

Note sur l'utilisation de l'habitat et les déplacements chez la vipère aspic, "*Vipera aspis* (L.)" dans une station de l'Intyamon

Autor(en): **Monney, Jean-Claude**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **81 (1992)**

Heft 1-2

PDF erstellt am: **18.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-308713>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Note sur l'utilisation de l'habitat et les déplacements chez la vipère aspic, *Vipera aspis* (L.), dans une station de l'Intyamon

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

1. Introduction

L'utilisation de l'habitat et les déplacements chez les serpents ont fait l'objet de nombreux travaux (voir MACARTNEY et al., 1988, pour la bibliographie). Les déplacements saisonniers en rapport avec des sites d'hivernage particuliers sont un phénomène très fréquent chez les serpents de zone tempérée, particulièrement dans les régions froides (SAINT GIRONS, 1971; GREGORY, 1982). Pour *Vipera berus*, ils ont été décrits en Finlande (VIITANEN, 1967), en Angleterre (PRESTT, 1971; PHELPS, 1978), en Suède (ANDREN, 1981) et en Allemagne (BIELLA und VÖLKEL, 1987; VÖLKEL and BIELLA, 1988). Ces migrations semblent particulièrement fréquentes en montagne, mais deux études réalisées dans les Alpes suisses et concernant cette espèce démontrent l'importance de la morphologie du terrain: NEUMEYER (1987), travaillant sur un terrain relativement homogène, n'observe pas de rassemblement d'animaux pour l'hivernage, à l'inverse de MOSER (1988) dans un milieu très hétérogène. D'une manière générale, chez les vipérinés de zone tempérée, ces déplacements sont liés à la structure physique de l'habitat (SAINT GIRONS et al., 1989). En ce qui concerne *V. aspis*, seul Duguy signale des déplacements vers des lieux d'hivernage communs (SAINT GIRONS, 1971). Dans cet article, nous présentons un autre exemple de déplacement saisonnier chez cette espèce en milieu montagnard et nous tentons d'expliquer ce phénomène sur la base des critères d'hétérogénéité du milieu cités par SAINT GIRONS et al. (1989).

2. Aire d'étude, animaux et méthodes

La zone étudiée et les techniques utilisées ont été décrites avec précision dans un précédent article (MONNEY, 1990b) et nous ne ferons que les rappeler brièvement. Le terrain est situé dans la commune de Neirivue (Préalpes fribourgeoises), à une altitude de 800 à 1000 m. Sur un versant exposé au sud-est, nous avons délimité une surface de 50 ha que nous avons prospectée suivant un circuit standard. Ce terrain est constitué de forêts de feuillus plus ou moins enrésinées, représentant 45 % de la surface totale, de pâturages gras et maigres parsemés de murgiers, et de haies.

Du 2 mai au 7 novembre 1986, nous totalisons 1093 observations de vipères (les juvéniles ne sont pas pris en considération dans cette étude). Le lieu exact de l'observation est reporté sur une photographie aérienne au 1:5000 qu'une grille millimétrée partage en unités de surface de 5 m sur 5 appelées «quadrats». Cinq types d'habitats sont retenus: coupe rase (*Atropetalia*), forêt (à plus de 3 m de la lisière) (*Fagion*), lisière, haie et murgier (*Berberidion*). Trois catégories de vipères sont considérées: les mâles (MA), les femelles non reproductrices (FNR) et les femelles reproductrices (FR). Le Test exact de Fisher (SIEGEL, 1956) est utilisé pour comparer le nombre relatif d'observations de ces 3 catégories de vipères dans les 5 types d'habitats au printemps, en été et en automne. La surface des espaces vitaux et des domaines d'été des FR (pour la définition de ces termes, voir SAINT GIRONS et SAINT GIRONS, 1959) est estimée par la méthode des polygones convexes (JENNRICH and TURNER, 1969), et pour les domaines seulement, par addition des quadrats ayant fait l'objet de plus de 6 observations (MOSER, 1988).

3. Résultats

3.1. Occupation des différents habitats au cours de l'année

Le nombre d'observations des trois catégories de vipères dans les 5 types d'habitats de mai à novembre 1986 est présenté sur le tableau 1:

- Les murgiers sont les milieux qui ont fait l'objet du plus grand nombre d'observations de vipères (55%), suivis des lisières (25%), de la coupe rase (14,5%), de la forêt (4%), et des haies (1,5%).
- La proportion d'observations de FR dans les murgiers (64,5%) est significativement supérieure à celle des FNR (33%) et celle des MA (42%) ($p < 0.001$). Il n'y a par contre pas de différence significative entre les FNR et les MA ($p = 0.076$).
- Les FR sont les seules vipères à ne jamais avoir été observées dans une haie. Les observations de FNR dans ces milieux sont plus nombreuses que celles des MA, respectivement 7,5 et 1,5% ($p = 0.002$).
- L'occupation des lisières par les FR (18,5%) est, au contraire des murgiers, moins importante que celle des FNR (40%) et que celle des MA (32,5%)

($p < 0.001$). Il n'y a pas de différence significative entre FNR et MA ($p = 0.169$).

- Aucune FR n'a été observée en forêt de mai à septembre. Ce n'est pas le cas pour les FNR (13,5%) et les MA (4,5%) ($p = 0.007$). Pour cette même période, la coupe rase représente 13,8% des observations de FR, proportion proche de celle des MA (9%) ($p = 0.09$), et supérieure à celle des FNR (2,5%) ($p < 0.001$).
- Pour l'ensemble des vipères, le nombre d'observations dans la coupe rase et la forêt est plus grand en automne (septembre, octobre et novembre), respectivement 26,5 et 9%, qu'en été (juin, juillet et août), respectivement 9,5 et 1,5% ($p < 0.001$), et c'est l'inverse pour les murgiers respectivement 63 et 26% ($p < 0.001$). La différence est d'autant plus marquée en octobre et novembre où 69,5% des vipères observées le sont en milieu forestier (forêt et coupe rase), contre 5,5% dans les murgiers, 5,5% dans les haies et 19,5% au niveau des lisières. Nous obtenons des résultats similaires pour les FR et les MA pris séparément, alors que pour les observations de FNR dans la forêt, la différence n'est pas significative.
- En ce qui concerne les observations au niveau des lisières en été et en automne, elles sont significativement plus nombreuses en été pour les FNR, respectivement 56 et 20,5% ($p < 0.001$), du même ordre de grandeur pour les MA, respectivement 35 et 43% ($p = 0.349$), et plus nombreuses en automne pour les FR, respectivement 18,5 et 29% ($p = 0.016$).

Ces données nous amènent aux conclusions suivantes:

- Les murgiers représentent des sites d'été, alors que la forêt et la coupe rase sont les principaux sites d'hivernage.
- Les murgiers, qui semblent présenter des conditions particulièrement favorables à la thermorégulation, sont choisis de préférence par les FR, au contraire des haies et de la forêt.
- L'occupation globale des milieux est semblable pour les MA et les FNR qui se montrent plus éclectiques et moins thermophiles que les FR. Ces deux catégories de vipères fréquentent les haies, et en été, elles peuvent être rencontrées en forêt.

3.2. Déplacements

Les variations quant à l'occupation spatiotemporelle du milieu impliquent des déplacements saisonniers plus ou moins importants. La majorité des vipères de la zone étudiée passent l'hiver soit en pleine forêt (*Carici-Fagetum*, *Sorbo-Aceretum pseudoplatani*), soit au niveau d'une coupe rase (*Atropetalia*) remplaçant l'ancienne forêt thermophile feuillue (MONNEY, 1990b). Au prin-

	Total	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Oct.- Nov.
FR+FNR+MA							
Murgier	601	94	155	155	132	60	5
Haie	17	1	1	0	1	9	5
Lisière	272	11	48	76	55	65	17
C.R.	158	24	29	23	15	21	46
Forêt	45	13	8	0	1	8	15
Total	1093	143	241	254	204	163	88
FR							
Murgier	452	41	115	139	113	39	5
Haie	0	0	0	0	0	0	0
Lisière	131	1	18	41	38	32	1
C.R.	117	22	27	22	10	12	24
Forêt	1	0	0	0	0	0	1
Total	701	64	160	202	161	83	31
FNR							
Murgier	60	19	7	16	8	10	0
Haie	14	1	0	0	1	8	4
Lisière	72	9	21	31	2	7	2
C.R.	12	0	0	0	2	2	8
Forêt	23	12	8	0	0	2	1
Total	181	41	36	47	13	29	15
MA							
Murgier	89	34	33	0	11	11	0
Haie	3	0	1	0	0	1	1
Lisière	69	1	9	4	15	26	14
C.R.	29	2	2	1	3	7	14
Forêt	21	1	0	0	1	6	13
Total	211	38	45	5	30	51	42

Tab. 1: Nombre d'observations de vipères mâles (MA), femelles non reproductrices (FNR) et femelles reproductrices (FR) dans les 5 habitats considérés (C.R. = coupe rase) de mai à novembre 1986.

temps, les serpents se dispersent et gagnent leurs domaines d'été. La distance séparant le site d'hivernage du point d'observation le plus éloigné est variable. Pour 7 MA, elle s'élève en moyenne à 220 m (S.D.=90.7), pour 4 FNR à 215,5 m (S.D.=128.4) et pour 5 FR à 141 m (S.D.=66.83) (Tab. 2).

		Moyenne	S.D.	Min.- Max.	N	Nbre obs.
Espace vital (Polygone)	FR	4237 m ²	5531.92	1037-13837	5	428
Dom. d'été (Polygone) (Quadrats)		326 m ²	423.08	50-1062	8	665
		75 m ²	13.36	50-100	8	665
Distance (Site H-E)	FR	141 m	66.83	85-250	5	428
	FNR	215 m	128.40	114-390	4	48
	MA	220 m	90.74	140-360	7	170

Tab. 2 : Surface des espaces vitaux et des domaines d'été, et distance séparant le site d'hivernage du lieu d'observation le plus éloigné. (FR = femelles reproductrices, FNR = femelles non reproductrices, MA = mâles.)

Le grand nombre d'observations de femelles reproductrices, thermophiles et faciles à localiser, permet une bonne estimation de la surface de leurs espaces vitaux. Pour 5 individus dont le site d'hivernage est connu précisément, ils mesurent en moyenne 4237 m² (S.D.=5531.92) (Tab. 2). Les différences individuelles sont importantes suivant la distance qui sépare le domaine d'hiver du domaine d'été, ces deux milieux pouvant être confondus. Pour la femelle N° 1 par exemple, il mesure 13 837 m² et la vipère effectue une véritable migration saisonnière entre deux habitats distants de plus de 200 m (Fig. 1). Au contraire, la femelle N° 6 passe tout l'été à proximité de son site d'hivernage, dans la coupe rase. Chez les femelles présentant deux domaines différents, la parturition n'a jamais lieu dans le domaine d'été et la vipère quitte ce dernier en septembre (du 13 au 22 septembre pour 3 femelles). La surface des domaines d'été est estimée à 326 m² par la méthode des polygones convexes et à 75 m² par la méthode des quadrats (Tab. 2). Un même site de gestation peut être utilisé simultanément par plusieurs femelles gravides. Sur les 8 observées en 1986, 4 ont fréquenté le même murcier et 2 autres une même lisière pierreuse.

Nos données concernant les FNR et les MA sont beaucoup plus fragmentaires et ne permettent pas une estimation précise des surfaces de leurs espaces vitaux. Il semble cependant qu'elles soient supérieures à celles des FR, comme tendent à le prouver les distances séparant les sites d'hiver des

sites d'été de ces vipères. Ces vipères sont moins sédentaires que les FR, sauf en phase de mue, et les MA sont particulièrement mobiles durant les périodes d'activités sexuelles (printemps et automne). Nos observations, durant trois années consécutives, d'une même femelle, illustrent bien le changement radical de comportement lié à l'état sexuel de celle-ci. Cette vipère, gestante en 1987, est régulièrement observée du 17 avril au 29 septembre, toujours dans la coupe rase, alors qu'en 1986 et 1988, non gestante, elle n'est observée qu'occasionnellement et surtout le long d'une haie.

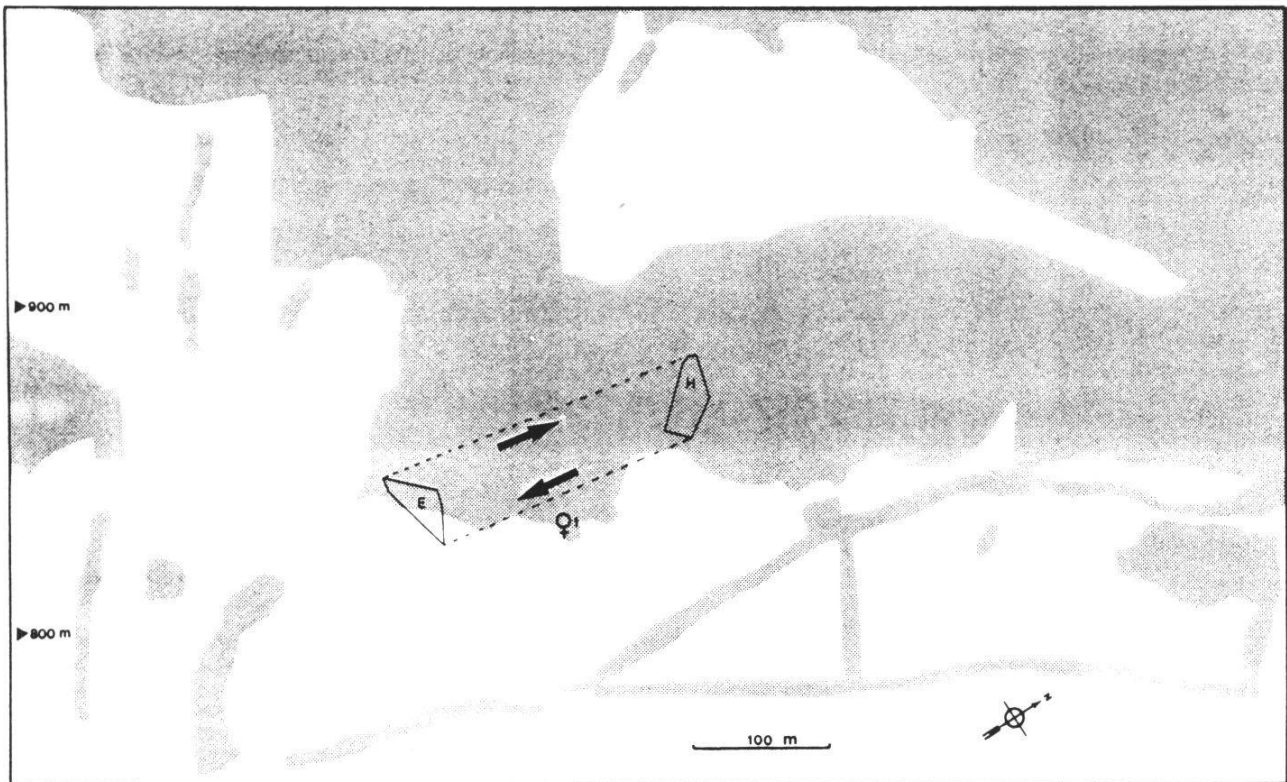


Fig. 1. Domaine d'été (E) (950 m², 59 observations du 9 juin au 20 septembre) et domaine d'hiver (H) (1212 m², 27 obs.) de la FR N° 1. (Forêts et haies en gris, pâturages en blanc.)

La fidélité pluriannuelle pour un même site d'hivernage ne semble pas toujours être de règle. Deux femelles au moins, non gestantes en 1986 et ayant passé l'hiver 85-86 à l'écart de la majorité des autres vipères, respectivement à 390 m et 280 m de là, gagnent les sites d'hivernage principaux en automne 1986 et se reproduisent en 1987.

4. Discussion

Etant donné les dangers et l'énergie que représente tout déplacement important, un serpent ne se déplacera qu'en cas de nécessité et suivant la

distribution spatiotemporelle des ressources du milieu (GIBBONS and SEMLITSCH, 1987). Chez les vipérinés de zone tempérée, l'importance des déplacements et la dimension des espaces vitaux sont liés à la structure physique de l'habitat qui peut être homogène ou hétérogène (SAINT GIRONS et al., 1989). Ces auteurs mentionnent 9 facteurs écologiques poussant les vipères à se déplacer durant leur cycle annuel d'activité et en rapport avec

	<i>Vipera berus</i>						<i>Vipera aspis</i>				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Conditions de température saisonnière	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+
Distribution des sites d'insolation et des abris	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
Sites d'hivernage	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+
Variation saisonnière de la végétation	+/-	+	-	?	+	+	+/-	-	+/-	+	+
Distribution des proies	-	-	+/-	+	+	+	-	-	+	+	+
Disponibilité en eau	-	-	?	-	-	+	-	-	-	-	-
Inondation	-	-	-	+	+	+/-	-	+	-	-	-
Attraction et répulsion sociales	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Compétition interspécifiques	+/-	+/-	?	?	?	+	+/-	-	+/-	+/-	+/-
Index de motivation à se déplacer	2	3.5	4.5-6.5	6-8	7-8	8.5	2	3	6	6.5	6.5

Vipera berus

1. Loire-Atlantique (Saint Girons, 1952)
2. Alpes suisses (Moser, 1988)
3. Alpes suisses (Neumeyer, 1987)
4. Finlande (Viitanen, 1967)
5. Angleterre (Prestit, 1971)
6. Alpes suisses (Moser, non publ.)

Vipera aspis

7. Vendée (Naulleau, 1966)
8. Jura suisse (Moser, 1984)
9. Pyrénées (Duguy, 1972)
10. Aux limites de la Loire-Atlantique, de la Vendée et Maine-et-Loire (Duguy, 1962)
11. Préalpes fribourgeoises (Monney, 1988)

Tab. 3: Facteurs écologiques poussant les vipères à se déplacer durant leur cycle annuel d'activité et en rapport avec leurs besoins physiologiques: comparaison entre populations. (D'après SAINT GIRONS et al., 1989, en collaboration avec A. MOSER.)

leurs besoins physiologiques. Ils peuvent ainsi classer différentes populations de *Vipera aspis* et de *V.berus* selon un «index de motivation à se déplacer» (Tab. 3). Notre population se situe parmi celles représentant un indice élevé étant donné l'hétérogénéité du milieu:

Facteur «Température saisonnière»

Nous nous trouvons dans l'étage montagnard inférieur. L'enneigement peut être important et la durée de la période active des vipères est de 6 à 7 mois. D'autre part, le relief accidenté offre aux serpents une grande diversité de microexpositions et de microclimats. Ce facteur est essentiel pour les trois catégories de vipères.

Facteur «Abris et places d'insolation»

La répartition des murgiers dans les pâturages intensifs n'est pas uniforme, la présence de buissons et de pierres au niveau des haies et des lisières n'est pas constante et l'enrésinement de la forêt est important par endroit. Ce facteur est primordial pour les vipères peu mobiles et thermophiles, soit les serpents en phase de mue, ceux digérant une proie volumineuse et surtout les FR. Ces dernières choisissent un domaine d'été où la combinaison des abris et des places d'insolation est optimale (GREGORY, 1975, 1982), ce qui leur permettra de donner naissance à leurs jeunes avant l'hiver et sans trop s'exposer. Les murgiers remplissent ces conditions, notamment en emmagasinant beaucoup de chaleur durant les journées ensoleillées. Si le site d'hivernage leur convient, ces femelles y demeurent durant toute la période de gestation. VIITANEN (1967), PHELPS (1978) et MOSER (1988) signalent ce phénomène chez *V.berus* et GANNON and SECOY (1985) chez *Crotalus viridis*. Dans les Alpes suisses, NEUMEYER (1987) montre que les FR de *V.berus* occupent des sites exposés plus au sud que ceux des FNR. REINERT (1984), en Pennsylvanie, constate que les FR de *Crotalus horridus* et *Agkistrodon contortrix* préfèrent les habitats ouverts qui présentent des hautes températures.

Facteur «Site d'hivernage»

Seuls quelques sites forestiers semblent convenir. Il s'agit de forêts de feuillus, rocheuses, pentues, thermophiles et exposées au sud. Au printemps, le sol rapidement déneigé est recouvert d'une épaisse couche de feuilles mortes qui jouent un rôle important dans l'augmentation de la température du substratum au soleil, puisque c'est à leur niveau que l'on observe les températures diurnes les plus élevées (GEIGER, 1950; DUGUY, 1963). L'enrésinement a rétréci et morcelé ces sites, alors que les coupes rases en créent de nouveaux.

Facteur «Variation saisonnière de la végétation»

Le plus spectaculaire est le débouillage des bourgeons de hêtres qui modifie considérablement les conditions thermiques du sous-bois rocheux. Cela oblige les FR notamment à gagner d'autres sites de gestation.

Facteur «Distribution des proies»

Les densités relatives des différentes espèces de proies (micromammifères) varient dans le temps et suivant l'habitat considéré, et des milieux apparemment identiques peuvent abriter un nombre de proies très différent (MONNEY, 1990a). Si ce facteur est négligeable pour les FR dont l'activité trophique est peu importante, voire nulle en fin de gestation (SAINT GIRONS, 1979; SHINE, 1980), il est primordial pour les MA en dehors des périodes de reproduction et pour les FNR, très amaigries à la suite de leur parturition l'automne précédent. Ces femelles doivent rapidement reconstituer leurs réserves de corps gras indispensables à une nouvelle vitellogenèse (SAINT GIRONS, 1957). Au printemps, les densités de micromammifères sont faibles (MONNEY, 1990a) et ceci est probablement d'autant plus marqué dans le milieu forestier habité par des espèces à domaines vitaux étendus, comme *Clethrionomys glareolus* et *Apodemus* sp. (SAINT GIRONS, 1960). SAINT GIRONS (1971) constate qu'en terrarium également les vipères affamées se déplacent plus que les autres.

Facteur «Attraction et répulsion sociales»

Il est très important au printemps et en automne et concerne surtout les MA qui recherchent activement les femelles attractives et peuvent parcourir de grandes distances sans se nourrir. Au printemps, ces activités sont interrompues par la première mue à laquelle fait suite une intense activité trophique.

Les facteurs «Eau buvable», «Inondation» et «Compétition interspécifique» sont négligeables sur notre terrain. La rosée est suffisamment abondante pour alimenter les vipères en eau, le sol est plutôt poreux, et la compétition avec les autres prédateurs, essentiellement la coronelle lisse, la couleuvre à collier et les petits carnivores, nous semble être faible.

La méthode des polygones convexes surestime les surfaces des espaces et domaines vitaux, englobant des zones peu ou jamais fréquentées par le serpent, et nous donne des résultats très différents pour les différentes FR. La méthode des quadrats montre que la surface des sites de gestation est très semblable pour ces femelles: 6 d'entre elles ont régulièrement occupé 3 quadrats, et les 2 autres respectivement 2 et 4 quadrats. Une analyse plus fine

nous donne des surfaces encore plus réduites, étant donné que seuls quelques m² sont réellement fréquentés au niveau de chaque quadrat, ce qui est en accord avec les observations de SAINT GIRONS (1952) et de MOSER et al. (1984). Grâce à son marquage radioactif, NAULLEAU (1966) met en évidence des déplacements plus importants chez les mâles que chez les femelles, de même que des espaces vitaux plus petits chez ces dernières. Nos observations semblent également aller dans ce sens si l'on exclut les FNR qui, d'une manière générale, se rapprochent plus des MA que des FR.

Si la recherche uniquement visuelle des serpents peut biaiser les résultats en faveur des milieux les plus favorables à l'observation (REINERT and KODRICH, 1982; MADSEN, 1984; BURGER and ZAPPALORTI, 1988), elle nous a tout de même permis, en plus de déplacements saisonniers, de mettre en évidence une occupation différente des milieux par les FR, phénomène fréquent chez les vipéridés (e.g. VIITANEN, 1967; BROWN et al., 1982; REINERT and KODRICH, 1982; NEUMEYER, 1987; MOSER, 1988; KING and DUVALL, 1990). D'autre part, et en comparaison avec les nombreux travaux consacrés à *Vipera aspis* (DUGUY, 1963, 1972; MOSER et al., 1984; NAULLEAU, 1966, 1973; SAINT GIRONS, 1952, 1971, 1975), cette étude illustre combien cette espèce est capable de s'adapter à des milieux très différents et plus ou moins hétérogènes, mais également combien elle est dépendante, dans une région donnée, d'habitats particuliers indispensables à sa survie à long terme.

5. Remerciements

L'accomplissement de cette étude a été possible grâce à la collaboration de nombreuses personnes. Qu'elles trouvent ici l'expression de notre profonde gratitude: Prof. T.A. Freyvogel, Prof. C. Mermoud, Dr A. Moser, Dr J.-M. Weber, J.-M. Pillet, J. Moret. Nous remercions tout particulièrement le Prof. H. Saint Girons pour avoir bien voulu relire le manuscrit et P. Stucki pour la traduction du résumé allemand.

6. Résumé – Zusammenfassung – Summary

Résumé

Les déplacements saisonniers et l'utilisation de l'habitat chez *Vipera aspis* dans une station de montagne sont décrits. Les murgiers représentent essentiellement des sites d'été, alors que la forêt de feuillus et une ancienne coupe rase sont les principaux sites d'hivernage. L'occupation globale des milieux est semblable pour les mâles et les femelles non reproductrices qui se montrent plus éclectiques et moins thermophiles que les femelles reproductrices.

Zusammenfassung

Jahrzeitliche Wanderungen und Nutzung des Lebensraumes werden bei *Vipera aspis* an einem Bergstandort beschrieben. Im Sommer bewohnen die Tiere hauptsächlich Steinhäufen, im Winter dagegen werden Laubwälder und Kahlschläge als Überwinterungsstätten bevorzugt. Die Besiedlungsweise der Habitate ist für Männchen und nicht trüchtige Weibchen identisch; beide sind wählerischer und weniger wärmeliebend als trüchtige Weibchen.

Summary

Seasonal movements and habitat use by *Vipera aspis* in a mountainous environment are described. Stone piles represent essentially a summer habitat, while deciduous forest and young regeneration forest are mainly used for hibernation. The overall habitat occupation of males and non reproductive females is similar; both are more eclectic and less thermophilic than reproductive females.

7. Bibliographie

- ANDREN, C.: Behavior and population dynamics in the adder, *Vipera berus* (L.). Dissertation. Department of Zoology, Box 250 09, S-40031 Göteborg, Sweden, 1981.
- BIELLA, H.-J., und VÖLKEL, W.: Beobachtungen zur saisonalen und diurnalen Aktivität der Kreuzotter (*Vipera b. berus* [L.]) (Reptilia, Serpentes, Viperidae). Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden 43, 41–48 (1987).
- BROWN, W. S., PYLE, D. W., GRENNE, K. R., and FRIEDLAENDER, J. B.: Movements and temperature relationships of timber rattlesnakes (*Crotalus horridus*) in northeastern New York. J. Herpetology 16, 151–161 (1982).
- BURGER, J., and ZAPPALORTI, P. T. 1988: Habitat use in free ranging pine snakes (*Pituophis melanoleucus*) in New Jersey pine barrens. Herpetologica 44, 48–55 (1988).
- DUGUY, R.: Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L. Vie et Milieu 14, 311–443 (1963).
- – : Notes sur la biologie de *Vipera aspis* L. dans les Pyrénées. Terre et Vie 26, 98–117 (1972).
- GANNON, V. P. J., and SECOY, D. M.: Seasonal and daily activity patterns in a Canadian population of the prairie rattlesnake, *Crotalus viridis viridis*. Can. J. Zool. 63, 86–91 (1985).
- GEIGER, R.: The climate near the ground. Harv. Univ. Press: Cambridge, Massachusetts, 1950.
- GIBBONS, J. W., and SEMLITSCH, R. D.: Activity pattern. In: Snakes. Ecology and evolutionary biology (R. A. SEIGEL, J. T. COLLINS and S. S. NOVAK, eds.), 396–421. Macmillan: New York 1987.

- GREGORY, P. T.: Aggregation of gravid snakes in Manitoba, Canada. *Copeia* 1975, 185–186.
- – : Reptilian hibernation. In: *Biology of Reptilia* (CARL GANS, ed.). University of Michigan, USA. *Copeia* 13, 53–154 (1982).
- HUEY, R. B., and PIANKA, E. R.: Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62, 991–999 (1981).
- JENNRICH, R.-I., and TURNER, F. B.: Measurement of non circular home range. *J. Theor. Biol.* 22, 227–237 (1969).
- KING, M. B., and DUVALL, D.: Prairie rattlesnake seasonal migrations: episodes of movement, vernal foraging and sex differences. *Anim. Behav.* 39, 924–935 (1990).
- MACARTNEY, J.-M., GREGORY, P. T., and LARSEN, K. W.: A tabular survey of data of movements and home ranges of snakes. *J. Herpetology* 22, 61–73 (1988).
- MADSEN, T.: Movements, home range size and habitat use of radio-tracked grass snakes (*Natrix natrix*) in southern Sweden. *Copeia* 1984, 707–713.
- MONNEY, J.-C.: *Ecoéthologie d'une population de vipères (Vipera aspis L.) dans les Préalpes fribourgeoises*. Travail de licence. Institut de Zoologie de l'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 (1990a).
- – : Habitat, morphométrie et cycles annuels d'activité de la vipère aspic, *Vipera aspis* (L.), dans une situation de l'Intyamon (Préalpes fribourgeoises). *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 79, 185–211 (1990b).
- MOSER, A.: *Untersuchung einer Population der Kreuzotter (Vipera berus L.) mit Hilfe der Radio-Telemetrie*. Diss. Universität Basel 1988.
- –, GRABER, C., et FREYVOGEL, T. A. 1984: Observations sur l'éthologie et l'évolution d'une population de *Vipera aspis* L. au nord du Jura suisse. *Amphibia-Reptilia* 5, 373–393 (1984).
- NAULLEAU, G.: *Etude complémentaire de l'activité de Vipera aspis dans la nature*. *Vie et Milieu* 17, 461–509 (1966).
- – : Contribution à l'étude d'une population mélanique de *Vipera aspis* dans les Alpes suisses. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest France* 71, 15–21 (1973).
- NEUMEYER, R.: Density and seasonal movements of the adder (*Vipera berus* L. 1758) in a subalpine environment. *Amphibia-Reptilia* 8, 259–276 (1987).
- PHELPS, T. M.: Seasonal movement of snakes *Coronella austriaca*, *Vipera berus* and *Natrix natrix* in southern England. *Brit. J. Herp.* 5, 761–775 (1978).
- 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).
- –, and KODRICH, W. R.: Movements and habitat utilisation by the Massasauga, *Sistrurus catenatus catenatus*. *J. Herpetology* 16, 162–171 (1982).
- 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 (1975).
- – : Les cycles alimentaires des vipères européennes dans des conditions semi-naturelles. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys. 19, 125–134 (1979).
- –, DUGUY, R., and NAULLEAU, G.: Spatio-temporal aspects of the annual cycle of temperate Viperinae. In: Abstracts of the First World Congress of Herpetology, Canterbury 1989.
- SAINT GIRONS, H. et M.C.: Espace vital, domaine et territoire chez les vertébrés terrestres (reptiles et mammifères). Mammalia 23, 448–476 (1959).
- SAINT GIRONS, M.C.: Espace vital et comportement territorial chez *Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus* et *Microtus agrestis*. Relations avec les pullulations cycliques. Vie et Milieu 11, 233–260 (1960).
- SHINE, R.: «Costs» of reproduction in reptiles. Oecologia 46, 92–100 (1980).
- SIEGEL, S.: Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill: New York and London 1956.
- VIITANEN, P.: Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus berus* (L.), in southern Finland. Ann. Zool. Fenn. 4, 473–546 (1967).
- VÖLKEL, W., and BIELLA, H.-J.: Traditional using of mating and breeding places by the adder *Vipera berus* (L.) (Reptilia, Serpentes, Viperidae). Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden 44, 19–23 (1988).