

| | |
|---------------------|--|
| Zeitschrift: | Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg |
| Herausgeber: | Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles |
| Band: | 84 (1995) |
| Heft: | 1-2 |
| Artikel: | Comparaison du régime alimentaire de "Vipera aspis" et "Vipera berus" dans l'Oberland bernois |
| Autor: | Monney, Jean-Claude |
| DOI: | https://doi.org/10.5169/seals-308739 |

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. 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. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

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. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

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. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 28.01.2026

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

Comparaison du régime alimentaire de *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans l’Oberland bernois

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

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 différencierées 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 parapatrique de ces serpents laisse 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, 1980a). 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 (1975a) 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* n'absorbe jamais des amphibiens. 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 cet article, 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 parapatérique locale de ces espèces dans les Préalpes suisses.

2. Matériel et méthodes

2.1. Terrain d'étude

Nos données ont été récoltées dans l'Oberland bernois, sur un versant exposé au Sud-Est, à une altitude s'échelonnant de 1400 à 1600 m (pour une description plus détaillée du site et des espèces présentes, voir MONNEY 1994a). Il s'agit d'une zone de contact entre *V. aspis* et *V. berus* qui cohabitent localement et partiellement sur une bande d'un kilomètre de large environ. Nous avons subdivisé l'aire d'étude 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 pierreux, stable et envahi par la végétation. Ces deux cônes, distants d'environ 300 m, constituent l'habitat central de deux colonies «mixtes» de vipères aspics et péliales.

Le cône du secteur A n'est pas pâtré par les vaches. Il est recouvert pour une bonne part de hautes herbes dominées par la graminée *Calamagrostis varia*, de nombreux bosquets de saules et d'aunes blancs, d'une forêt d'épicéas, ainsi que d'une jeune plantation d'épicéas. De part et d'autre de ce cône se trouvent des pâturages gras (*Cynosurion*) parsemés de murgiers, et localement des prairies humides fauchées 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'érythres sycomores, ainsi que des groupements denses à aunes vertes et des parcelles herbeuses à *Calamagrostis*. La partie basse de ce secteur A, d'une surface de 24,3 ha, a été subdivisée en quatre sous-secteurs (A1, A2, A4 et A5), deux de part et d'autre du torrent. Les deux espèces de vipères sont bien représentées dans ce secteur A.

La structure du secteur B (13,6 ha) est très différente. Le cône de déjection est recouvert en bonne partie d'un pâturage gras dont l'herbe rase contraste avec les hautes herbes du cône A. On y trouve également de nombreux bosquets buissonnants et une forêt d'épicéas. 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 pâtrées, drainées et fumées. Dans ce secteur B, seule *V. aspis* est abondante.

Nous avons également subdivisé l'ensemble de l'aire d'étude suivant ses structures et sa végétation en six milieux principaux: *Cynosurion* (= pâturage gras), Molinion (= prairie humide), Milieu à *Calamagrostis* (= hautes herbes), Aulnaie (= bosquet ou forêt d'aunes ou de saules), Pessiaire (= forêt d'épicéas), et Alluvions (= terrains pionniers de bordure de torrent).

2.2. Méthodes

Le terrain d'étude a été parcouru de 1987 à 1992. Toute vipère capturée était mesurée, pesée, sexée et marquée par coupe d'écailles sous-caudales (BLANCHARD et FINSTER, 1933) et à l'aide de peinture. Les crottes présentes dans l'intestin terminal du serpent et prêtes à être évacuées étaient récoltées sur le terrain par un massage délicat de cette région, puis conservées dans de l'alcool 70° pour analyse au laboratoire. Nous avons également noté la présence d'une proie dans l'estomac, et à dix 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 deux vipères trouvées mortes sur le terrain d'étude. La détermination des proies s'est faite sur la base 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, 1980b; SHINE, 1980), nous avons considéré plusieurs catégories de taille, soit essentiellement les vipères plus grandes et plus petites que 40 cm, et dans une moindre mesure 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 (MONNEY, 1994b) 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 œufs dans les oviductes, jusqu'à la mise bas), et enfin postparturiente (SAINT GIRONS, 1957); le terme de femelle reproductrice (FR) utilisé dans cet article 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 Chi² 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 (1993) et l'abondance relative des grenouilles (*Rana temporaria*) 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 en disposant des pièges de surface en bois dans les principaux habitats occupés par les vipères des secteurs A et B. Les 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 disposé en grille avec une maille de 5 m sur 5 m. Les pièges sont tendus quatre jours et trois nuits, et nous effectuons sept 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 trois 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 quatre lignes dans le secteur A et quatre lignes «homologues» dans le secteur B. Les micromammifères capturés sont déterminés et sexés dans la mesure du possible. Ils sont pesés et marqués individuellement à l'aide de peinture 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 (SAUCY et FASEL, 1994) ainsi que l'indice de diversité spécifique de Shannon-Wiener (BEGON et al., 1990).

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 (MONNEY et al., 1996) 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* (60 g) et quatre 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.

3. Résultats

Les résultats de nos analyses de crottes et autres restes de proies sont résumés dans les tableaux 1 et 2. 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 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,

| | <i>Rana</i> | <i>Lacerta</i> | <i>Aves</i> | Mamm. nn | <i>Sorex</i> | Pit.-Mic. | <i>Arvicola</i> | Clethr. | <i>Apodem.</i> | 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 | |
| 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 mél. ≥ 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 mél. ≥ 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 |

Tab. 1: Nombre de proies et leur fréquence chez *Vipera aspis* (A) et *Vipera berus* (B) dans l'Oberland bernois. F = Femelle, M = Mâle, R = Reproductrice, NR = Non Reproductrice, mél. = mélânique, 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 vitellogenèse et les femelles gravides (voir chapitre matériel et méthodes). Les FR sont exclues des catégories A ≥ 60 et A ≥ 40 < 60.

d'une grenouille et d'un micromammifère. Les mammifères représentent la grande 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.

| | 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 |

Tab. 2: Fréquence des principaux groupes de mammifères dans le régime des vipères (voir Tab. 1 pour la légende).

3.1. Variation intraspécifique de régime

Pour *V. aspis* et *V. berus* ≥ 40 cm, il n'y a pas de différence de régime entre les deux phénotypes ($p > 0.05$). Pour les deux espèces, la différence est très significative ($p < 0.001$) entre les vipères ≥ 40 cm et les vipères < 40 cm; la différence est également significative entre les vipères < 30 cm et les vipères > 30 et < 40 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. 1),

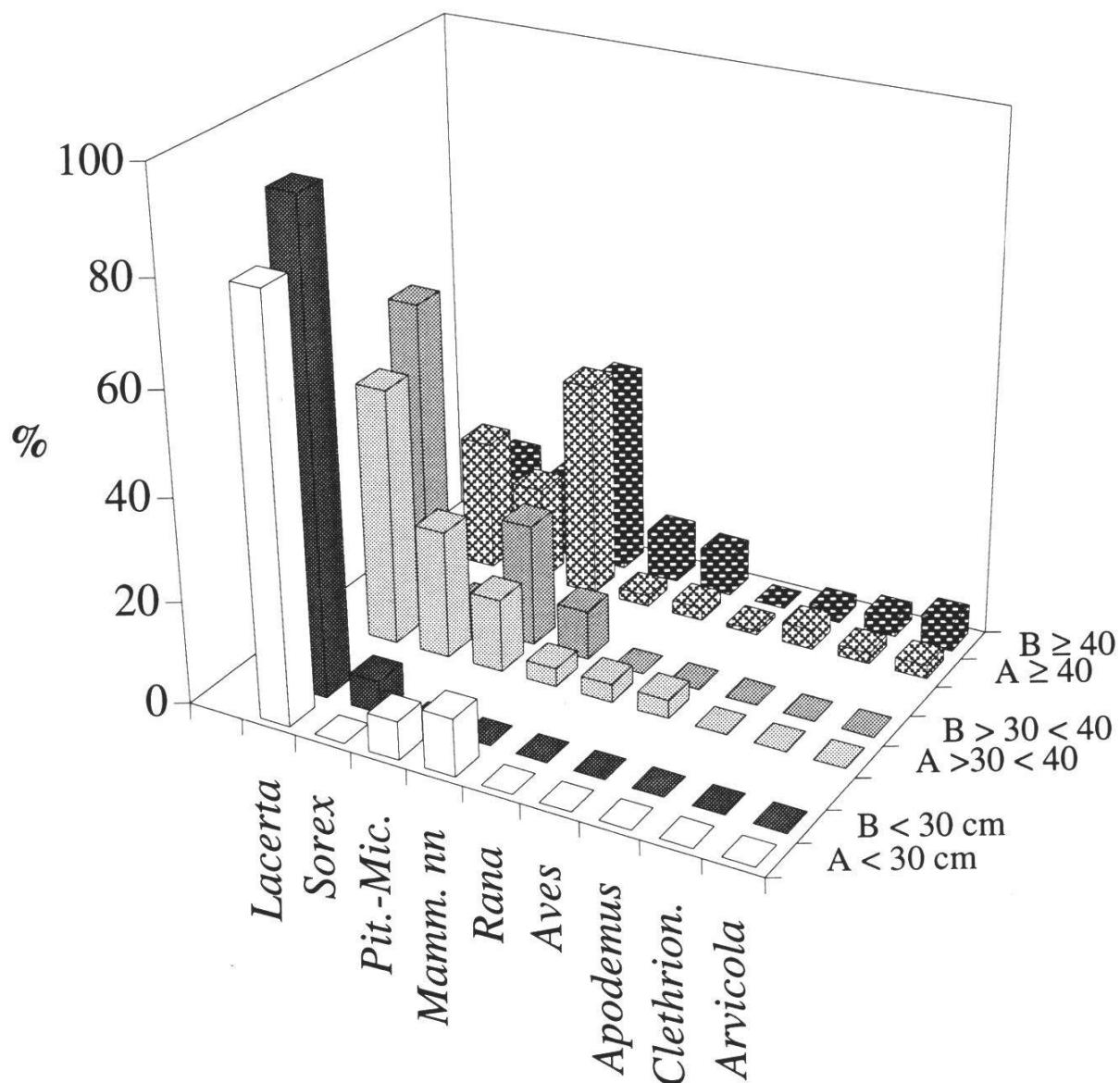


Fig. 1: Variations ontogéniques de régime chez *Vipera aspis* (A) et *Vipera berus* (B) exprimées en pourcentages des différentes catégories de proies suivant la longueur totale des vipères.

et par conséquent une niche alimentaire toujours plus large (Fig. 3). Le régime alimentaire des FR diffère de celui des FNR ($p < 0.05$ pour les deux espèces) (Fig. 2) 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

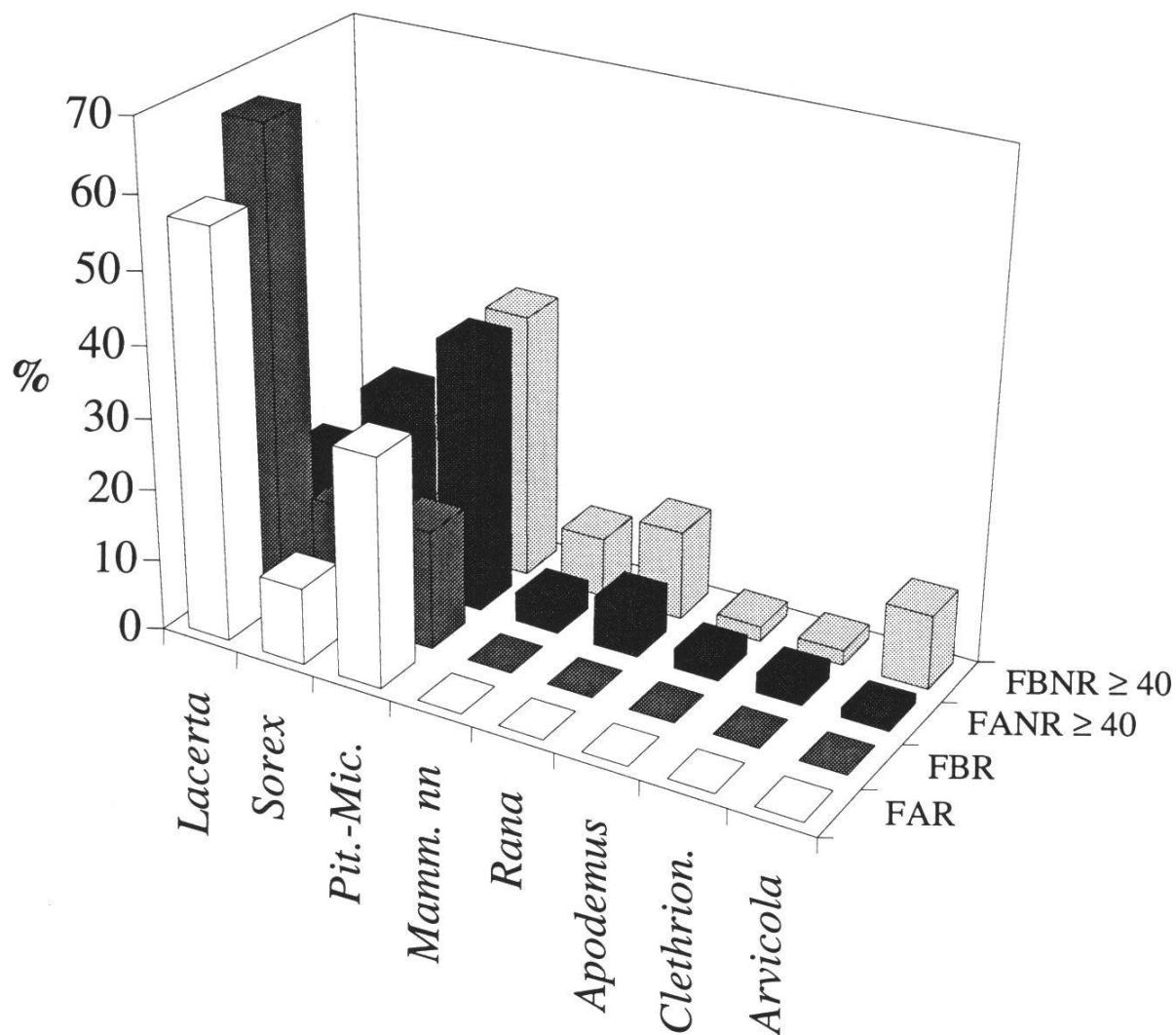


Fig. 2: Comparaison du régime alimentaire des vipères femelles reproductrices et des vipères femelles non reproductrices exprimée en pourcentage des différentes catégories de proies. FAR = femelle aspic reproductrice, FBR = femelle péliaide reproductrice, FANR = femelle aspic non reproductrice, FBNR = femelle péliaide non reproductrice. Les femelles reproductrices comprennent les femelles en vitellogenèse et les femelles gravides (voir chapitre matériel et méthodes).

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 (*Arvicola*) 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.1 et Fig. 3).

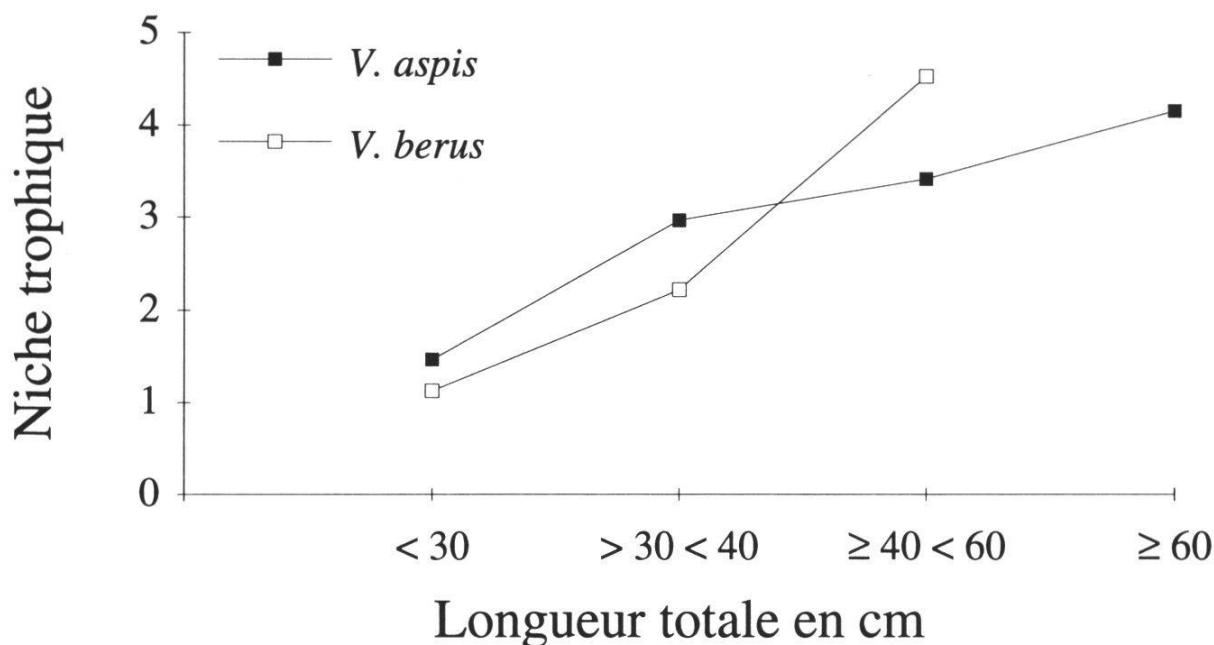


Fig. 3: Variation de la largeur de la niche trophique (SIMPSON, 1949) en fonction de la taille des vipères.

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

| | 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 | 0.922 | 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 | 0.999 | 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 | — |

Tab. 3: 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. 1 pour la légende.

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 $47,3 \pm 3,5$ et $54,9 \pm 6,3$ cm, $t = 6,49$, $p < 0,0001$). L'absence de consommation d'*Arvicola* par ces derniers va dans le même sens. 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 $49,5 \pm 4,2$ et $55,5 \pm 6,2$ 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 Bs est supérieure chez *V. aspis* et que c'est l'inverse pour les grandes vipères (Fig. 3 et Tab.1).

Malgré ces différences de régime, le recouvrement des niches trophiques des deux espèces de vipères est très important (Tab. 3). Il est supérieur à 98% pour l'ensemble des vipères et toujours supérieur à 90% pour des catégories de tailles 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.

3.3. Régime alimentaire et lieu de capture de la vipère

Nous n'avons pas décelé de différence de régime chez les petites vipères (< 40 cm) étant donné l'étroitesse de leur spectre alimentaire et la faiblesse de nos échantillons. 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. 4). 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 celles 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, $p > 0,1$).

| | 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>Eliomys</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 |

Tab. 4: 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 *Pitimys* et *Microtus*, *Clethrion.* = *Clethrionomys glareolus*, *Mamm. nn* = mammifère nouveau-né.

Globalement, le régime des vipères varie suivant le type d'habitat occupé par le serpent lors de sa capture ($p = 0.025$) (Tab. 5). 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 Milieu à *Calamagrostis* ou le Cynosurion (TFD, $p > 0.05$). Les proportions des autres proies dans les six milieux ne varient pas non plus de façon significative.

| | Pessiaire | | 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 |

Tab. 5: Nombre et fréquence des proies de vipères ≥ 40 cm capturées dans les différents milieux. *Calamag.* = *Calamagrostis*. Voir Tab. 4 pour la légende.

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. 4a). La période d'alimentation des vipères plus petites que 30 cm paraît nettement plus courte chez *V. berus* (Fig. 4b). Elle ne débute qu'au mois de juillet, soit près de trois 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 (MONNEY, 1994a). 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. 4c). 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. 4e). 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. 4f). *V. aspis* cesse de se nourrir les trois 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. 4d). Elle s'étale de mai à octobre pour la première et de juin à septembre pour la seconde.

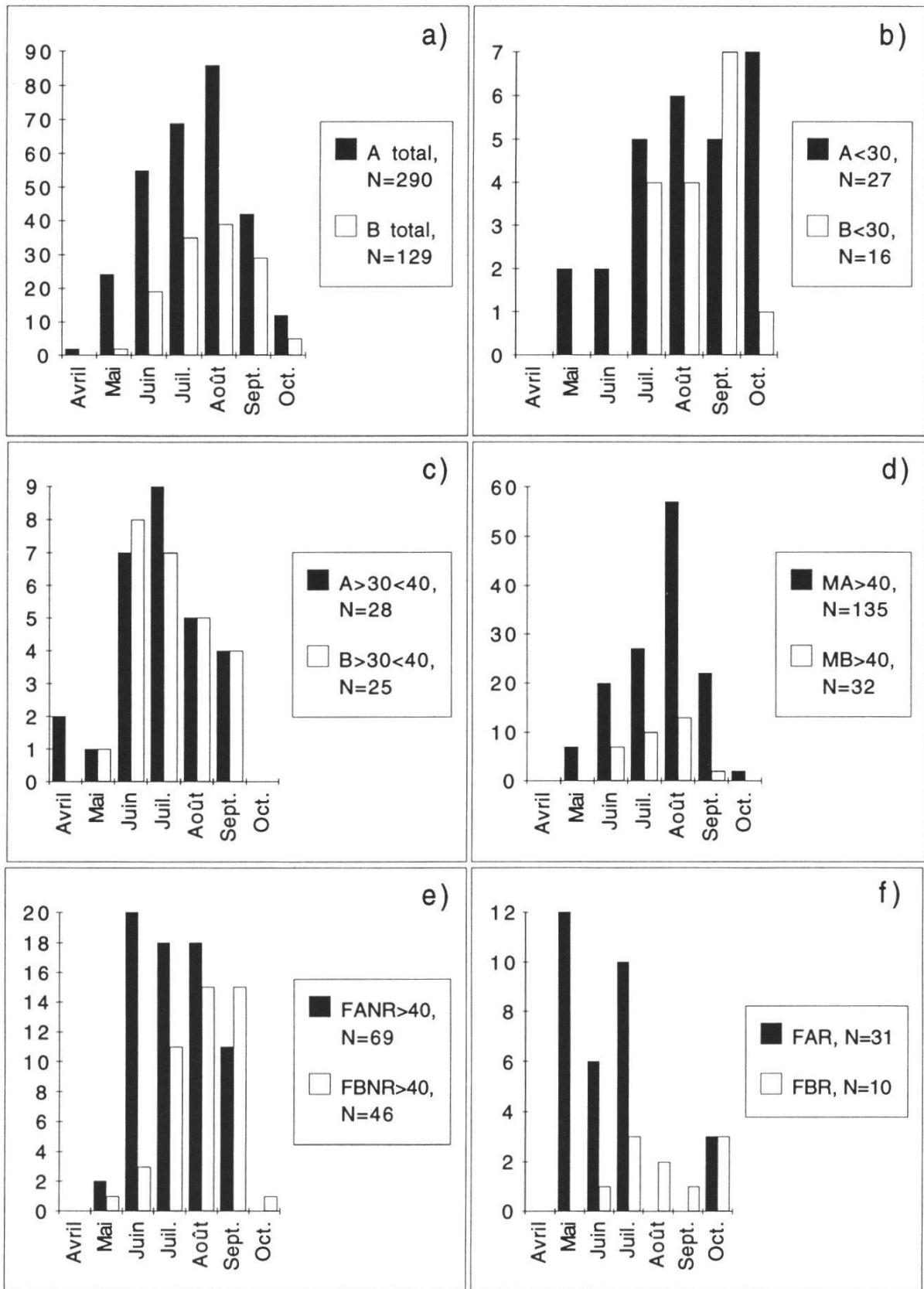


Fig. 4: Périodes d'alimentations chez les différentes catégories de vipères estimées sur la base du nombre de crottes récoltées chaque mois de 1987 à 1992. A = *Vipera aspis*, B = *Vipera berus*, M = Mâles, F = Femelles, R = Reproductrice, NR = Non Reproductrice. Les femelles reproductrices des deux espèces (FAR et FBR) comprennent les femelles en vitellogénèse, les femelles gravides et les femelles postparturientes (voir chapitre matériel et méthodes).

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. 6). *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 neuf crottes et la proportion inférieure de *Pit.-Mic.* (TFD, $p = 0.005$).

| | 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 |

Tab. 6: Nombre et fréquence des proies des vipères suivant l'année de récolte des crottes. Voir Tab. 4 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. 7 et Fig. 5). 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. 6).

| | 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 |

Tab. 7: Nombre et fréquence des proies de vipères ≥ 40 cm suivant le mois de récolte des crottes. Voir Tab. 4 pour la légende.

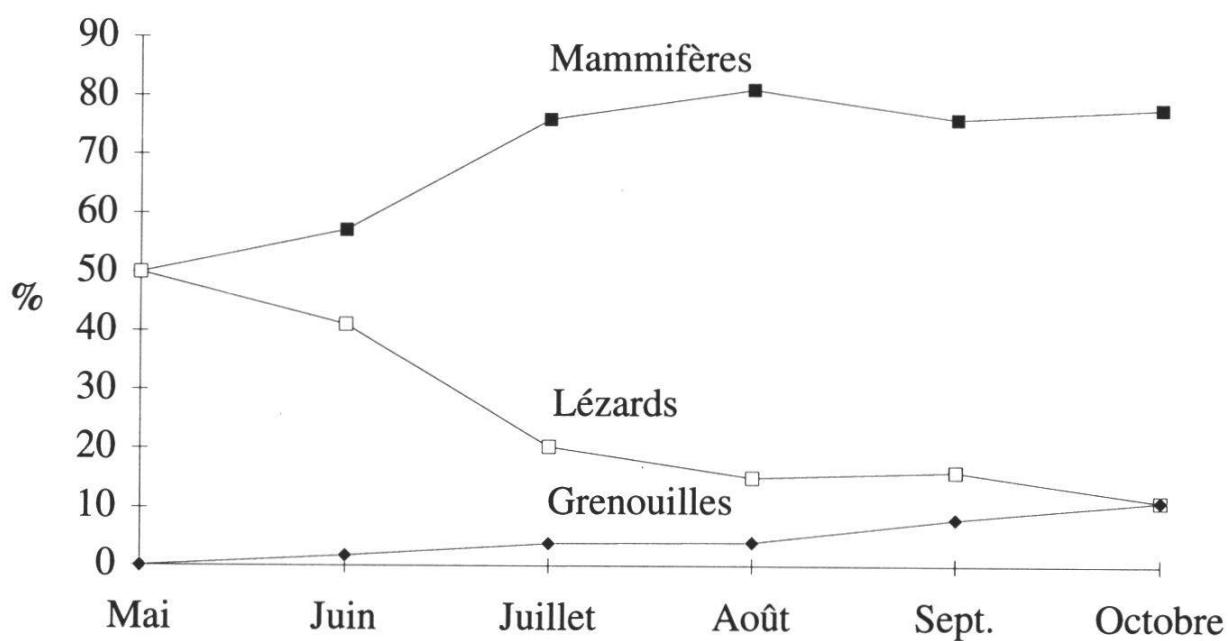


Fig. 5: Consommation relative de mammifères, de lézards et de grenouilles suivant le mois de récolte des crottes chez les vipères ≥ 40 cm, espèces confondues.

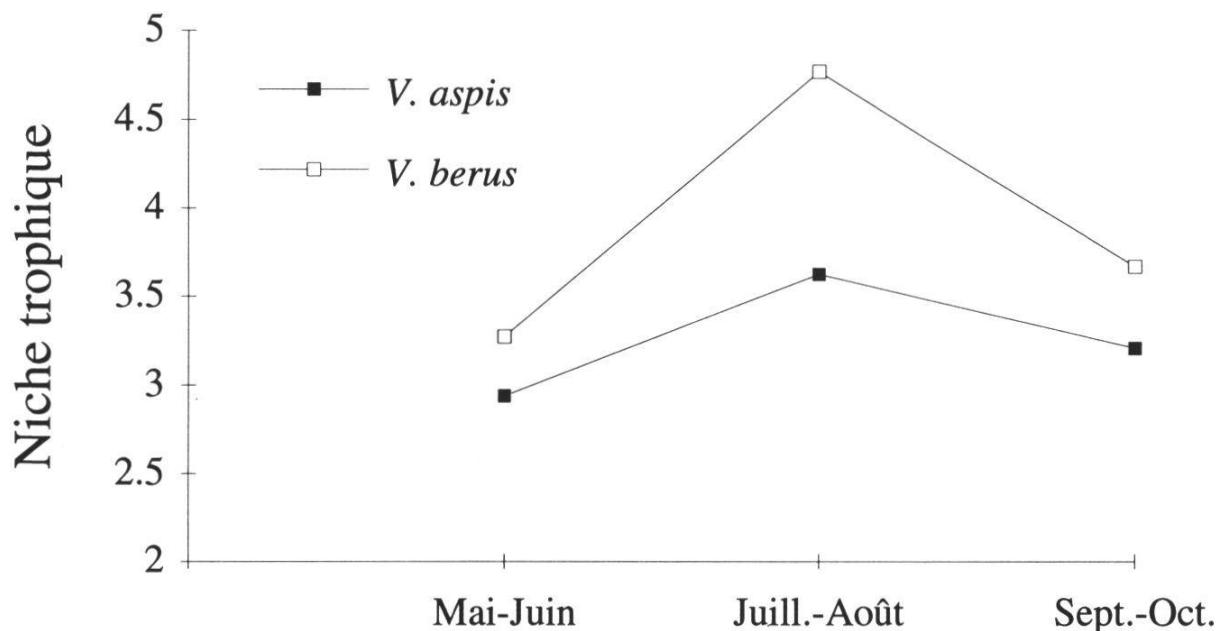


Fig. 6: Variations saisonnières de la largeur de la niche trophique chez les vipères ≥ 40 cm.

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) et *S. alpinus* (6) (Soricidae); *Microtus agrestis* (10), *M. arvalis* (1), *Pitymys subterraneus* (41), *Chionomys nivalis* (9) et *Clethrionomys glareolus* (30) (Cricetidae); *Apodemus sylvaticus* et *A. flavicollis* (136) (Muridae); *Eliomys quercinus* (17) (Gliridae) et *Mustela nivalis* (2) (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.

Dans les résultats qui suivent et sauf précision, les espèces sont regroupées dans les mêmes catégories que pour les crottes de vipères. Les trois 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. 7). Leur abondance 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.4). 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 deux 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 trois 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

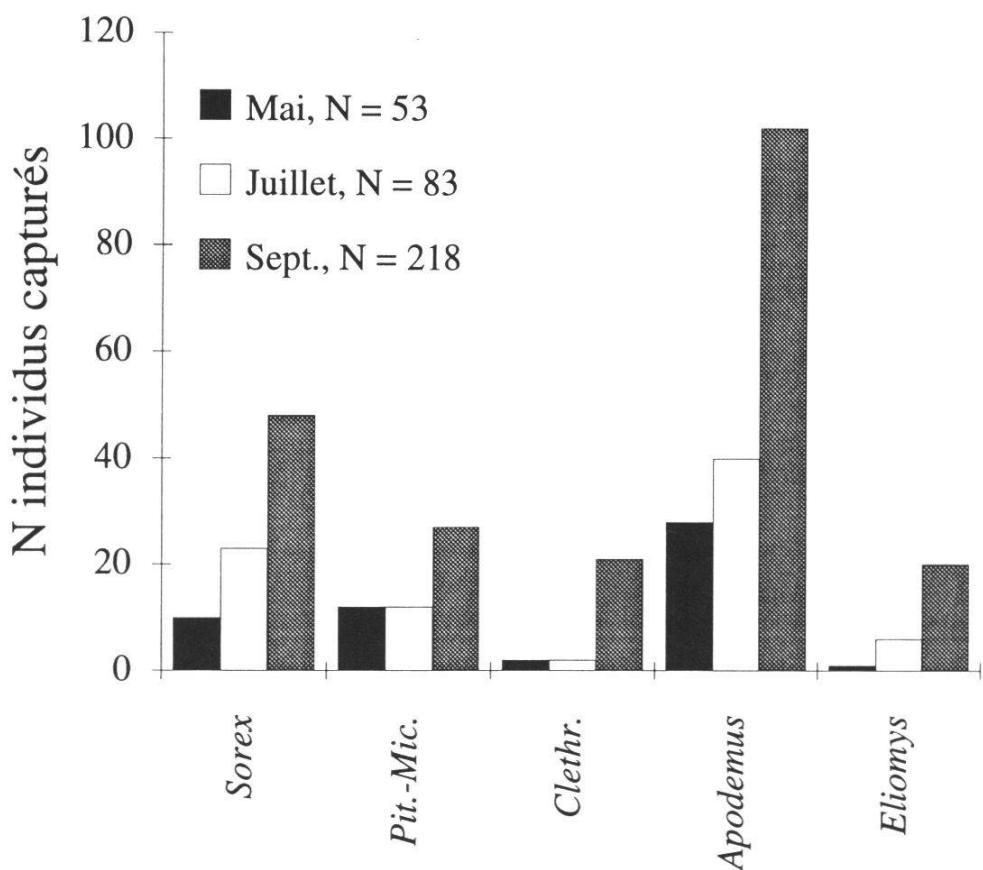


Fig. 7: Nombre de micromammifères capturés durant les trois sessions de piégeages de 1991.

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 trois 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 pâtré, 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. La proportion des différentes espèces capturées le jour et la 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% pour *Pit.-Mic.*, 18,6 et 12,6% pour *Sorex*.

3.7. Régime alimentaire et abondance des proies

Nos observations de grenouilles rousses sur le terrain d'étude 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 pâtrées. Il n'est donc pas surprenant qu'aucune vipère capturée dans le secteur B n'avait dévoré cette proie, les zones ouvertes de ce secteur étant pâtrées à 100% par le bétail.

Nos données concernant le lézard vivipare vont dans le même sens, mais elles sont beaucoup mieux documentées. La densité de lézards est beaucoup plus élevée dans le secteur A (295 ind./ha) que dans le secteur B (100 ind./ha) (Tab. 9). 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 va de pair avec le régime des vipères (Fig. 5). Cette décroissance est subitement compensée à la fin du mois d'août, après les mises bas (CAVIN, 1992). A cette période de l'année, la pression de prédation des petites vipères est particulièrement forte (Fig. 4b) et va se renforcer avec la naissance des péliades en septembre et des aspics en octobre.

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 différent de façon très significative pour les deux secteurs considérés ($p < 0.0001$) (Tab. 4). 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 vues dans les hautes herbes du secteur A, ce qui pourrait expliquer la rareté de cette proie dans les crottes des vipères de ce secteur.

3.8. Biomasse ingérée

Estimer la biomasse ingérée par les serpents sans calculer le poids réel des contenus stomacaux est une affaire délicate, et nous l'avons calculée uniquement pour une comparaison avec d'autres travaux et 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. 8). 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%).

| | <i>Rana</i> | <i>Lacerta</i> | <i>Aves</i> | <i>Mamm.</i> | <i>Cricetidae</i> | <i>Muridae</i> | <i>Soricidae</i> |
|-------------|-------------|----------------|-------------|--------------|-------------------|----------------|------------------|
| | % B | % B | % B | % B | % B mamm. | % B mamm. | % 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 |

Tab. 8: Biomasse des différents types de proies consommées par les vipères, en pourcentage.

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 et B, respectivement 5.5 et 5.3 individus à l'hectare (Tab.9). La densité des jeunes vipères est par contre nettement supérieure dans le secteur A, respectivement 7.4 et 2 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

| | 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 |

Tab. 9: Surface des secteurs A et B et densités respectives des vipères et de leurs proies principales.

assez semblable pour les deux secteurs. La biomasse des lézards représente environ huit fois celle des petites vipères du secteur B et environ sept 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 huit 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 huit fois dans le secteur B et deux 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.* ingérée 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 supérieure dans le secteur B.

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 est bien documentée (POMIANOWSKA-PILIPUK, 1974; SEBELA, 1980; LUISELLI et ANIBALDI, 1991), ce qui n'est pas le cas pour *V. aspis* (SAINT GIRONS, 1980b; 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* (NAULLEAU, 1983a, 1983b, 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 (1975a, 1975b, 1978) relève la fréquence des sorties crépusculaires et nocturnes chez cette espèce, ce qui confirme nos observations personnelles. Le taux de mélanisme significativement supérieur chez *V. berus* (MONNEY et al., 1996) 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 et la faible biomasse de *Lacerta viridis* et *Podarcis muralis* en France et en Italie (SAINT GIRONS, 1980b; 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, 1980b). 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, 1981; 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 Hästholmen, 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, 1981; PRESTT, 1971; POMIANOWSKA-PILIPUK, 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 amphibiens est faible sur notre terrain. Dans d'autres stations des Pré-alpes 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, 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. Nos piégeages ne permettent cependant pas de démontrer clairement une activité plus diurne des cricétidés sur notre terrain. 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, 1990). 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 constitué 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, fassent 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 supérieur 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 péladiades).

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 $31 \pm 5,8$ cm, N = 55, et $30,4 \pm 6$ 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 vipéraux joue certainement un rôle très important dans le choix des proies. *V. berus*, d'une longueur moyenne de $24,4 \pm 3,4$ cm (N=16) consomme 94% de lézards et 6% de *Sorex*, et *V. aspis*, d'une longueur moyenne de $26,5 \pm 2,4$ cm (N = 27) consomme 81% de lézards, 7% de *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. aspic* étant en moyenne toujours significativement plus grande que *V. berus* ($p < 0.001$) alors que Bs est supérieure chez cette dernière. Il semble donc que pour un spectre de proies disponibles 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.

L'activité trophique des vipères est particulièrement importante durant les mois d'été, ce qui semble être fréquemment le cas chez les vipères (SAINT GIROTS, 1952; PRESTT, 1971; POMIANOWSKA-PILIPUK, 1974; SEBELA, 1980; KJAERGAARD, 1981; MONNEY, 1990; 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, ce qui démontrerait un lien très étroit entre ces deux espèces. 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 GIROTS, 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. Contrairement à nos observations, les femelles péliades gravides ne s'alimentent pas en Loire-Atlantique. 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 (MONNEY, 1994).

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 Pré-alpes fribourgeoises (MONNEY, 1990), ce qui confirme le régime très opportuniste des vipères étudiées. PIELOWSKI constate également 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 préation des vipères sur les populations de micromammifères est insignifiante, comme cela semble être le cas en Pologne (PIELOWSKI, 1962; POMIANOWSKA-PILIPUK, 1974) et en France (SAINT GIRONS, 1975a). Si dans notre station le prélèvement des muridés est très faible, la pression de préation des vipères sur les cricétidés et les soricidés nous paraît importante. POMIANOWSKA-PILIPUK est également d'avis que l'impact des vipères sur l'espèce *Clethrionomys* est significatif.

La pression de préation 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 préation 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 (MONNEY, 1994a), *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. 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 trois espèces de musaraignes dans ce secteur est une autre indication de cette diversité d'habitats (DICKMAN, 1988; NEET, 1989). SAINT GIRONS (1980a) 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* tienne 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. VÖLKEL (1989) a démontré 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. VÖLKEL démontre ainsi l'avantage d'une taille réduite à la naissance dans les habitats pauvres en proies disponibles. Ces résultats renforcent notre hypothèse d'une compétition alimentaire ayant pour conséquence une diminution de taille chez *V. berus* (MONNEY, 1994a; 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. 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 proies du milieu. Peu après leur naissance et si les conditions météorologiques le permettent, les vipéraux 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 (1975a) 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, 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.

5. Conclusions

Les niches trophiques de *V. aspis* et *V. berus* sont très similaires et 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 vipéraux 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. Les activités humaines, telle que drainage des zones humides et création de pâturages, ont vraisemblablement contribué à favoriser l’avancée de *V. aspis* au détriment de *V. berus*. Nos observations sont globalement en accord avec celles de SAINT GIROS en Loire-Atlantique, bien que la compétition alimentaire semble moindre au Nord de la France.

6. Remerciements

Je remercie le professeur Claude Mermod (Université de Neuchâtel) pour ses conseils et ses encouragements, le professeur Hubert Saint Girons (Université de Paris) pour la correction du manuscrit, André Fasel (Musée d’Histoire naturelle de Fribourg) pour ses encouragements et ses très nombreux services, Stéphane Aubry et Jean-Marc Weber (Université de Neuchâtel) pour leur précieuse collaboration lors de l’analyse des crottes, Adrian Aebischer et Louis-Félix Bersier (Université de Fribourg) pour leurs conseils et la traduction des résumés. Un merci tout particulier à ma compagne Angèle et à notre fils Ludovic pour les innombrables fins de semaines passées en montagne parmi les vipères, à Lionel Cavin pour sa collaboration sympathique sur le terrain, à François Reichenbach pour m’avoir mis gratuitement à disposition son chalet d’alpage. Cette étude n’aurait pu se réaliser sans les autorisations de capture et de marquage décernées par le canton de Berne et sans le soutien financier du fonds de la Loterie du canton de Berne, de la Ligue bernoise pour la Protection de la Nature et de la Ligue Suisse pour la Protection de la Nature. Je les remercie vivement.

7. Résumé – Zusammenfassung – Summary

Résumé

Dans une zone de contact entre *V. aspis* et *V. berus* dans l’Oberland bernois (Ouest de la Suisse, 1400–1600 m d’altitude), le régime alimentaire de ces deux espèces est très semblable et le recouvrement des niches trophiques est supérieur à 90%. Toutefois, *V. berus* consomme plus de grenouilles et de mammifères nouveau-nés 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 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 péliales. 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 vipéraux, moins longtemps dépendants des lézards, ce qui paraît conduire à l'exclusion de *V. berus* dans ces milieux. La distribution 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, comme cela est le cas en Loire-Atlantique. Les activités humaines, telles que drainage des zones humides et création de pâturages, ont vraisemblablement contribué à favoriser *V. aspis* au détriment de *V. berus*.

Zusammenfassung

In einer Kontaktzone zwischen Aspisvipern (*Vipera aspis*) und Kreuzottern (*V. berus*) im Berner Oberland (1400–1600 m ü.M.) wurde das Nahrungsspektrum der beiden Arten anhand von 410 Kotproben verglichen.

Die Überlappung ihrer trophischen Nischen (Bs) beträgt über 90%. *V. berus* frisst aber mehr Frösche und neugeborene Säugetiere als *V. aspis*. Die Nahrung besteht bei beiden Arten vorwiegend aus Kleinsäugern (62,2%) und Eidechsen (33,7%), in geringerem Maße auch aus Amphibien (3,4%) und Vögeln (0,7%). Bs ändert sich im Laufe der Ontogenese stark. Die Hauptbeute von Neugeborenen und Jungen bilden Eidechsen. Das Nahrungsspektrum wird mit zunehmender Körpergröße immer breiter. Weibchen, die sich fortpflanzen, 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 (Aspisvipern 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.

Außer bei Weibchen, die sich fortpflanzen, fällt die Hauptaktivität der Nahrungs suche in die Sommermonate. Die Nahrungsaufnahme beginnt bei *V. aspis* früher und dauert länger als bei *V. berus*. Junge *V. berus* beginnen erst sehr spät mit der Nahrungs aufnahme. 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 Aspisvipern und Kreuzottern einen hohen Prädationsdruck auf Eidechsen, Wühl- und Spitz-

mäuse ausüben. Interspezifische Kompetition 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. Vermutlich verhindert das Vorkommen von *V. aspis* die Ausbreitung von *V. berus*. Die Verbreitung von *V. aspis* dürfte ihrerseits durch klimatische Faktoren begrenzt sein, wie dies im französischen Département Loire-Atlantique der Fall ist.

Summary

The diet of *Vipera aspis* and *V. berus* was investigated in a subalpine contact area (Western Switzerland, 1400–1600 m a.s.l.) using faeces 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 does *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%). Ontogenetic 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 the preys are abundant. The feeding period of *V. aspis* begins earlier and is longer than that of *V. berus*. First meals of the young *V. berus* (< 30 cm) are very late and seem to be partly synchronized with lizards' births. Annual variations of the diet are low. Seasonal variations are linked to different prey availability. Snakes' predation has locally some effect on populations 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. As found in Loire-Atlantique, we suggest that the presence of *V. aspis* limits the distribution of *V. berus*, while climatic factors limit that of *V. aspis*.

8. 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 tactics in an island population of adders, *Vipera berus* (L.), with a fluctuating food resource. *Amphibia-Reptilia* 4, 63–79 (1983).
- ARNOLD, S.J.: Foraging theory and prey-size – predator-size relations in snakes. In: *Snakes. Ecology and behavior*, edited by SEIGEL and COLLINS, 87–115. Mac Graw-Hill: New York, London 1993.

- BARON, J.-P.: Régime et cycle alimentaire de la vipère d'Orsini (*Vipera ursini* BONA-PARTE, 1835) au Mont Ventoux, France. Rev. Ecol. (Terre Vie) 47, 287–311 (1992).
- BÉA, A., BRANA, F., BARON, J.-P., et SAINT GIRONS, H.: Régimes et cycles alimentaires des vipères européennes (Reptilia, Viperidae): étude comparée. Année Biologique 31, 25–44 (1992).
- BEGON, M., HARPER, J.L., and TOWNSEND, C.R.: Ecology: individuals, populations and communities. 2nd ed. Blackwell Scientific Publications: Boston, Oxford, London 1990.
- BLANCHARD, F.N., and FINSTER, E.B.: A method of marking living snakes for future recognition, with discussion of some problems and results. Ecology 14, 334–347 (1933).
- BRANA, F., BÉA, A., et SAINT GIRONS, H.: Composicion de la dieta y cyclos de alimentacion en *Vipera seoanei* LATASTE, 1879. Munibe (Ciencias naturales) 40, 19–27 (1988).
- BROWN, W.S., and PARKER, W.S.: Niche dimension and resource partitioning in a great basin desert snake community. In: N.J. Scott, Jr. (ed.): Herpetological communities: a symposium of the Society for the study of amphibians and reptiles and the Herpetologists' League, August 1977, 59–81 (1982).
- CARPENTER, C.C.: Comparative ecology of the common garter snake (*Thamnophis s. sirtalis*), the ribbon snake (*Thamnophis s. sauritus*), and Butler's garter snake (*Thamnophis butleri*) in mixed populations. Ecol. Monogr. 22, 235–238 (1952).
- CAVIN, L.: Ecologie et structure d'une population subalpine de lézards vivipares (*Lacerta vivipara* JACQUIN, 1787). Travail de licence. Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel/Suisse 1992.
- : Structure d'une population subalpine de lézards vivipares (*Lacerta vivipara* JACQUIN, 1787). Rev. Suisse Zool. 100, 357–371 (1993).
- CHALINE, J., BAUDVIN, H., JAMMOT, D., et SAINT GIRONS, M.-C.: Les proies des rapaces (petits mammifères et leur environnement). Doin: Paris 1974.
- CHARLAND, M.B., and GREGORY, P.T.: The influence of female reproductive status on thermoregulation in a viviparous snake, *Crotalus viridis*. Copeia 4, 1089–1098 (1990).
- DAY, M.G.: Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. J. Zool. London 148, 201–217 (1966).
- DEBROT, S., MERMOD, C., FIVAT, G., et WEBER, J.-M.: Atlas des poils de mammifères d'Europe. Inst. Zool. Univ. Neuchâtel 1982.
- DEJONGHE, J.-F.: Les oiseaux de montagne. Editions du point vétérinaire: Maisons Alfort 1984.
- DICKMAN, C.R.: Body size, prey size and community structure in insectivorous mammals. Ecology 69, 569–580 (1988).
- DOLCE, S., LAPINI, L., e STERGULC, F.: 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, Uldine). Quad. sulla struttura delle zoocenosis terrestri. C.N.R., AQ 1/181, 10–35 (1982).
- FLEHARTY, E.D.: Comparative ecology of *Thamnophis elegans*, *T. cyrtopsis* and *T. rufipunctatus* in New Mexico. Southwest. Nat. 12, 207–230 (1967).

- FORSMAN, A., and LINDELL, L.E.: The advantage of a big head: swallowing performance in adders, *Vipera berus*. *Funct. Ecology* 7, 183–189 (1993).
- GREGORY, P.T.: Aggregation of gravid snakes in Manitoba, Canada. *Copeia* 1975, 185–186 (1975).
- HARDIN, G.: The competitive exclusion principle. *Sience* 131, 1292–1297 (1960).
- HAUSSER, J.: Mammifères de la Suisse. Birkhäuser: Basel, Boston, Berlin 1995. Édité par la Commission des mémoires de l'Académie suisse des sciences naturelles.
- KJAERGAARD, J.: 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 (1981).
- LUISELLI, L., and AGRIMI, U.: Composition and variation of the diet of *Vipera aspis francisciredi* in relation to age and reproductive stage. *Amphibia-Reptilia* 12, 137–144 (1991).
- , and ANIBALDI, C.: The diet of the adder (*Vipera berus*) in two alpine environments. *Amphibia-Reptilia* 12, 214–217 (1991).
 - , —, and CAPULA M.: The diet of juvenil adders, *Vipera berus*, in a alpine habitat. *Amphibia-Reptilia*. 16, 404–407 (1995).
 - , and RUGIERO, L.: Food niche partitioning by water snakes (Genus *Natrix*) at a freshwater environment in Central Italy. *J. Freshwater Ecology* 6, 439–444 (1991).
- MADSEN, T. and STILLE, B.: The effect of size dependent mortality on colour morphs in male adders, *Vipera berus*. *Oikos* 52, 73–78 (1988).
- MEYLAN, A.: Le campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.): biologie de la forme fouisseuse et méthodes de lutte. *Rev. Suisse Agric.* 9, 178–187 (1977).
- MONNEY, J.-C.: Ecoéthologie d'une population de vipères (*Vipera aspis* L.) dans les Préalpes fribourgeoises. Travail de licence. Institut de Zoologie, 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).
 - : 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 (1992).
 - : Predation of lizards and frogs by adult vipers, *Vipera aspis*, in the Bernese Pre-alpine region (West Switzerland). *Amphibia-Reptilia* 14, 93–95 (1993).
 - : 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 (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 (1994b).
 - , LUISELLI, L., and CAPULA, M.: 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 (1995).
 - , —, —, — : Taille et mélanismes 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 (1996).

- MUSHINSKY, H.R.: Foraging Ecology. In: *Snakes. Ecology and evolutionary biology* (R.A. SEIGEL, J.T. COLLINS and S.S. NOVAK, eds.), 302–334. Macmillan: New York 1987.
- NAULLEAU, G.: Action de la température sur la digestion chez cinq espèces de vipères européennes du genre *Vipera*. *Bull. Soc. Zool. France* 108, 47–58 (1983a).
- : The effects of temperature on digestion in *Vipera aspis*. *J. Herpetology* 17, 166–170 (1983b).
- , et SAINT GIRONS, H.: Poids des nouveau-nés et reproduction de *Vipera aspis* (Reptilia: Viperidae), dans des conditions naturelles et artificielles, *Amphibia-Reptilia* 2, 51–62 (1981).
- NEET, C.: Ecologie comparée et biogéographie évolutive de deux espèces parapatiques: *Sorex araneus* et *Sorex coronatus* (Mammalia, Insectivora, Soricidae). Thèse de doctorat. Université de Lausanne 1989.
- NEUMEYER, R.: Density and seasonal movement of the adder (*Vipera berus* L. 1758) in a subalpine environment. *Amphibia-Reptilia* 8, 259–276 (1987).
- PIANKA, E.R.: The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4, 53–74 (1973).
- PIELOWSKI, Z.: Untersuchungen über die Ökologie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.). *Zool. Jb. Syst.* 89, 489–500 (1962).
- POMIANOWSKA-PILIPUK, I.: Energy balance and food requirements of adult vipers *Vipera berus* (L.). *Ekologia Polska* 22, 195–211 (1974).
- PRESTT, I.: An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *J. Zool. London* 164, 373–418 (1971).
- REINERT, H.K.: Habitat variation within sympatric snake populations. *Ecology* 65, 1673–1682 (1984).
- REYNOLDS, R.P., and SCOTT, N.J.: 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 (1982).
- RUGIERO, L., CAPULA, M., FILIPPI, E., and LUISELLI, L.: Food habits of mediterranean populations of the smooth snake (*Coronella austriaca*). *Herpetological J.* 5, 316–318 (1995).
- SAINT GIRONS, H.: 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. Fr. Belg.* 91, 284–350 (1957).
- : Les vipères d’Europe occidentale et catalogue des reptiles. Dans: *La grande Encyclopédie de la nature* 11, 609–761. Bordas: Paris 1971.
- : Coexistence de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire-Atlantique: un problème de compétition interspécifique. *Terre et Vie* 29, 590–613 (1975a).
- : Observations préliminaires sur la thermorégulation des vipères d’Europe. *Vie et Milieu* 25, 137–168 (1975b).
- : Thermorégulation comparée des vipères d’Europe. Etude biotélémétrique. *Terre et Vie* 32, 417–439 (1978).
- : Les cycles alimentaires des vipères européennes dans des conditions semi-naturelles. *Ann. Biol. Anim., Bioch. Biophys.* 19 (1A), 125–134 (1979).
- : Biogéographie et évolution des vipères européennes. *C.R. Soc. Biogéogr.* 496, 146–172 (1980a).

- - : Modification sélective du régime des vipères (Reptilia: Viperidae), lors de la croissance. *Amphibia-Reptilia* 1, 127–136 (1980b).
 - - : 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 (1981).
 - - , et NAULLEAU, G.: Poids des nouveau-nés et stratégie reproductrice des vipères européennes. *Terre et Vie* 35, 597–616 (1981).
 - - , - - , et CELERIER, M.-L.: 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 (1985).
- SAINTE GIROUX, M.C.: Les mammifères de France et du Benelux. Doin: Paris 1973.
- SAUCY, F.: Dynamique de population, dispersion et organisation sociale de la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman* [SHAW], Mammalia, Rodentia). Thèse Université de Neuchâtel 1988.
- - , et FAESCH, A.: Inventaire faunistique des micromammifères du canton de Fribourg. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 83, 46–60 (1994).
- SEBELA, M.: The diet of the common viper (*Vipera berus*) in the area of Mt. Kralicky Sneznik. *Folia Zoologica* 29, 117–123 (1980).
- SHINE, R.: Habitats, diets and sympatry in snakes: a study from Australia. *Canad. J. Zool.* 55, 1118–1128 (1977).
- - : Ecology of the Australian death adder *Acanthophis antarcticus* (Elapidae): evidence for convergence with the Viperidae. *Herpetologica* 36, 281–289 (1980).
- SIEGEL, S.: Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill: New York, London; Kogakusha Ltd: Tokyo, Japan 1956.
- SIMPSON, E.H.: The measure of diversity. *Nature* 163, 688 (1949).
- SOCHUREK, E.: Kreuzottern fressen auch den Alpensalamander. *DATZ* 9, 195 (1956).
- VIITANEN, P.: Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus* (L.), in southern Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 4, 473–546 (1967).
- VÖLKEL, W.: Prey density and growth: factors limiting the hibernation success in neonate adders (*Vipera berus* L.) Reptilia: Serpentes, Viperidae). *Zool. Anz.* 222, 75–82 (1989).