 103: 511–512 (1978).
- – , – – : Intervalle entre l'accouplement, l'ovulation et la parturition chez *Vipera aspis* L. (Reptiles, ophidiens, vipéridés), dans différentes conditions expérimentales, étudié par radiographie. *Bull. Soc. Zool. France* 106: 137–143 (1981).
- PARKER, W. S., and BROWN, W. S.: Telemetric study of movements and oviposition of two female *Masticophis t. taeniatus*. *Copeia* 1972: 892–895.
- – , – – : Species composition and population changes in two complexes of snake hibernacula in northern Utah. *Herpetologica* 29: 319–326 (1973).
- – , and BROWN, W. W.: Comparative ecology of two colubrid snakes, *Masticophis t. taeniatus* and *Pituophis melanoleucus deserticola*, in northern Utah. *Milw. Public*

- Mus. Publ. Biol. Geol. 7: 1–104 (1980).
- – , and PLUMMER, M. V.: Population Ecology. In: SEIGEL, R. A., COLLINS, J. T., and NOVAK, S. S. (eds.): Snakes ecology and evolutionary biology. Macmillan: New York 1987.
- PERRET-GENTIL, C., et ESTOPPEY, F.: Etude éco-éthologique de populations de vipères (*Vipera aspis* L.). Rapport intermédiaire N° 3 WWF Suisse 1977.
- PHELPS, T. W.: Seasonal movement of snakes *Coronella austriaca*, *Vipera berus* and *Natrix natrix* in southern England. Br. J. Herpetol. 5: 761–775 (1978).
- PILLET, J.-M., et GARD, N.: Contribution à l'étude des reptiles en Valais. I. Ophidia (Colubridae et Viperidae). Bull. Murithienne (Sion) 96: 85–113 (1979).
- PUGIN, L.: Les Préalpes médianes entre le Moléson et Gruyères (Préalpes fribourgeoises). Eclogae geologicae Helvetiae 44: 207–297 (1951).
- ROLLINAT, R.: La vie des reptiles de France centrale. Paris 1934.
- SAINT GIRONS, H.: Ecologie des vipères: I. *Vipera aspis*. Bull. Soc. Zool. France 72: 158–169 (1947).
- – : Ecologie et éthologie des vipères de France. Ann. Sc. Nat., Zool., 14: 263–343 (1952).
- – : Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* L. dans l'Ouest de la France. Bull. Biol. France et Belgique 91: 284–350 (1957).
- – : Les vipères d'Europe occidentale. Dans: BELLAIRS, A.: Les Reptiles, 609–636. Ed. Rencontre: Lausanne 1971.
- – : Le cycle sexuel de *Vipera aspis* L. en montagne. Vie et Milieu 23: 309–328 (1972/73).
- – : Coexistence de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire-Atlantique: un problème de compétition interspécifique. Terre et Vie 29: 590–613 (1975).
- – : Un cas de mélanisme chez *Vipera aspis* dans les Pyrénées. Vie et Milieu 27: 145–146 (1977).
- – : Modifications sélectives du régime des vipères (Reptilia: Viperidae) lors de la croissance. Amphibia-Reptilia 1: 127–136 (1980).
- – , et DUGUY, R.: 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 (1969).
- – , – – : Un exemple de prédation atypique et de gestation hivernale chez *Vipera aspis* L. Ann. Soc. Sc. Nat. de la Charente-Maritime 5: 379–381 (1973).
- – , et KRAMER, E.: Le cycle sexuel chez *Vipera berus* (L.) en montagne. Rev. Suisse Zool. 70: 191–221 (1963).
- VUAGNAUX, J. P.: Herpétofaune du Bassin Genevois. I. Ophidiens. Travail de diplôme Genève 1976.