

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

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

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **83 (1994)**

Heft 1-2

PDF erstellt am: **18.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-308730>

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 la reproduction et la taille des nouveau-nés chez la vipère aspic (*Vipera aspis*) et la vipère péliade (*Vipera berus*) dans l'Oberland bernois

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

1. Introduction

Dans le cadre d'un travail plus général sur la biologie comparée de *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans une même localité de l'Oberland bernois, nous avons récolté des données sur la reproduction et la taille des nouveau-nés chez ces deux serpents. Les vipères aspics et péliades ayant fait l'objet de nombreuses études dans des régions différentes, il nous a paru intéressant de comparer nos résultats avec ceux des autres chercheurs. La comparaison avec les données de SAINT GIRONS et NAULLEAU (1981) en Loire-Atlantique est particulièrement intéressante. Dans cette région de France en effet, et comme dans notre station préalpine, *V. aspis* et *V. berus* vivent côte à côte mais sont soumises à des pressions de sélection différentes. La vipère aspic est à la limite latitudinale de son aire de répartition en Loire-Atlantique, alors que c'est l'altitude et surtout l'exposition du milieu qui limitent sa répartition dans les Préalpes. Les caractéristiques de la reproduction de ces deux espèces sont-elles différentes dans ces deux zones de contact? C'est la question à laquelle nous tentons de répondre dans cette note.

2. Matériel et méthodes

Nos données ont été récoltées dans une petite vallée de l'Oberland bernois, dans les Préalpes de Suisse occidentale, à une altitude s'échelonnant de 1400 à 1600 m (pour une description plus détaillée du site, voir MONNEY, 1995). Il s'agit d'une zone de contact entre *Vipera aspis* et *Vipera berus* où vivent également trois autres reptiles: la

coronelle lisse (*Coronella austriaca*), le lézard vivipare (*Lacerta vivipara*) et l'orvet (*Anguis fragilis*). Le mélanisme est fréquent chez les vipères: 49% des péliades (N = 74) et 34% des aspics (N = 173) sont noires (MONNEY et al., 1996).

De 1987 à 1993, nous avons marqué individuellement les vipères femelles par coupe d'écailles sous-caudales (BLANCHARD et FINSTER, 1933). Leur état sexuel et le nombre de jeunes ont été déterminés par palpation des oviductes en début de gestation, au mois de juillet. C'est à cette période qu'il est le plus aisé d'individualiser sans dommage et de manière précise chaque embryon. En 1991, huit femelles de chaque espèce, dont le nombre d'embryons avait été estimé grâce à cette technique, ont été maintenues dans des enclos de plein air une ou deux semaines avant les parturitions. Le nombre exact de nouveau-nés, leur longueur et leur poids suite à leur première mue qui suit immédiatement la naissance ont été mesurés. Nous avons également relevé le poids des femelles avant et après la parturition. Les vipères ont été pesées à l'aide d'un dynamomètre de type «PESOLA». La longueur des serpents adultes a été mesurée sur le terrain en maintenant la tête de la vipère plaquée au sol à l'aide d'une fourchette modifiée (pointe médiane coupée à sa base et remplacée par de la mousse). Pour la manipulation des nouveau-nés, nous avons utilisé des gants de cuir fin. Nous avons également relevé quelques caractéristiques de l'écaillure des nouveau-nés: le nombre d'écailles sous-caudales pour les deux espèces, le nombre d'écailles apicales pour *V. aspis* et le nombre d'écailles canthales pour *V. berus*. Le poids de la portée a été calculé de deux manières. Nous avons considéré d'une part la perte totale de poids chez la femelle suite à la parturition (poids total de la portée), d'autre part le poids réel des nouveau-nés pesés individuellement après leur mue postnatale (poids de la portée). Nous avons, dans ce cas, attribué aux ovules non fécondés un poids égal au poids moyen des nouveau-nés de la portée. L'effort de reproduction (poids de la portée/poids de la femelle postparturiente) et la fécondité ont été calculés d'après le nombre total des œufs.

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

3. Résultats

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

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

Le nombre de jeunes par portée est significativement plus grand chez *V. berus* que chez *V. aspis* ($p = 0.002$) (Tab. 1). Sur un total de 38 portées de

V. berus et 62 portées de *V. aspis*, nous obtenons en moyenne respectivement 6.76 ± 1.81 et 5.58 ± 1.69 «vipéreaux». Il n'y a pas de différence significative entre les femelles aspics mélaniques (5.34 ± 2.02 , N = 26) et les normales (5.75 ± 1.42 , N = 36) ($p = 0.158$), alors que le nombre d'embryons est légèrement supérieur chez le phénotype mélanique de *V. berus* (respectivement 7.41 ± 1.50 , N = 17 et 6.24 ± 1.89 , N = 21) ($p = 0.046$) (MONNEY et al., 1995).

	Oberland bernois						Loire-Atlantique					
	<i>Vipera aspis</i>			<i>Vipera berus</i>			<i>Vipera aspis</i>			<i>Vipera berus</i>		
	Moy.	D.S.	N	Moy.	D.S.	N	Moy.	D.S.	N	Moy.	D.S.	N
Nombre d'oeufs par portée	5.58	1.69	62	6.76	1.81	38	6.65	3.14	57	7.06	2.78	18
Longueur totale de la femelle en cm	56.56	3.32	8	52.06	3.88	8	55.62	4.55	39	62.21	3.88	14
Longueur du corps de la femelle en cm	50.06	3.28	8	46.6	4.12	8	—	—	—	—	—	—
Poids de la femelle avant la parturition en g	94.31	15.63	8	81.87	17.96	8	—	—	—	—	—	—
Poids de la femelle postparturiente en g	56.12	15.6	8	51.45	9.48	8	73.3	26.68	39	62.21	3.88	14
Poids total de la portée en g	38.19	8.75	8	30.42	12.05	8	—	—	—	—	—	—
Poids de la portée en g	26.01	6.82	8	22.21	7.56	8	30.81	27.15	21	34.04	14.89	18
Poids moyen des nouveau-nés / poids de la mère en %	8.92	2.87	8	6.93	1.64	8	9.02	2.57	18	6.73	1.43	18
Poids total de la portée / poids de la mère en %	72.53	25.25	8	59.46	20.63	8	—	—	—	—	—	—
Poids de la portée / poids de la mère en %	50.11	20.67	8	43.53	13.05	8	43.87	15.87	18	45.62	16.6	14

Tab. 1: Comparaison de quelques variables entre notre station des Préalpes bernoises et la station du Nord-Ouest de la France (SAINT GIRONS et NAULLEAU, 1981). Moy. = Moyenne, D.S. = Déviation standard, N = Nombre de données.

Les nouveau-nés de *V. berus* sont significativement plus légers et plus courts que ceux de *V. aspis* ($p < 0.001$) (Tab. 2). Ils pèsent en moyenne 3.42 ± 0.51 g pour une longueur totale moyenne de 16.88 ± 1.12 cm (N = 44), respectivement 4.59 ± 0.75 g et 20.03 ± 1.23 cm chez *V. aspis* (N = 43). Chez les nouveau-nés des deux espèces, les mâles tendent à être plus longs et plus lourds que les femelles, mais la différence n'est pas significative. La longueur de la queue et le nombre d'écaillés sous-caudales sont significativement plus grands chez les mâles des deux espèces ($p < 0.0001$). En ce qui concerne l'écaillure céphalique, on peut relever le nombre supérieur d'écaillés canthales chez les nouveau-nés mâles de *V. berus* ($p = 0.02$) et le nombre supérieur d'écaillés apicales chez les nouveau-nés mâles de *V. aspis* ($p = 0.007$).

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

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

Tab. 2: Longueur, poids et nombre d'écailles sous-caudales, apicales et canthales chez les nouveau-nés de vipères aspics et péliades dans l'Oberland bernois. Moy. = Moyenne, D.S. = Déviation standard, N = Nombre de données.

3.2. Taille des femelles et taille des portées et des nouveau-nés

Le poids de la portée chez *V. aspis* est en moyenne supérieur à celui de *V. berus*, mais la différence n'est pas statistiquement significative. Il en est de même pour l'effort de reproduction et pour le rapport poids moyen des nouveau-nés/poids de la mère (Tab. 1).

Chez les deux espèces, le nombre d'embryons est positivement corrélé avec le poids de la femelle avant la parturition et la longueur de celle-ci ($p < 0.001$) (Fig. 1 et 2). Il n'y a pas de corrélation entre la taille des nouveau-nés et la taille des femelles (longueur et poids). Chez *V. aspis* uniquement, nous relevons une faible corrélation négative entre le nombre de jeunes par portée et la longueur de ces derniers ($p = 0.03$) (Fig. 3), de même qu'entre le poids de la femelle postparturiente et l'effort de reproduction ($p = 0.03$). L'effort de reproduction tend ainsi à être supérieur chez les petites femelles de *V. aspis*, alors que la corrélation n'est pas significative chez *V. berus* (Fig. 4).

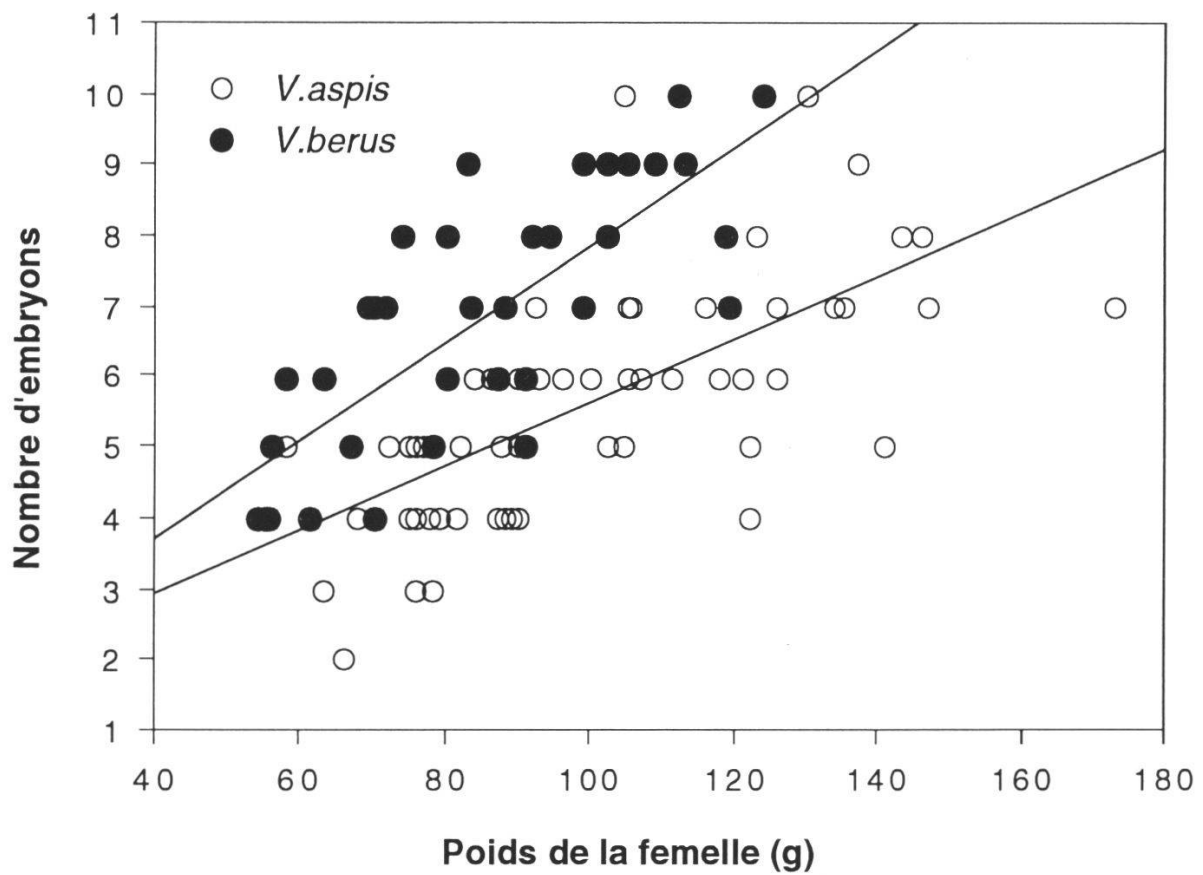


Fig. 1: Relations entre le poids de la femelle avant la parturition (en abscisses) et le nombre total d'embryons par portée (en ordonnées). (Spearman Rank Correlation, $Rho = 0.739$ pour *V. aspis* et 0.774 pour *V. berus*, $p < 0.001$).

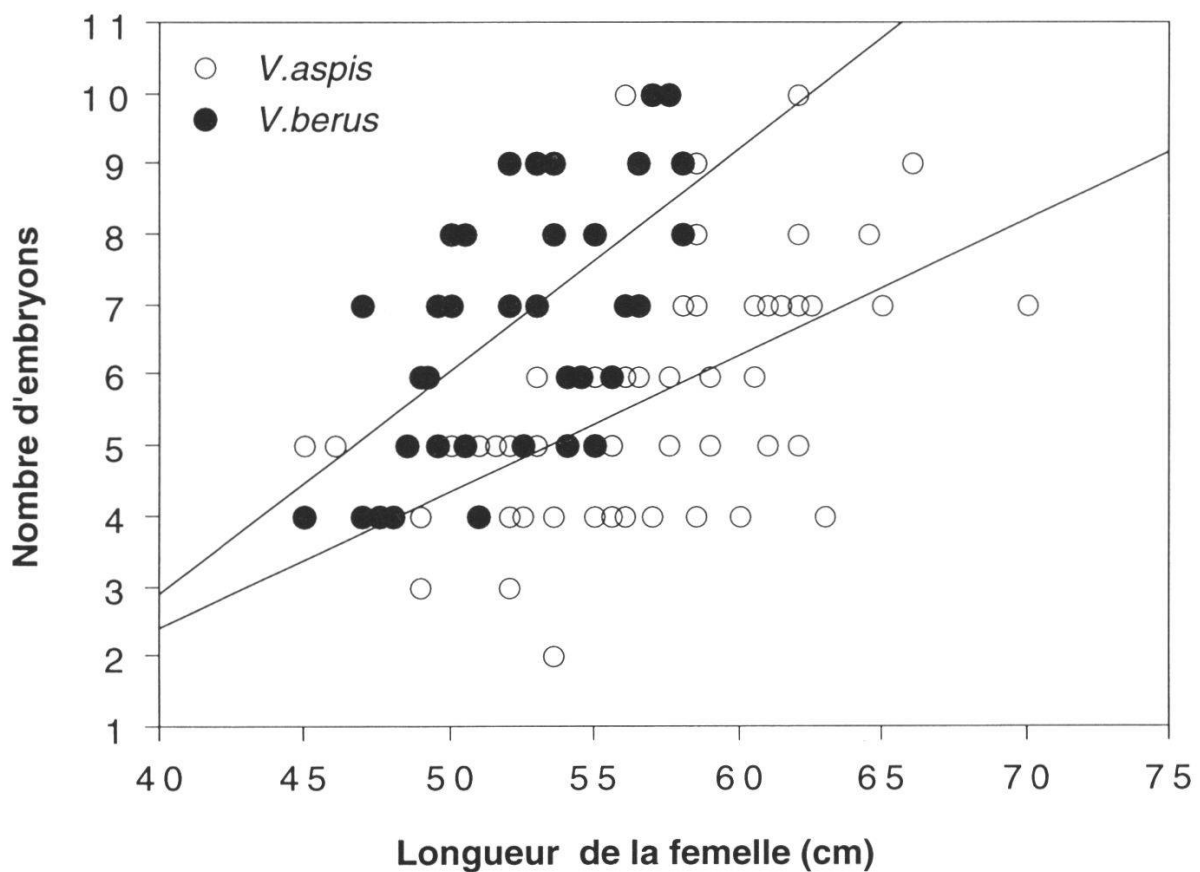


Fig. 2: Relations entre la longueur totale de la femelle (en abscisses) et le nombre total d'embryons par portée (en ordonnées). (Spearman Rank Correlation, $Rho = 0.602$ pour *V. aspis* et 0.582 pour *V. berus*, $p < 0.001$).

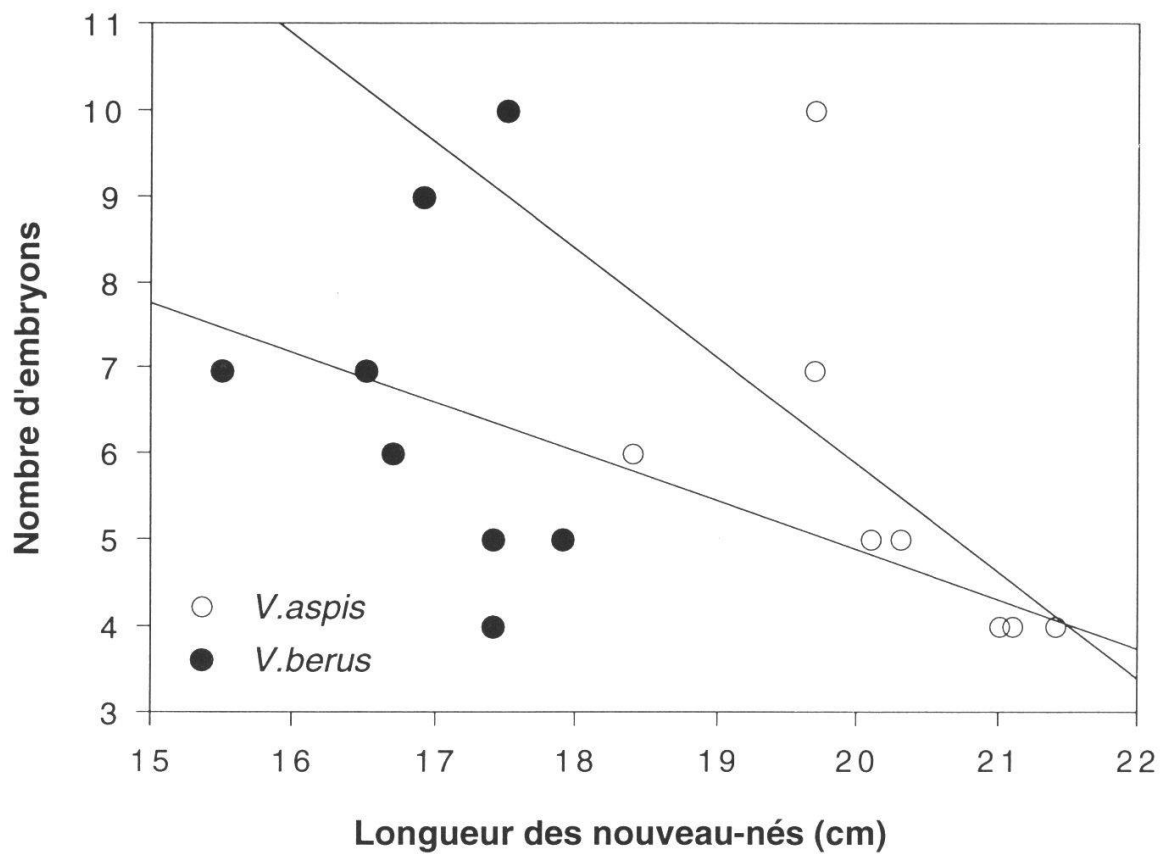


Fig. 3: Relations entre la longueur moyenne des nouveau-nés d'une portée (en abscisses) et le nombre total d'embryons (en ordonnées). (Spearman Rank Correlation, $Rho = -0.815$, $p = 0.0310$ pour *V. aspis* et $Rho = -0.226$, $p = 0.5495$ pour *V. berus*).

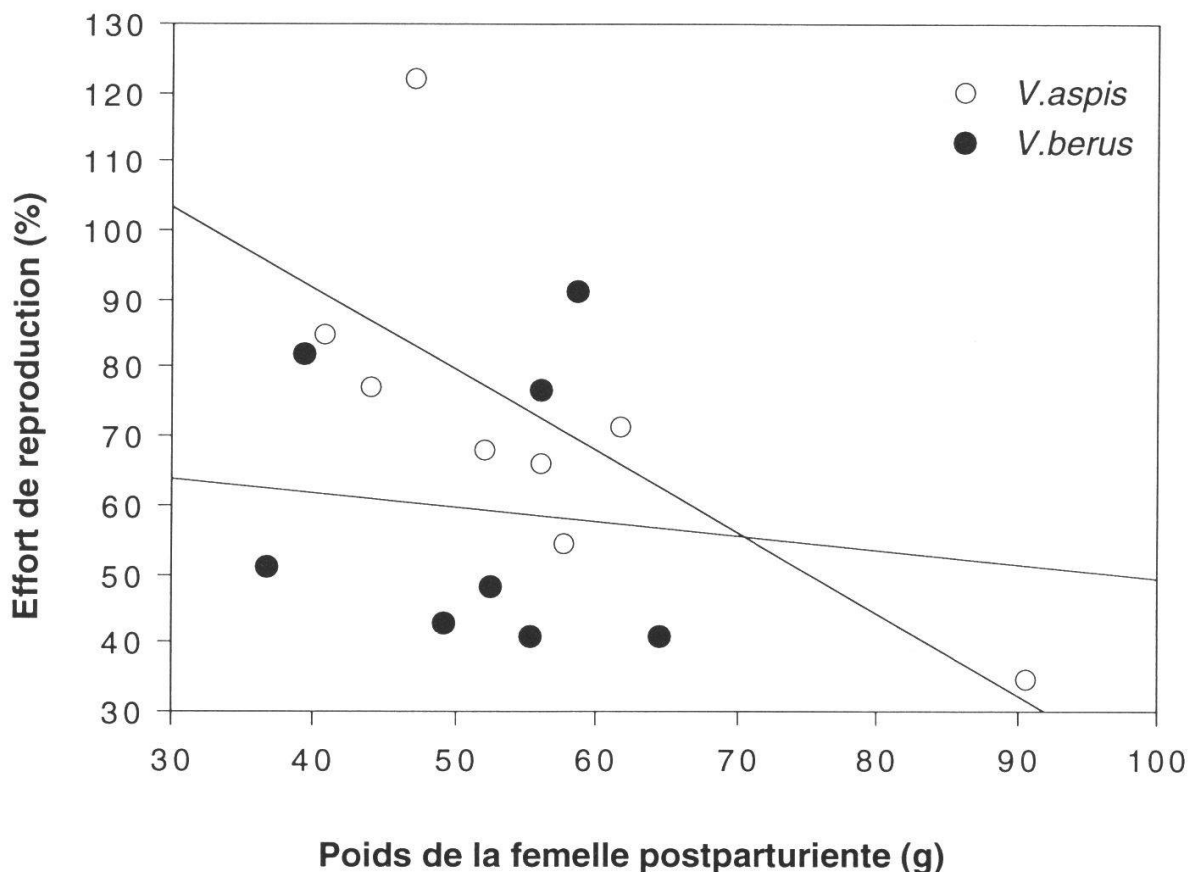


Fig. 4: Relations entre le poids de la femelle postparturiente (en abscisses) et l'effort de reproduction (Poids total de la portée/poids de la femelle postparturiente) (en ordonnées). (Spearman Rank Correlation, $Rho = -0.786$, $p = 0.0376$ pour *V. aspis* et $Rho = -0.190$, $p = 0.6143$ pour *V. berus*).

4. Discussion

Chez *V. berus* dans notre station, le nombre de jeunes par portée n'est pas significativement différent de celui observé en Loire-Atlantique (7.06 ± 2.78 , $N = 18$) (SAINT GIRONS et NAULLEAU, 1981) (Tab. 1), en Angleterre (7.90 ± 1.85 , $N = 10$) (PRESTT, 1971) et en Italie (8.2) (CAPULA et al., 1992), mais il est significativement plus faible qu'au Danemark (9.57 ± 3.05 , $N = 30$) (VOLSOE, 1944) et en Pologne (9.85 ± 3.08 , $N = 34$) (POMIANOWSKA-PILIPIUK, 1974). Les nouveau-nés de notre station sont significativement plus petits qu'en Loire-Atlantique, où ils mesurent en moyenne 18.74 ± 1.73 cm ($N = 18$) et pèsent 4.73 ± 0.77 g ($N = 124$). En Italie, les nouveau-nés sont également plus grands (CAPULA et al., 1992). Cela va de paire avec la taille des vipères péliades adultes, inférieure dans l'Oberland bernois (MONNEY et al., 1995), et suggère que l'on a affaire à une forme naine de montagne. Au sein d'un même taxon, en effet, la corrélation entre la taille des nouveau-nés et celle de la mère est faible ou nulle (NAULLEAU et SAINT GIRONS, 1981; CAPULA et al., 1992). SAINT GIRONS et NAULLEAU (1981) relèvent toutefois une corrélation significative chez *V. berus*.

La situation est différente pour *V. aspis*: en Loire Atlantique et en Vendée, le nombre de jeunes par portée est supérieur, mais la taille des nouveau-nés, comme celle des adultes du reste (MONNEY et al., 1996), n'est pas significativement différente de celle des vipères de l'Oberland. Il est probable que des facteurs climatiques et alimentaires sont responsables du petit nombre moyen de vipéreaux chez les femelles de l'Oberland, le poids de leurs corps gras abdominaux au printemps déterminant pour une bonne part le nombre des grands follicules ovariens (SAINT GIRONS, 1957). Cela explique également le nombre variable d'embryons chez une même femelle les différentes années où elle se reproduit (Tab. 3).

En résumé, nous constatons que les caractéristiques de la reproduction des vipères sont très proches de celles observées en Loire-Atlantique (NAULLEAU et SAINT GIRONS, 1981; SAINT GIRONS, 1957, 1975, 1992; SAINT GIRONS et NAULLEAU, 1981). *V. berus* tend vers une stratégie de petits vipéreaux nombreux, et c'est l'inverse chez *V. aspis*. Il est difficile de dire quelle stratégie est la plus avantageuse dans notre station. Il ne semble pas qu'une petite taille à la naissance soit défavorable. En effet, s'il a été clairement démontré que les jeunes vipères se nourrissent presque exclusivement de jeunes lézards qui peuvent représenter un facteur limitant pour une population de vipères (SAINT GIRONS, 1980), la densité de lézards vivipares dans notre station est voisine de 400 individus à l'hectare (CAVIN, 1993) et même les vipères adultes des deux espèces s'en nourrissent régulièrement (MONNEY, 1993).

Quant aux cycles sexuels des femelles de l'Oberland, ils se rapprochent également de ceux observés en Loire-Atlantique (SAINT GIRONS, 1957, 1975).

Espèce	Coloration	Femelle N°	Année de reproduction	Longueur totale (cm)	Longueur du corps (cm)	Poids avant la parturition (g)	Nombre d'embryons
<i>V. aspis</i>	Normale	5	1988	52.0	46.0	76.0	5
			1991	54.0	47.5	78.0	
<i>V. aspis</i>	Normale	6	1987	59.5		118.0	7
			1990	62.0	54.9	105.0	
<i>V. aspis</i>	Mélanique	9	1987				3
			1990	52.0	46.5	63.0	
<i>V. aspis</i>	Mélanique	12	1987				5
			1990	55.5	49.6	82.0	
<i>V. aspis</i>	Mélanique	14	1987				6
			1990	53.0	47.0	90.0	
<i>V. aspis</i>	Normale	16	1988	65.0	58.0	122.0	9
			1991	66.0	58.8	137.0	
<i>V. aspis</i>	Mélanique	17	1988	56.0	49.8	103.0	7
			1991	58.0	51.1	105.5	
<i>V. aspis</i>	Mélanique	19	1988	50.5	44.9	70.0	6
			1992				
<i>V. aspis</i>	Mélanique	21	1990	55.0	48.3	111.0	7
			1993	58.0	50.9	92.5	
<i>V. aspis</i>	Mélanique	23	1989	62.0	55.4	130.0	10
			1992	62.0	56.0	141.0	
<i>V. aspis</i>	Normale	26	1989	58.5	53.2	123.0	8
			1992	59.0	54.0	130.0	
<i>V. aspis</i>	Normale	27	1989	51.0	44.9	55.0	8
			1993				
<i>V. aspis</i>	Normale	28	1988	60.5	53.7	113.0	8
			1991	64.5	57.3	146.0	
<i>V. aspis</i>	Mélanique	32	1989	52.0	46.2	72.0	4
			1992	56.0	49.8	87.0	
<i>V. aspis</i>	Normale	34	1989	49.0	43.0	62.0	6
			1993	53.0	46.6	84.0	
<i>V. aspis</i>	Normale	42	1989	53.0	46.9	76.0	5
			1992	55.5	49.0	96.0	
<i>V. aspis</i>	Normale	48	1989	58.5	51.6	126.0	7
			1992	62.5	55.4	135.0	
<i>V. aspis</i>	Normale	62	1990	61.5	55.0	147.0	7
			1993	63.5	56.6		
<i>V. berus</i>	Mélanique	2	1987	56.5		128.0	8
			1989	58.0	51.7	118.5	
<i>V. berus</i>	Normale	8	1988	54.0	48.5	99.5	5
			1991	54.0	48.2	78.0	
<i>V. berus</i>	Mélanique	10	1989	56.5	51.0	119.0	7
			1993	57.0	50.8	124.0	
<i>V. berus</i>	Normale	20	1989	51.0	45.8	70.0	4
			1992	53.5	47.7	109.0	
<i>V. berus</i>	Mélanique	23	1988	53.0	47.5	94.0	8
			1990	55.0	49.1	102.0	
<i>V. berus</i>	Mélanique	25	1992	56.5	50.6	113.0	9
			1988	48.5	43.3	71.0	
<i>V. berus</i>	Mélanique	25	1991	52.0	46.6	99.0	9
			1989	56.0	50.1	99.0	
<i>V. berus</i>	Normale	29	1989	56.0	50.1	99.0	7
			1993	56.0	49.7	87.0	
<i>V. berus</i>	Mélanique	35	1989	53.0	47.0	88.0	7
			1991	54.5	48.7	91.0	
<i>V. berus</i>	Normale	36	1989	50.5	45.9	74.0	8
			1992	52.5	47.6	78.0	
<i>V. berus</i>	Normale	46	1990	48.0	42.5	61.0	4
			1993	49.5	45.2	91.0	

Tab. 3: Années de reproduction et caractéristiques morphologiques des 18 femelles de vipères aspics et des 10 femelles de vipères péliades qui nous ont permis d'estimer la périodicité de la reproduction chez ces serpents. Le nombre d'embryons a été déterminé par palpation des oviductes en début de gestation. (Oberland bernois, 1987–1993.)

V. aspis se reproduit au plus tous les trois ans (en moyenne tous les 3.2 années) et *V. berus* au plus tous les deux ans (en moyenne tous les 2.8 années) (MONNEY, 1995). En admettant un nombre égal de mâles et de femelles dans notre population, on peut tabler sur un coefficient de natalité de l'ordre de 1.21 jeunes par an et par unité de population adulte pour *V. berus*, respectivement 0.87 jeunes pour *V. aspis*.

Nos résultats concernant les relations entre la taille des portées, la taille des nouveau-nés et celle des femelles confirment pour une bonne part les données d'autres auteurs. Pour les deux espèces, le rapport poids des nouveau-nés/poids des femelles est identique dans l'Oberland et en Loire-Atlantique. Un nouveau-né de *V. berus* représente en moyenne 6.73%, resp. 6.93% du poids de la mère, et un nouveau-né de *V. aspis* 9.02%, resp. 8.92% du poids de la mère (Tab. 1). Le poids des portées est supérieur, pour les deux espèces, en Loire-Atlantique. Ceci est dû, pour *V. aspis*, au plus grand nombre de jeunes et pour *V. berus* à la taille supérieure des nouveau-nés. L'effort de reproduction est du même ordre de grandeur pour *V. berus* en Loire-Atlantique et dans l'Oberland bernois. Pour *V. aspis*, il est supérieur dans notre station. On peut relever que dans l'Oberland, l'effort de reproduction tend à être moindre chez *V. berus* que chez *V. aspis*, et que c'est l'inverse en Loire-Atlantique. L'effort de reproduction que nous observons chez les deux espèces est voisin de la moyenne générale des vipères de l'Europe de l'Ouest dans des conditions naturelles ou semi-naturelles (SAINT GIRONS et NAULLEAU, 1981). Dans des conditions artificielles, à des températures constantes toute l'année, l'effort de reproduction est inférieur, mais les vipères se reproduisent plus fréquemment et la taille des vipéreaux est supérieure (NAULLEAU et SAINT GIRONS, 1981).

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

SAINT GIRONS (1952, 1957) est d'avis que chez *V. aspis* en nature les sexes sont en nombre égal mais qu'il n'est pas impossible que selon l'espèce de prédateur qui domine dans une station ce rapport puisse varier dans une faible proportion. Nos résultats pour cette espèce vont dans le même sens et nous avons marqué 94 femelles et 79 mâles adultes, sex-ratio non significativement différent de 1:1. Cela va de paire avec le sex-ratio primaire que nous avons relevé. Pour *V. berus*, la situation est quelque peu différente. Le sex-ratio des adultes est nettement biaisé en faveur des femelles (47 femelles et 27 mâles) ($p = 0.027$) et la tendance inverse est observée chez les nouveau-nés. Nos données ne sont cependant pas suffisamment nombreuses pour y déceler une adaptation à une mortalité importante des mâles adultes et il n'est pas exclu que nous ayons sous-évalué le nombre de péliades mâles, plus difficiles à détecter que les femelles en dehors des périodes d'accouplement. En Italie, CAPULA et al. (1992) ont au contraire observé un sex-ratio primaire en faveur des femelles et un sex-ratio secondaire en faveur des mâles. Ces auteurs y voient là une adaptation à la mortalité importante des femelles suite à la parturition.

Les caractéristiques de l'écaillage des nouveau-nés confirment le dimorphisme sexuel bien établi chez les vipères, soit le plus grand nombre d'écailles sous-caudales chez les mâles. Le nombre plus élevé d'écailles apicales chez les mâles aspics n'avaient, à notre connaissance, pas été mentionné jusqu'ici (SAINT GIRONS et DUGUY, 1969; SAINT GIRONS, 1978). L'examen de l'écaillage céphalique des vipères aspics juvéniles et adultes de notre station confirme cette différence. Les mâles ont en moyenne 2.63 ± 0.55 écailles apicales ($N = 104$) et les femelles 2.36 ± 0.48 ($N = 123$) ($p = 0.0001$). En France, les chiffres vont dans le même sens que les nôtres ($\bar{x} = 2.23 \pm 0.42$, $N = 65$ chez les mâles, $\bar{x} = 2.17 \pm 0.38$, $N = 29$ chez les femelles), mais le nombre d'apicales est en moyenne inférieur et, surtout, la différence entre les sexes n'est pas significative ($t = 0.66$ pour 92 d.l.) (SAINT GIRONS, données non publiées). Le nombre plus grand d'écailles canthales chez les nouveau-nés mâles de *V. berus* n'est par contre pas confirmé chez les juvéniles et les adultes de cette espèce. Il n'est pas exclu que les particularités de l'écaillage que nous observons soient en partie liées au taux de mélanisme important chez les vipères étudiées. DUGUY et SAINT GIRONS (1988) par exemple ont démontré que la variabilité de l'écaillage était plus élevée chez les couleuvres à collier noires que chez les normales. Nous avons nous-mêmes relevé quelques différences d'écaillage entre les deux phénotypes. Les vipères péliades mâles normaux, par exemple, ont un nombre d'écailles parafrontales significativement plus élevé que les mâles mélaniques de cette espèce (resp. 6.82 ± 1.05 , $N = 28$ et 5.58 ± 0.78 , $N = 17$) ($p = 0.0028$).

5. Conclusion

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

6. Remerciements

J'adresse mes sincères remerciements à mon directeur de thèse, le professeur Claude Mermod (Université de Neuchâtel), au professeur Hubert Saint Girons (Université de Paris), pour ses conseils et pour la correction du manuscrit, à Madame Jacqueline Moret du Centre de Calcul de l'Université de Neuchâtel, à Adrian Aebischer (Université de Fribourg) pour ses conseils et pour la traduction du résumé en allemand. Cette étude n'aurait pas 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 et de la Ligue Suisse pour la Protection de la Nature.

7. Résumé – Zusammenfassung – Summary

Résumé

Dans une zone de contact entre *Vipera aspis* et *Vipera berus*, dans les Préalpes bernoises (Ouest de la Suisse, 1400–1600 m d'altitude), la reproduction de ces deux espèces présente les caractéristiques suivantes:

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

- Les femelles de *V. berus* se reproduisant en moyenne tous les 2.8 années et celles de *V. aspis* tous les 3.2 années, le coefficient de natalité est nettement supérieur chez *V. berus*.
- Globalement, les stratégies reproductrices de ces deux espèces sont proches de celles observées en Loire-Atlantique.
- La petite taille des nouveau-nés et des adultes de *V. berus* suggère que l'on a affaire à une forme naine de montagne.

Zusammenfassung

In einem Gebiet im Berner Oberland (1400–1600 m ü.M.), in dem *V. aspis* und *V. berus* sympatrisch vorkommen, wurde die Fortpflanzungsbiologie der beiden Arten untersucht.

- Die Wurfgröße ist bei *V. berus* mit 6.76 ± 1.81 Jungen ($n = 38$) signifikant höher als bei *V. aspis* (5.58 ± 1.69 Junge, $n = 62$).
- Bei *V. berus* sind die Neugeborenen signifikant leichter und kürzer als bei *V. aspis*.
- Das Wurfgewicht und das Gewichtsverhältnis Neugeborene/Mutter liegen bei *V. aspis* im Mittel etwas höher (Unterschied nicht signifikant).
- Bei beiden Arten korreliert die Anzahl Embryonen mit der Länge und mit dem Gewicht der Mutter vor der Geburt der Jungen.
- Zwischen der Größe der Neugeborenen und der Größe der Mutter konnte keine signifikante Korrelation gefunden werden.
- Bei *V. aspis* herrscht eine schwache negative Korrelation zwischen der Länge und der Anzahl Jungen pro Wurf sowie zwischen dem Gewicht der Mutter nach der Geburt und dem Gewichtsverhältnis Neugeborene/Mutter.
- Weibchen von *V. berus* pflanzen sich durchschnittlich alle 2.8 Jahre fort, jene von *V. aspis* alle 3.2 Jahre. *V. berus* weist eine wesentlich höhere Geburtenrate auf als *V. aspis*.
- Die Fortpflanzungsstrategie der beiden Arten im Berner Oberland gleicht weitgehend jener im französischen Departement Loire-Atlantique.
- Bei *V. berus* deutet die geringe Größe sowohl der Neugeborenen als auch der Alttiere auf eine montane Zwergform hin.

Summary

In a contact zone of *Vipera aspis* and *Vipera berus* in the Bernese Prealps (Western part of Switzerland, 1400–1600 m a.s.l.), the reproductive parameters of these two species are the followings:

- The number of neonates per litter is significantly higher in *V. berus* than in *V. aspis*, resp. 6.76 ± 1.81 ($N = 38$) and 5.58 ± 1.69 ($N = 62$).
- Adder newborns are significantly lighter and shorter than those of the asps.
- Litter weight, reproductive effort (ratio of litter weight over body weight of the female just after parturition) and the ratio of the newborn weight/weight of the

mother are on the average slightly superior in *V. aspis*, but the difference is not significant.

- In both species, the number of eggs is positively correlated with the weight of the female before parturition, as well as with her length.
- There is no correlation between the size of newborns and the size of females.
- In *V. aspis* only, we notice a weak negative correlation between the number of neonates per litter and their length, as well as between the weight of the female just after parturition and the reproductive effort.
- On the average, female adders reproduce once every 2,8 years and female asp vipers once every 3,2 years. Therefore the natality rate of the adder is higher than in the asp viper.
- The reproductive strategies of these two species are close to those observed in Loire-Atlantique.
- The small size of the adder newborns and adults suggests that one has to deal with a dwarf mountainous «ecotype».

8. Bibliographie

- ANDREN, C., and NILSON, G.: Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus*. Biol. J. Linn. Soc. 15, 235–246 (1981).
- - , - -: Reproductive tactics in an island population of adders, *Vipera berus* (L.), with a fluctuating food resource. Amphibia-Reptilia 4, 63–79 (1983).
- 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).
- CAPULA, M., LUISELLI, L., and ANIBALDI, C.: Complementary study on the reproductive biology in female adder, *Vipera berus* (L.), from eastern Italian Alps. Vie Milieu 42, 327–336 (1992).
- CAVIN, L.: Structure d'une population subalpine de lézards vivipares (*Lacerta vivipara* JACQUIN, 1787). Rev. Suisse Zool. 100, 357–371 (1993).
- DUGUY, R., et SAINT GIRONS, H.: Le mélanisme chez la couleuvre à collier, *Natrix natrix helvetica* (LACÉPÈDE, 1789) dans l'Ouest de la France. Ann. Soc. Sc. Nat. Charente-Maritime 7, 837–848 (1988).
- MONNEY, J.-C.: Predation of lizards and frogs by adult vipers, *Vipera aspis*, in the Bernese Prealpine 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. Sous presse (1995).
- - , LUISELLI, L., et 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. In press (1995).

- - , - - , - - : Taille et mélanisme chez *Vipera aspis* dans les Préalpes suisses et en Italie centrale et comparaison avec différentes populations alpines de *Vipera berus*. Rev. suisse Zool. sous presse (1996).
- NAULLEAU, G., 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).
- NILSON, G.: Ovarian cycle and reproductive dynamics in the female adder, *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae). Amphibia-Reptilia 2, 63-82 (1981).
- POMIANOWSKA-PILIPIUK, 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).
- 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).
- - : Coexistence de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire-Atlantique: un problème de compétition interspécifique. Terre et Vie 29, 590-613 (1975).
- - : Morphologie externe comparée et systématique des vipères d'Europe. Rev. Suisse Zool. 85, 565-595 (1978).
- - : Modification sélective du régime des vipères (Reptilia: Viperidae) lors de la croissance. Amphibia-Reptilia 1, 127-136 (1980).
- - : Stratégies reproductrices des Vipéridae dans les zones tempérées fraîches et froides. Bull. Soc. Zool. France 117, 267-278 (1992).
- - , et DUGUY, R.: Etudes morphologiques des populations de *Vipera aspis* (L., 1758) dans l'Ouest et le Sud-Ouest de la France. Bull. Mus. Nat. Sc. Nat. 41, 1069-1090 (1969).
- - , et NAULLEAU, G.: Poids des nouveau-nés et stratégie reproductrice des vipères européennes. Terre et Vie 35, 597-616 (1981).
- VOLSOE, H.: Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus*. Spolia Zoologica Musei Hauniensis V 5, 1-157 (1944).