



**HAL**  
open science

## **Relations entre les comportements sexuels et les accouplements chez *Vipera aspis* : Etude en milieu naturel**

Myriam Vacher-Vallas, Xavier Bonnet, Guy Naulleau

### ► **To cite this version:**

Myriam Vacher-Vallas, Xavier Bonnet, Guy Naulleau. Relations entre les comportements sexuels et les accouplements chez *Vipera aspis* : Etude en milieu naturel. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 1999, 54 (4), pp.375-391. <hal-03529148>

**HAL Id: hal-03529148**

**<https://hal.science/hal-03529148v1>**

Submitted on 17 Jan 2022

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

RELATIONS ENTRE LES COMPORTEMENTS SEXUELS ET  
LES ACCOUPLEMENTS CHEZ *VIPERA ASPIS* :  
ÉTUDE EN MILIEU NATUREL

Myriam VACHER-VALLAS, Xavier BONNET & Guy NAULLEAU\*

SUMMARY

Because breeding frequency is one of the main life-history traits, it is of fundamental importance to identify reproductive and non-reproductive individuals in wild populations. However, most animal species exhibit secretive habits, and information must be extracted from fragmented behavioural sequences. A natural population of Asp Vipers (*Vipera aspis*) was studied to examine reproductive behaviours in the field. Mating were rarely recorded, but preliminaries during courtship were more easy to observe. Courtship behaviour is closely associated with mating and reproductive status, and thus enabled us to identify mated females as well as most of the reproductive (e.g. vitellogenic) females. In males, such preliminaries, which are the main source of information on reproductive activity, showed strong individual variations between sexually-active and sexually-inactive adults. Long term monitoring suggested that several males can skip breeding opportunities in any particular year. These results may help to study reproductive strategies in secretive animals such as snakes.

RÉSUMÉ

La fréquence de reproduction est un des paramètres clef pour l'étude des stratégies individuelles de reproduction. Il est donc fondamental de distinguer dans les populations naturelles, les individus qui s'engagent dans la reproduction de ceux qui s'abstiennent. Toutefois, l'extrême discrétion de nombreuses espèces animales complique sérieusement cette tâche, particulièrement chez les mâles où les accouplements (généralement brefs et limités à de courtes périodes) représentent souvent leur unique participation à la reproduction. Les informations récoltées en conditions naturelles sont souvent fragmentaires : reflètent-elles des séquences comportementales plus complètes, incluant notamment les accouplements ? L'étude d'une population de Vipères aspics (*Vipera aspis*) en milieu naturel, montre que si les accouplements ne sont que très rarement directement observés *in situ*, leurs préliminaires sont beaucoup plus accessibles. Ils permettent de différencier la majorité des femelles qui se sont accouplées, et qui sont reproductrices, de celles qui ne se reproduisent pas. Ils permettent aussi de classer les mâles sexuellement actifs par rapport aux inactifs (reproducteurs *versus* non-reproducteurs). Contrairement à ce qui est généralement admis, les mâles adultes ne se reproduisent pas chaque année. Ces résultats permettent de mieux comprendre les stratégies de reproduction d'animaux aussi discrets que les serpents.

INTRODUCTION

La survie de la majorité des espèces animales est liée à leur capacité à rester inaperçues pour échapper aux prédateurs et/ou pour capturer des proies (Lima &

---

\* CNRS, Centre d'Etude Biologique de Chizé (CEBC), 79360 Villiers-en-Bois, France.

Dill, 1990 ; Magnhagen, 1991) ce qui rend les observations, notamment d'ordre éthologique, souvent difficiles en milieu naturel. Ces difficultés gênent considérablement l'étude de différents problèmes écologiques fondamentaux. Chez de très nombreuses espèces animales, la participation des mâles à la reproduction se limite à la fertilisation des ovules. Le succès reproducteur des mâles est donc lié au nombre de femelles reproductrices avec lesquelles ils pourront s'accoupler (Davies, 1991 ; Madsen *et al.*, 1993a ; Bonnet *et al.*, 1998). L'observation des accouplements en conditions naturelles fournit théoriquement une mesure indirecte, mais relativement pertinente, de leur statut (individus reproducteurs *versus* non-reproducteurs) et de leur succès reproducteur (nombre et qualités des partenaires ; Halliday, 1994). Malheureusement, l'impossibilité fréquente d'observer *in situ* les accouplements est un obstacle à l'utilisation de ce type de mesures. Toutefois, si l'accouplement *stricto sensu* est difficile à observer, de nombreux comportements sexuels, comme les parades sexuelles qui les précèdent, sont davantage accessibles. L'utilisation de méthodes indirectes, permettant d'extraire des informations sur les accouplements à partir de fragments de séquences comportementales plus faciles à observer sur le terrain, est donc une approche intéressante.

Les difficultés d'observation sur le terrain sont particulièrement marquées chez les serpents (Seigel, 1993). Ces reptiles sont en effet extrêmement discrets. Les lacunes de connaissance d'ordre éthologique ne sont que partiellement palliées par l'utilisation du radio-pistage puisque, si cette technique permet de localiser les individus équipés, elle exige que les serpents restent visibles pour étudier leurs comportements, ce qui est rarement le cas. La majorité des travaux concernant les comportements reproducteurs ou alimentaires ont été réalisés sur des animaux maintenus en captivité (Barker *et al.*, 1979 ; Walker & Ford, 1996), et sont donc de portée limitée pour la compréhension des situations beaucoup plus complexes des populations naturelles. Toutefois, un petit nombre d'études basées sur les comportements sexuels a été réalisé sur des populations de serpents dans leur milieu naturel (Shine *et al.*, 1981 ; Andren, 1986). Mais à chaque fois, les conditions d'observation étaient très particulières. Il s'agissait de petites populations en milieu très ouvert ce qui permet des observations comportementales relativement aisées. Ces cas particuliers restent par nature exceptionnels.

Ce travail présente les premiers résultats d'une étude sur l'activité sexuelle vernale chez la Vipère aspic (*Vipera aspis*). Chez cette espèce, il existe peu de données sur les comportements reproducteurs dans la nature, malgré l'importante littérature disponible sur cette espèce (Saint Girons, 1952, 1996 ; Naulleau, 1997). Nous avons voulu savoir s'il était possible de connaître de façon raisonnable les facteurs qui influencent le statut reproducteur des mâles (mâle ayant réussi à s'accoupler ou non), mais aussi le nombre de femelles avec lesquelles ils peuvent s'accoupler. Le statut et le succès reproducteur des femelles étant relativement plus faciles à étudier, ont déjà fait l'objet de plusieurs publications (Bonnet & Naulleau, 1996 ; Naulleau & Bonnet, 1996 ; Naulleau, 1997 ; Naulleau *et al.*, 1999).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### ZONE D'ÉTUDE

Les observations comportementales réalisées pendant les printemps 1994 et 1996 font partie d'une étude plus vaste entreprise depuis 1992 (Bonnet &

Naulleau, 1996 ; Naulleau & Bonnet, 1996 ; Naulleau *et al.*, 1996, 1999) en Loire-Atlantique (France) à 40 km au sud-ouest de Nantes (47° 03' N-2' 00 W). La zone d'étude représente environ 33 hectares (zone A, Fig. 1). Elle est isolée des populations voisines par des routes, un village (Les Moutiers en Retz) et un camping (Bonnet & Naulleau, 1996). Il s'agit d'un milieu typiquement bocager avec un réseau important de haies et différentes parcelles de prairies, récemment reboisées ou plus ou moins en friche (Fig. 1).

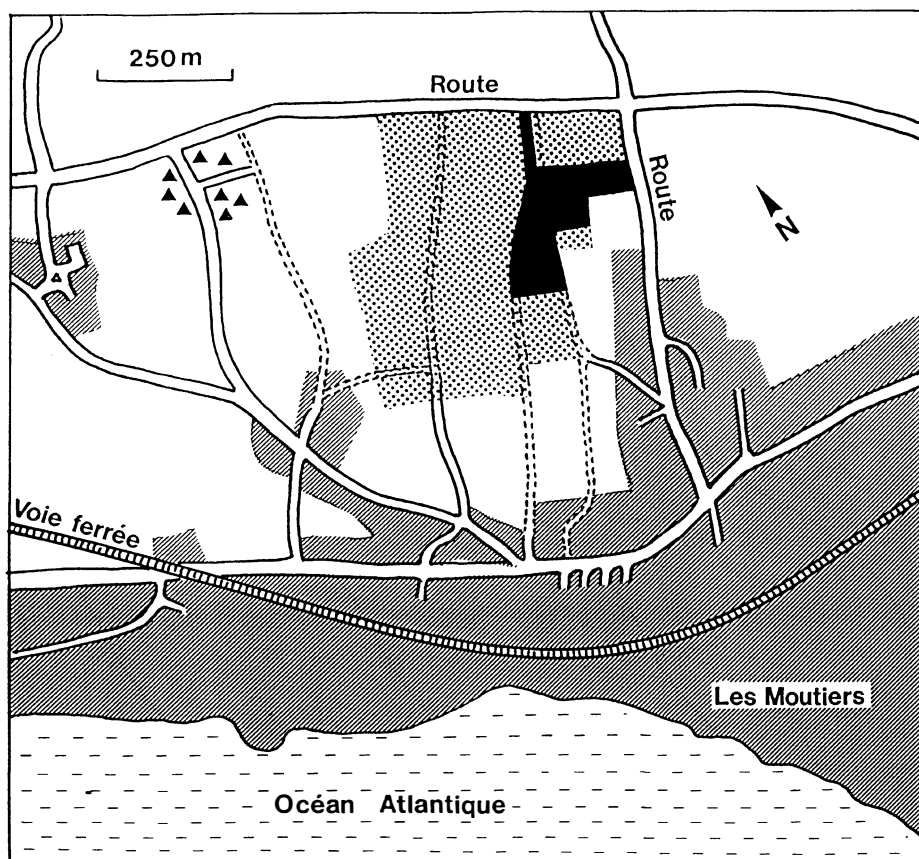


Figure 1. — Situation géographique de la zone d'étude de *Vipera aspis*. Les serpents sont principalement localisés dans le milieu bocager serré représenté en pointillé et en noir (zone A). Les observations comportementales ont été réalisées sur une partie de la zone d'étude représentée en noir (zone B), donc incluse dans la zone A. Il s'agit d'une population isolée : les habitations sont représentées par les zones hachurées, et un camping par des triangles.

#### SUIVI DES ANIMAUX

Les vipères aspics (*Vipera aspis*) sont des serpents venimeux largement répandus en Europe occidentale, notamment dans les zones de bocage (Grüber,

1992). La longueur totale moyenne est d'environ 58 cm (55 cm pour la longueur museau-cloaque) et la masse moyenne est d'environ 100 g pour les adultes (Naulleau, 1997). Les vipères sont capturées à la main, puis marquées individuellement de façon permanente. Des transpondeurs (Passive Integrate Transponder [PIT-Tags]) ont été placés en sous-cutanée en position dorso-latérale sur tous les individus de longueur totale supérieure à 35 cm. Depuis 1992, plus de 1 000 vipères ont été identifiées et marquées par cette méthode. Les vipéreaux et les juvéniles, trop petits pour être équipés avec des transpondeurs, sont identifiés par ablation d'écaillures ventrales selon un code individuel. Au total, plus de 1 500 individus ont été individuellement marqués. Les différents types de marquage sont complétés par une photographie de la tête et de l'écaillure ventrale. La combinaison de ces différentes techniques permet de minimiser très fortement les risques d'erreur d'identification. Pour faciliter la reconnaissance à distance des serpents sur lesquels a porté un effort particulier d'observations comportementales (cf. ci-dessous), une marque colorée supplémentaire a été peinte sur le dos suivant un code de couleur.

Dès la première capture de l'année, chaque vipère est sexée, mesurée au demi-centimètre près, pesée au gramme (ou au décigramme pour les petites vipères) près, identifiée ou marquée individuellement, puis relâchée à l'endroit exact de la capture.

Les mâles de plus de 36,5 cm de longueur totale, la plus petite taille pour laquelle un individu a été observé en accouplement (avec transfert du sperme vérifié par « frottis cloacal » immédiat chez la femelle ; Gloyd, 1934 ; Rhan, 1940 ; cf. ci-dessous), sont considérés comme adultes. Plusieurs femelles de 46 cm de longueur ont mis bas ; nous avons considéré qu'il s'agit de la taille d'acquisition de la maturité sexuelle (Naulleau & Bonnet, 1996). Ces critères ne prennent pas en compte les différences individuelles de taille à la maturité sexuelle, mais ils restent actuellement les seuls disponibles. Les femelles potentiellement reproductrices sont identifiées, dès la sortie d'hibernation en mars, à l'aide de la valeur seuil de condition corporelle au dessus de laquelle la presque totalité des femelles s'engagent dans la vitellogenèse (Bonnet *et al.*, 1994 ; Naulleau & Bonnet, 1996). Les femelles dont la condition corporelle est inférieure au seuil de reproduction sont systématiquement considérées comme non reproductrices (Naulleau & Bonnet, 1996). La condition corporelle est calculée en corrigeant la masse corporelle par la taille à travers la régression linéaire qui lie les logarithmes naturels de ces deux variables (Jayne & Bennett, 1990 ; Madsen & Shine, 1993). Le statut reproducteur des femelles est presque toujours vérifié plus tard par la présence ou l'absence d'œufs (fin mai, début juin), d'embryons (juin à septembre), de mise bas (fin août, septembre).

## OBSERVATIONS COMPORTEMENTALES

Les observations des comportements sexuels, très exigeantes en temps, ne peuvent être réalisées que sur un nombre relativement limité d'individus. Une zone d'environ 3,8 hectares (zone B, Fig. 1), incluse dans la zone principale (zone A, Fig. 1), a été choisie pour collecter des observations comportementales les plus complètes possibles. Du 20 février au 1<sup>er</sup> mai 1994, puis du 26 février au 4 mai 1996, respectivement 59 et 47 jours de prospection ont été réalisés sur la zone B, soit un effort d'observation de 390 heures. Dans notre population d'étude, les

accouplements ont lieu entre le 01 mars et la fin avril, nos périodes d'observation couvrent donc celles des accouplements (Naulleau, 1997 ; Vacher-Vallas, 1997). La période facultative des accouplements d'automne (septembre) n'a pas fait l'objet d'un suivi particulier, les observations d'activité sexuelle étant trop rares pour permettre des analyses.

Chaque jour favorable, la totalité de la sous-zone B était parcourue une à deux fois (durant environ trois heures). Pour chaque vipère adulte observée, l'heure, la position, l'activité et l'identité de l'animal étaient notées. A chaque fois qu'une femelle et un ou plusieurs mâles étaient observés en contact les uns avec les autres, nous avons considéré qu'il pouvait s'agir d'une « interaction sexuelle » (ce terme sera conservé par la suite). Il est possible que certains regroupements écologiques aient été confondus avec des interactions sexuelles ; toutefois ce problème reste très limité dans le cadre de notre étude (Vacher-Vallas, 1997). Au cours des interactions sexuelles, les attitudes des vipères étaient observées si possible durant quinze minutes, à une distance n'excédant généralement pas deux à trois mètres. Cette distance, du fait de la structure semi - fermée du milieu, a été adoptée empiriquement en ménageant un compromis entre la nécessité d'observer les animaux et celle de les perturber le moins possible. Des données du type focale instantanée ont été enregistrées (Altmann, 1973) : une fois un couple ou un trio de serpents localisé, le comportement sexuel de chaque partenaire était noté selon deux séquences comportementales avec un intervalle de cinq minutes. Celles-ci (une pour chaque sexe) ont été définies à partir des descriptions du comportement sexuel faites par Saint Girons (1952) et complétées par une étude menée sur des Vipères aspics en captivité au laboratoire de 1992 à 1993 (Vachez-Vallas, 1993). Les séquences comportementales sexuelles retenues sont globalement les mêmes que celles du schéma comportemental décrit par Gillingham (1977). Elles sont relativement « classiques » pour les espèces de serpents terrestres (Moore & Lindzey, 1992). Ces phases sont présentées ci-dessous :

#### *Pour les mâles :*

— « Mâle Enroulé », (**ME**) : immobile juste à côté d'une femelle, quelques mouvements de langue.

— Un ou plusieurs points de contact (« Touch-Mounting » ou **TM**) : avec le museau, la tête ou l'abdomen du mâle sur le dos de la femelle. Le corps du mâle est raide et agité de soubresauts, de nombreux mouvements de langue (« tongue-flicking » ; Halpern, 1992) sont observés.

— « Alignement Dorsal » (**AD**) : le mâle s'aligne sur le dos de la femelle. Il est agité de soubresauts saccadés, et les mouvements de langue continuent.

— Mouvements de queue du mâle avec tentatives d'accouplement (« Tail Search Copulatory Attempt » ou **TSCA**) : le mâle enroule sa queue autour de celle de la femelle pour essayer d'introduire un hémipénis dans son cloaque.

— « Accouplement » (**ACC**) : un hémipénis a été introduit, ce qui permet le transfert de sperme.

#### *Pour les femelles :*

— « Femelle Enroulée » (**FE**) avec un mâle, immobile. Phase équivalente à la première décrite pour les mâles (**ME**).

— « Mouvements de Queue » de la femelle (MQ) de droite à gauche, relevée ou non. La femelle réagit à la présence du mâle, notamment en exposant son cloaque par le redressement de sa queue.

— « Fuites » (F) brusques et brèves. Interprétées comme une étape de la parade (Whittier & Tokarz, 1992).

— « Accouplement » (ACC) : la femelle accepte le mâle qui peut introduire un hémipénis.

Les accouplements (ACC) restent très difficiles à observer dans la nature (cf. résultats). Toutefois, chez les femelles, une technique simple (Gloyd, 1934 ; Ryan, 1940 ; Fukada, 1959 ; Fitch, 1960 ; Schuett *et al.*, 1993 ; Isogawa & Kato, 1995 ; Naulleau *et al.*, 1999) permet de pallier en partie ce problème. Durant la période des accouplements, la partie postérieure de l'abdomen des femelles est délicatement massée d'avant en arrière sur une quinzaine de cm pour expulser le contenu cloacal qui va être déposé sur une lame de verre. Le prélèvement est séché à l'air. La présence de spermatozoïdes (« examen cloacal positif ») au cours de l'observation microscopique indique que la femelle s'est accouplée récemment, de quelques minutes à quelques jours (une dizaine au maximum ; Naulleau *et al.*, 1999) selon la densité des spermatozoïdes. Cette technique est parfois appelée « frottis cloacal » par souci de simplicité. La séquence : frottis positif, négatif, puis à nouveau positif, etc., indique des accouplements multiples. Nous avons par ailleurs démontré que les femelles reproductrices, c'est-à-dire vitellogéniques, sont les seules à s'accoupler dans les conditions naturelles, et sont donc les seules à présenter des frottis positifs (Naulleau *et al.*, 1999). Il est possible que de très rares femelles non-reproductrices s'accouplent, mais les preuves le démontrant nous font encore défaut. Toutefois, Saint Girons (1957) décrit des comportements sexuels, et même des accouplements, chez des femelles non-reproductrices dans un cycle tri- ou quadriennal sur les Vipères aspics observées au nord de la Loire.

Les systèmes d'appariement des reptiles présentent une grande diversité (Crews, 1980). Dans notre population d'étude, la plupart des comportements sexuels a concerné des couples, plus rarement des trios. L'absence de fidélité des partenaires permet différentes combinaisons : 3 mâles et 3 femelles peuvent former 9 couples différents. Ceci explique pourquoi, dans les résultats, le nombre d'individus ne correspond pas obligatoirement avec le nombre des couples observés.

Dans quelques analyses, certains individus sont représentés deux fois. Il existe donc un biais potentiel de pseudo-réplication. Toutefois, les résultats n'ont pas été modifiés lorsque nous avons éliminé ces répliqués de façon aléatoire.

## RÉSULTATS

Les caractéristiques des animaux suivis au cours des deux saisons vernalles d'accouplement sont présentés dans le tableau I. Il n'existe pas de différence significative entre les tailles moyennes des vipères capturées en 1994 et 1996. L'effectif des mâles observés sur la zone B a décliné de 1994 à 1996, passant de 62 à 39 ( $\chi^2 = 5,24$  ;  $P < 0,05$ ) ; celui des femelles a baissé de 42 à 21 ( $\chi^2 = 7,7$  ;  $P < 0,01$ ). Cette baisse est actuellement mal comprise, mais des modifications artificielles du milieu pourraient être en cause.

TABLEAU I

*Longueur corporelle totale (en cm  $\pm$  écart type) des échantillons de Vipères aspics suivis dans cette étude en 1994 et 1996. Il n'existe pas de différence de taille entre les années (ANOVAs avec l'année comme facteur et la taille comme variable dépendante). Les sexes ont été traités séparément.*

	1994	1996	F	d.d.l.	P
Mâles	57,3 $\pm$ 5,1 N = 62	56,9 $\pm$ 3,7 N = 39	0,21	1 ; 97	0,50
Femelles	55,6 $\pm$ 4,2 N = 42	55,0 $\pm$ 5,2 N = 21	0,24	1 ; 61	0,50

Au cours des deux années de suivi, 101 observations d'interactions sexuelles (couples dans lesquels au moins un des deux partenaires a été identifié) ont été réalisées. En 1994, 46 couples différents ont été suivis, permettant 81 observations d'interactions sexuelles. En 1996, 10 couples différents et 20 interactions sexuelles ont été étudiés. Chaque couple a été vu en moyenne  $1,8 \pm 1,6$  jours en 1994 et  $1,7 \pm 1,6$  jours en 1996 (pas de différence significative d'une année à l'autre (ANOVA avec l'année comme facteur et le nombre de jours comme variable dépendante :  $F_{1,56} = 0,01$  ;  $P > 0,05$ ).

#### ACCOUPEMENTS OBSERVÉS *IN SITU*

Malgré un effort d'observation important (390 heures), seuls huit accouplements ont directement été observés sur la zone B au cours des printemps 1994 et 1996. Pourtant, nous avons la certitude qu'au moins 35 femelles de cette zone se sont accouplées durant cette période. Il s'agit de vipères qui ont produit des embryons (qui furent donc fécondées) et/ou qui ont eu des « frottis cloacaux » positifs. En fait, plus de 35 accouplements ont eu lieu et ce pour deux raisons majeures :

- 1) une partie des femelles reproductrices, donc récemment accouplées (les accouplements d'automne étant exceptionnels et peut-être même inféconds), échappe à l'observation,
- 2) des accouplements multiples ont lieu, du moins pour certaines femelles (neuf d'entre elles se sont accouplées au minimum deux fois).

En fait, au total, 44 accouplements ont été mis en évidence. Autrement dit, au moins 80 % des accouplements échappent à l'observation directe.

#### OBSERVATIONS INDIRECTES DES ACCOUPEMENTS

Les observations des séquences comportementales sexuelles, hormis les accouplements, fournissent davantage de résultats. Parmi les 35 femelles qui se

sont accouplées à notre insu, vingt-trois (65,7 %) ont été vues avec un mâle à un stade ou un autre de la parade nuptiale. Donc la majorité des accouplements est détectable indirectement.

Ce résultat est renforcé si on élargit l'échantillon d'étude à d'autres observations réalisées sur la zone A (donc au voisinage direct de la zone B). Trente deux autres femelles ont pu être observées au cours des interactions sexuelles. Pour 71,8 % d'entre elles, il a été possible de mettre en évidence un accouplement (frottis positif) ; parmi celles-ci, toutes celles qui furent recapturées plus tard (soit 65,6 %) s'avèrent par la suite reproductrices (mise en évidence d'œufs, d'embryons ou d'une mise bas). Il existe une relation étroite entre les séquences comportementales de la parade sexuelle et l'accouplement chez les femelles, donc entre ces séquences comportementales et le statut reproducteur au sens physiologique du terme (e.g. la vitellogenèse ; Naulleau *et al.*, 1999). Les observations visuelles de séquences de la parade sexuelle sur le terrain ont permis de détecter une activité sexuelle chez 75,0 % des femelles reproductrices. Ce chiffre atteint 92,9 % lorsque l'on prend en compte les données complémentaires fournies par les « frottis cloacaux ».

#### OBSERVATION DE MÂLES SEXUELLEMENT ACTIFS OU INACTIFS

Pour les mâles, les observations comportementales restent la seule source d'informations actuellement disponible pour déterminer leur statut reproducteur. En 1994, sur 62 mâles suivis, 36 (58,1 %) ont montré des comportements sexuels (appelés par la suite « mâles [sexuellement] actifs ») ; mais 26 (41,9 %) n'ont jamais été vus avec une femelle (« mâles inactifs »). En 1996, sur un total de 39 individus, 11 mâles ont été classés comme sexuellement actifs (28,2 %) et 28 comme inactifs (71,8 %). Ces résultats suggèrent donc qu'une forte proportion des mâles ne participent pas aux accouplements certaines années.

Toutefois, des explications alternatives doivent être considérées. Les mâles classés comme « inactifs » pourraient être des individus sexuellement « actifs » mais discrets et qui restent invisibles (cachés) lors des comportements sexuels et des accouplements ; ou plus simplement ils pourraient être de jeunes individus encore immatures.

Pour analyser l'influence des variations individuelles de capturabilité (individus plus ou moins discrets) sur notre classement « mâles sexuellement actifs » *versus* « inactifs », les jours où les mâles ont été observés au moins une fois ont été comptabilisés, en distinguant les mâles sexuellement actifs des mâles sexuellement inactifs. En 1994, les mâles sexuellement actifs (vus au moins une fois avec une femelle au cours de la saison vernale d'accouplement) ont été observés en moyenne  $16,5 \pm 9,5$  jours et les mâles sexuellement inactifs (jamais vus avec une partenaire)  $10,4 \pm 9,7$  jours. Cette différence est significative ( $F_{1,60} = 6,12$  ;  $P = 0,012$ ). En revanche, en 1996, il n'existe pas de différence significative entre les individus sexuellement actifs, observés en moyenne  $14,2 \pm 11,9$  jours et ceux inactifs, vus en moyenne  $10,9 \pm 9,7$  jours ( $F_{1,37} = 0,80$  ;  $P > 0,50$ ), peut-être à cause de la faiblesse de la taille de l'échantillon cette année-là. Donc, il est possible qu'une différence de capturabilité explique en partie les résultats ci-dessus. Toutefois, si seuls les jours sans observation de comportement sexuel sont considérés, aucune variation significative n'est mise en évidence entre les deux catégories de mâles, aussi bien en 1994 ( $F_{1,60} = 2,40$  ;  $P = 0,107$ ), qu'en

1996 ( $F_{1,37} = 0,21$  ;  $P > 0,50$ ). Ainsi, les mâles sexuellement actifs ne s'exposent pas plus que les inactifs lorsque l'on exclut les jours d'activité sexuelle. Ces résultats montrent que, lorsqu'on exclut les captures impliquant des interactions sexuelles, les mâles sexuellement inactifs ne sont pas particulièrement plus discrets que les mâles sexuellement actifs. En fait, l'activité sexuelle augmente fortement les probabilités de capture « globale » des mâles adultes, et la première hypothèse, basée sur l'existence de mâles sexuellement actifs mais très discrets, peut être écartée.

La deuxième hypothèse prévoit que les mâles inactifs sont des jeunes individus encore immatures. L'existence de mâles jamais observés avec une partenaire alors que leur longueur corporelle atteint 61 cm (une taille importante pour les mâles de Vipères aspics, signalant un âge relativement élevé ; Saint Girons, 1952 ; Naulleau, 1997) permet de l'écarter. Par ailleurs, un certain nombre de mâles ( $N = 29$ ) a été particulièrement bien suivi en 1994 puisque ceux-ci ont été observés au moins 14 jours durant la période des accouplements. Parmi eux, 10 n'ont jamais été vus avec une partenaire. Compte tenu des résultats ci-dessus, il est très peu probable que ces derniers soient tous des vipères sexuellement actives et dont le comportement sexuel n'aurait pas été observé au moins une fois. De plus, onze individus ont été observés au moins cinq jours en 1994 et en 1996 (respectivement  $15,6 \pm 10,9$  et  $14,1 \pm 7,9$  jours en moyenne ;  $F_{1,20} = 0,14$ ,  $P > 0,05$ ). Parmi eux, cinq se sont montrés actifs une seule de ces deux années. En particulier, quatre mâles ont été vus au moins une fois avec une partenaire en 1994, mais ne l'ont pas été en 1996 alors que les observations faites durant la première saison confirment qu'ils étaient bien sexuellement matures et actifs. Ainsi, il existerait non seulement des variations d'activité sexuelle selon les individus, mais aussi un cycle de reproduction pouvant être pluriannuel chez la Vipère aspic mâle.

#### INFLUENCE DE LA TAILLE SUR L'ACTIVITÉ SEXUELLE DES MÂLES

En 1994, les mâles sexuellement actifs ( $58,9 \pm 4,9$  cm de longueur totale ;  $N = 36$ ) sont significativement plus grands que les inactifs ( $55,2 \pm 4,7$  cm ;  $N = 26$  ; ANOVA avec le statut reproducteur comme facteur et la longueur totale comme variable dépendante :  $F_{1,60} = 8,76$  ;  $P = 0,003$ ). En 1996, nous observons une tendance analogue (mâles actifs :  $59,1 \pm 4,2$  cm ;  $N = 11$  ; mâles inactifs :  $56,0 \pm 5,1$  cm ;  $N = 28$  ; différence entre les deux :  $F_{1,37} = 2,96$  ;  $P = 0,076$ ), mais la faible taille de l'échantillon n'a permis d'obtenir qu'un résultat en limite de significativité. Si nous considérons l'ensemble des 57 individus observés une seule des deux années d'étude (donc chaque individu n'est compté qu'une fois), la différence de longueur est alors hautement significative ( $F_{155} = 13,4$  ;  $P < 0,001$ ) entre les mâles sexuellement actifs ( $59,1 \pm 4,8$  cm ;  $N = 34$ ) et les mâles sexuellement inactifs ( $54,3 \pm 4,9$  cm ;  $N = 23$ ).

Chez les mâles sexuellement actifs, la longueur influence aussi positivement le nombre de partenaires. En effet, l'étude de 20 mâles observés avec au moins une femelle et particulièrement bien suivis en 1994 (au minimum 14 jours), montre que les individus ayant eu plusieurs partenaires sont significativement plus grands ( $61,3 \pm 4,6$  cm ;  $N = 10$ ) que ceux vus avec une seule femelle ( $57,1 \pm 4,6$  cm ;  $N = 10$ ) : différence entre ces deux groupes :  $F_{1,18} = 4,17$  ;  $P = 0,043$ . Les grands mâles ont donc plus de probabilité d'être sexuellement actifs et semblent capables de courtiser un plus grand nombre de femelles.

## DÉROULEMENT DES PARADES ET RÉPONSE DE LA FEMELLE

Au cours des deux saisons d'étude, 30 interactions sexuelles différentes où le mâle et la femelle ont été identifiés, ont pu être observées de façon continue durant 5 à 15 minutes. Ces 30 séquences relativement complètes permettent d'étudier l'organisation des parades sexuelles. La distribution des actes moteurs réalisés par les mâles (relevés toutes les cinq minutes), montre qu'ils développent des comportements sexuels qui diffèrent significativement en fonction de la réponse de leur partenaire (Fig. 2) ( $G$  test = 18,24,  $P < 0,001$ ). Certains actes moteurs, comme les tentatives d'accouplement (TSCA), sont plus souvent observés si la femelle se montre réceptive (Fig. 2). Les mâles développent donc une réponse comportementale plus ou moins forte selon la réponse de leur partenaire. Ce résultat relativement logique confirme que les comportements observés au cours des interactions sexuelles suivent le schéma triphasique décrit par Gillingham (1977). Cette organisation séquentielle permet d'attribuer une valeur à chaque acte moteur

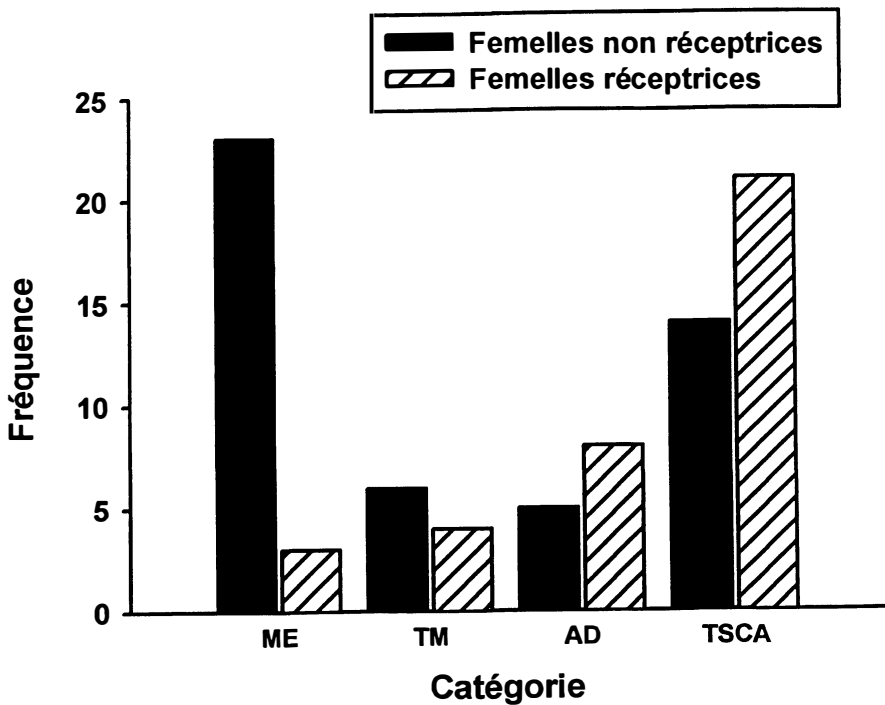


Figure 2. — Fréquence (axe Y) des différents actes moteurs (catégorie, axe X) réalisés par les mâles adultes de *Vipera aspis* au cours des parades nuptiales en fonction de la réponse de la femelle. Les catégories d'actes moteurs correspondent, de gauche à droite, à l'intensification de la parade selon la suite classique : ME = mâle enroulé avec la femelle, immobile ; TM = « touch-mounting », mâle en partie sur le dos de la femelle, agité de soubresauts ; AD = alignement dorsal, mâle aligné sur le dos de la femelle, agité de soubresauts ; TSCA = « tail search copulatory attempt », tentatives d'accouplement lorsque le mâle enroule sa queue autour de celle de la femelle. Les femelles classées non-réceptrices demeurent immobiles, les femelles réceptrices montrent des attitudes sexuelles typiques (voir texte).

de la parade chez la Vipère aspic mâle : **ME** = 1 ; **TM** = 2 ; **AD** = 3 ; **TSCA** = 4 ; **ACC** = 5. Les valeurs croissantes reflètent simplement le stade de la parade auquel est parvenu un mâle, et donc la probabilité qu'il réussisse à s'accoupler. En effet, un mâle qui a atteint un stade élevé dans la parade sexuelle, se trouve face à une femelle réceptrice, et il a plus de chance d'obtenir l'accouplement. Les parades peuvent être longues (parfois plusieurs heures en captivité — Gillingham, 1977), et les femelles peuvent facilement refuser l'accouplement (par exemple en ne relevant pas leur queue ou en se déplaçant). Même si l'observateur fait fuir la femelle, son partenaire la suivra et reprendra la parade plus tard, éventuellement durant plusieurs jours (Saint Girons, 1996 ; observations personnelles).

La réponse de la femelle au cours de la parade peut être quantifiée de la même manière, grâce à l'attribution d'une valeur à chaque acte moteur suivant la séquence des phases de la réceptivité observées : **FE** = 1 ; **MQ** = 2 ; **F** = 3, **ACC** = 4. Dans chaque couple différent observé, la note maximale de chaque partenaire donne une estimation du niveau atteint dans les préliminaires aux accouplements. Les valeurs maximales obtenues par les mâles sont corrélées avec celles de leurs partenaires (coefficient de Spearman  $r_s = 0,44$  ;  $P < 0,02$  ;  $N = 30$ ). Cette corrélation est nettement plus forte si on ajoute les huit accouplements observés par ailleurs (Fig. 3 ; coefficient de Spearman  $r_s = 0,76$  ;  $P < 0,001$  ;

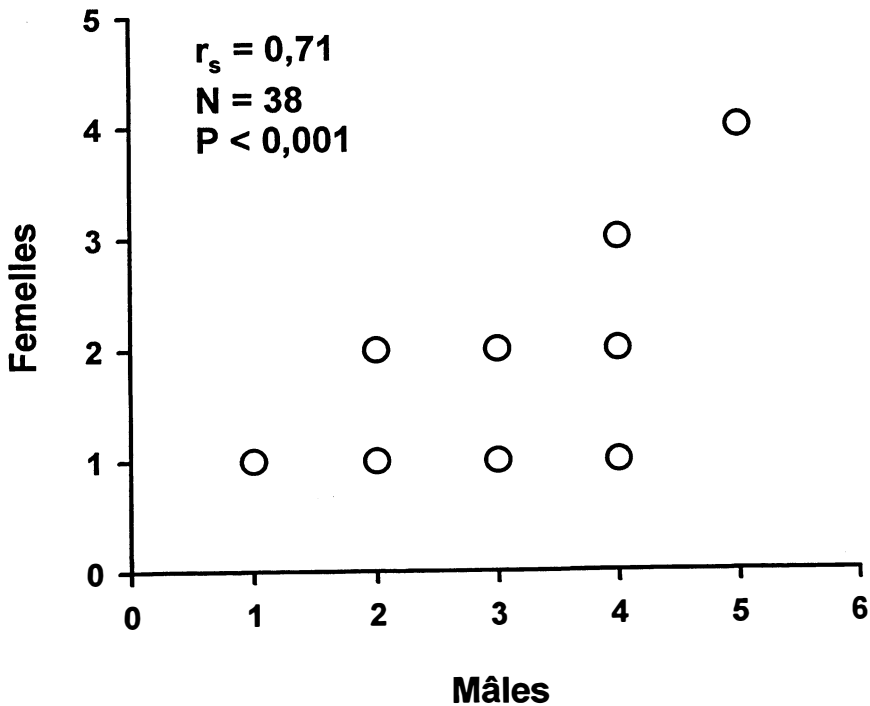


Figure 3. — Relation entre les notes maximales obtenues par les femelles (axe Y) et les mâles (axe X) au cours des parades sexuelles dans 38 couples différents. Les notes faibles correspondent à des actes moteurs observés au début des préliminaires sexuels, les notes les plus élevées correspondent aux accouplements (voir texte).

N = 38). Une relation étroite existe donc entre les niveaux atteints par chaque partenaire au cours des parades. Sans que les parts respectives des stimulations d'un sexe vers l'autre soient connues, ces résultats confirment qu'il existe une organisation dans les séquences comportementales au cours de la parade sexuelle chez la Vipère aspic, et que cette organisation conduit très logiquement aux accouplements.

#### DURÉE DES INTERACTIONS SEXUELLES ET PARADE DU MÂLE

Les couples suivis en 1994 et 1996 ont été observés de 1 à 7 jours. C'est-à-dire que certains partenaires sont restés ensemble une semaine. Le niveau atteint dans la parade par le mâle influence cette durée. La valeur maximale obtenue par un mâle est positivement corrélée avec le nombre de jours d'observations du couple (coefficient de Spearman  $r_s = 0,41$ ,  $P < 0,05$ ). Des cas extrêmes, qualifiables de « mate-guarding » (Davies, 1991), ont été observés. En effet, deux mâles sont restés avec leur partenaire plusieurs jours (respectivement 4 et 7 jours) après l'accouplement (directement observé) et sans montrer de nouvelle activité sexuelle. Les deux vipères restaient alors simplement enroulées ensemble.

#### INTERACTIONS SEXUELLES ET SEX-RATIO OPÉRATIONNEL

Le nombre total d'interactions sexuelles est très différent entre 1994 et 1996, accusant une baisse de 75,3 % entre les deux saisons ( $\chi^2 = 18,4$  ;  $P < 0,001$ ). La baisse des effectifs de vipères (voir plus haut) influence évidemment celle des interactions sexuelles, cependant elle ne l'explique pas entièrement comme le montre l'analyse du sex-ratio opérationnel (ou SRO). Ce ratio est défini comme le rapport entre le nombre de femelles reproductrices et le nombre de mâles adultes, il donne donc une idée des « proportions sexuellement actives » entre les deux sexes. Pour 1994, le SRO est de 0,58 contre 0,23 en 1996, soit une baisse de 60,3 %. Il existe donc une baisse proportionnellement plus forte du nombre de femelles reproductrices (ici en baisse de 75,0 % entre 1994 et 1996) par rapport à celle du nombre de mâles adultes (en diminution de 37,1 % entre 1994 et 1996). Ces résultats suggèrent que le nombre d'interactions sexuelles dépend principalement de l'effectif de femelles reproductrices et moins de celui des mâles qui sont toujours nettement plus nombreux que les femelles reproductrices (2 à 4 fois plus de mâles adultes que de femelles reproductrices). Ce résultat est relativement logique puisque chez cette espèce, ce sont les mâles qui recherchent les femelles : les femelles constituent donc la ressource limitante pour l'apparition des parades sexuelles.

### DISCUSSION

L'ensemble de nos résultats confirme que dans les conditions naturelles, il est très difficile d'observer directement les accouplements des vipères aspics, y compris sur de larges effectifs et malgré un effort de prospection intense. Cette difficulté, déjà soulignée par Saint-Girons (1996) et d'autres auteurs (cf. Seigel, 1993), s'applique à la très grande majorité des espèces de serpents, et certainement

à de très nombreux autres groupes taxinomiques. Toutefois, les méthodes indirectes que nous avons employées (Naulleau *et al.*, 1999 et cette étude) permettent de pallier en partie ces problèmes méthodologiques. Elles donnent accès à des informations utilisables et quantifiables qui permettent de déterminer le statut reproducteur des individus, donc leur fréquence de reproduction. Ces informations permettent aussi de décrire le déroulement de la parade chez la vipère aspic mâle et de mettre en évidence des stratégies (ou tactiques selon les auteurs) individuelles. Finalement, le succès reproducteur individuel peut être replacé dans un cadre plus général qui tient compte de l'influence de la taille des individus ou de fluctuations de populations par exemple.

#### OBSERVATIONS COMPORTEMENTALES ET STATUT REPRODUCTEUR

Chez les femelles, cette méthode permettra d'étudier relativement simplement dans les conditions naturelles quels sont les facteurs qui déterminent l'apparition et le développement de comportements sexuels conduisant aux accouplements.

Pour les mâles, nos résultats montrent que des observations ponctuelles s'avèrent très utiles pour déterminer leur statut reproducteur. Toutefois, pour définir avec exactitude le statut reproducteur de chaque mâle, chaque accouplement devrait être observé, chose presque impossible à obtenir dans la nature. Les suivis par télémétrie ne pourraient apporter que des résultats partiels car il est matériellement impossible de suivre 24 heures sur 24 chaque individu, particulièrement dans une population dense. L'étude de la paternité des vipéreaux pourrait apporter des éléments de réponse, mais cela exige la mise au point de marqueurs génétiques spécifiques, technique assez lourde à exploiter. De plus, pour débusquer la totalité des accouplements suivis de fécondation, il faudrait être capable de capturer tous les mâles et toutes les femelles reproductrices, il faudrait aussi qu'aucune d'entre elles ne meure avant la mise bas, et que tous les œufs fécondés se développent, ce qui ne correspond évidemment pas à la réalité. Toutefois, l'étude de la paternité avec des marqueurs génétiques est une méthode complémentaire qui joue un rôle important dans ce type d'étude (Höggren & Tegelström, 1995 ; Olson *et al.*, 1996a).

#### FRÉQUENCE DE REPRODUCTION CHEZ LA VIPÈRE ASPIC MÂLE

Les mâles adultes peuvent être classés en mâles « sexuellement actifs » ou « inactifs ». Chez la Vipère aspic, le rythme inter-annuel de reproduction chez le mâle est donc variable.

Un nombre limité de travaux porte sur la fréquence de reproduction des serpents mâles. Chez *Nerodia sipedon*, un tiers de la population des mâles adultes ne participerait pas à des agrégats, préliminaires des accouplements chez cette espèce, et donc ne se reproduiraient pas (Wetherhead *et al.*, 1995). De même, Luiselli (1993a) a montré, au cours d'une étude sur une petite population de *Vipera berus*, que certains mâles ne s'accouplaient pas au cours d'une saison de reproduction. Ces travaux illustrent des variations individuelles d'activité sexuelle. Baron *et al.* (1996), en se basant sur des phases de transition inter-annuelles de capturabilité des mâles, estiment possible un cycle reproducteur biennal chez le mâle de *Vipera ursinii ursinii*. Nos observations apportent donc des arguments en

faveur de l'hypothèse, généralement restreinte au cas des femelles, selon laquelle certains individus adultes sautent des occasions de se reproduire (Bull & Shine, 1979). Par ailleurs, nos résultats sont basés sur des suivis éthologiques individuels réalisés sur de longues périodes. Ils sont les premiers (à notre connaissance) mettant directement en évidence l'existence d'un cycle de reproduction pluriannuel chez des mâles de serpents.

#### DÉROULEMENT DE LA PARADE CHEZ LA VIPÈRE ASPIC MÂLE

L'analyse des distributions des actes moteurs réalisés par les mâles en fonction de la réponse des femelles a montré que certains de ces actes étaient plus fréquemment observés si celles-ci se montraient réceptives. L'observation, notamment des tentatives d'accouplement (TSCA), est donc le signe d'une parade poussée dont l'accouplement est la suite probable. Saint Girons (1996) suggère aussi, mais sans utiliser de critères particuliers, que des parades poussées sont chez les Vipères aspics signes d'accouplements potentiels.

#### STRATÉGIES INDIVIDUELLES ET SUCCÈS REPRODUCTEUR

Les femelles reproductrices, moins nombreuses que les mâles adultes, sont l'objet d'une compétition entre les mâles pour l'accès à la fécondation. La longueur semble donc être chez la Vipère aspic mâle un facteur déterminant du succès reproducteur. De nombreux auteurs ont souligné l'importance de la taille sur le comportement sexuel et le succès reproducteur des mâles de différentes espèces. Par exemple, Weatherhead *et al.* (1995) ont montré que les plus grands individus s'accouplaient d'avantage que les petits chez *Nerodia sipedon*. Chez la Vipère bérus (Andren 1986 ; Kellaway, 1982 ; Madsen *et al.*, 1993 ; Luiselli, 1993a), les accouplements précédés de combats sont fréquents, les mâles les plus grands et plus lourds (donc les plus forts) sont favorisés. Chez la Vipère aspic mâle, les avantages d'une grande taille sur le succès reproducteur sont encore mal compris. Les individus les plus grands sont peut-être avantagés au cours de combats rituels, mais la très faible fréquence des combats permet d'en douter. Alternativement, une hiérarchie des mâles est peut-être établie en fonction de la taille, limitant l'apparition de nouveaux combats. La longueur favorise peut-être les performances locomotrices au cours des déplacements pour la recherche de partenaires (Bonnet *et al.*, 1999). L'étude des relations âge-croissance-taille permettra de savoir si ces différences individuelles sont stables (il existerait alors des individus restant petits et sexuellement peu actifs, et des grands beaucoup plus actifs) ou au contraire s'il existe des changements ontogéniques (les individus augmentant leur activité sexuelle en grandissant).

L'observation de cas de « mate-guarding » chez quelques mâles est plus délicate à interpréter. Cette étude semble être la première à faire référence à un tel comportement chez cette espèce. Le « mate-guarding » a été observé chez différents squamates comme des lézards (Olsson *et al.*, 1996b ; Cooper & Vitt, 1997) ou chez la Vipère bérus (Luiselli, 1993a), où l'intérêt d'une telle stratégie individuelle n'est pas connue. Peut-être cela favoriserait-il les accouplements multiples avec la même femelle et les probabilités de paternité comme cela a été suggéré par Capsula & Luiselli (1994).

#### SEX-RATIO OPÉRATIONNEL ET INTERACTIONS SEXUELLES

Les variations du nombre d'interactions sexuelles d'une saison à l'autre sont vraisemblablement liées à celles du sex-ratio opérationnel (SRO). Peu d'études

concernant le SRO ont été menées chez les serpents (Weatherhead *et al.*, 1995 ; Madsen & Shine, 1993). Chez la Vipère aspic, il est biaisé en faveur des mâles, alors qu'à la naissance mâles et femelles sont produits en nombres équivalents (Bonnet, 1996). Les variations inter-annuelles du SRO sont principalement liées aux fluctuations du nombre de femelles potentiellement reproductrices. En effet, les femelles de Vipère aspic ont dans le Nord et le centre-Ouest de la France un rythme de reproduction pluriannuel, en moyenne triennal (Saint Girons, 1957 ; Bonnet & Naulleau, 1996). Au mieux un tiers des femelles matures est disponible pour la reproduction chaque année. Et ce nombre peut diminuer si, par exemple, les ressources alimentaires ont été insuffisantes la(les) saison(s) d'activité précédente(s). En effet, pour s'engager dans un épisode reproducteur, les femelles doivent constituer de très abondantes réserves corporelles nécessaires à la vitellogenèse (Saint Girons, 1957 ; Bonnet *et al.*, 1994 ; Naulleau & Bonnet, 1996).

## CONCLUSIONS

La combinaison de ces méthodes indirectes pour détecter les accouplements des femelles permet donc d'augmenter très fortement l'information sur des comportements très difficiles à voir dans les conditions naturelles. Nos données confortent largement les hypothèses de Saint Girons (1996) sur les liens « préliminaires sexuels-accouplements ». Elles permettent d'étudier les déterminants du succès reproducteur des mâles et des femelles, en donnant accès par exemple, à l'influence possible des accouplements multiples sur le nombre et la qualité des descendants. Ce point permettrait de tester des hypothèses fondamentales telles que celles qui lient par exemple la compétition spermatique et le succès reproducteur des serpents (Devine, 1975 ; Ross & Crews, 1977 ; Crews & Moore, 1986 ; Luiselli, 1993b ; Madsen *et al.*, 1993b), d'étudier l'influence des fluctuations inter-annuelles sur la reproduction, ou encore d'examiner l'influence des réserves corporelles sur le statut reproducteur des individus (Naulleau & Bonnet, 1996), notamment chez les mâles où pratiquement aucune donnée n'est disponible.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions les étudiants qui ont participé aux observations sur le terrain, L. Patard, et S. Duret. Nous remercions aussi très chaleureusement le professeur S.D. Bradshaw (Université d'Australie Occidentale) qui a soigneusement corrigé le résumé en Anglais, ainsi que Rex Cambag pour son aide dans l'élaboration et le maintien des appareils électroniques.

## RÉFÉRENCES

- ALTMANN, J. (1973). — Observational study of behavior : sampling methods. *Behaviour Records*, 15 : 227-262.
- ANDREN, C. (1986). — Courtship, mating and agonistic behavior in a free-living population of adders, *Vipera berus*. *Amphibia-Reptila*, 7 : 353-383.
- BARKER, D.G., MURPHY, J.B. & SMITH, K. (1979). — Social behavior in a captive group on Indian Pythons, *Python molurus* (Serpents, Boidae) with formation of a linear social hierarchy. *Copeia*, 1979 : 466-471.

- BARON, J.P., FERRIÈRE R., CLOBERT, J.R. & SAINT GIRONS, H. (1996). — Stratégie démographique de *Vipera ursinii ursinii* au Mont-Ventoux (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, 319 : 57-69.
- BONNET, X. (1996). — *Gestion des réserves corporelles et stratégie de reproduction chez la Vipère aspic*, *Vipera aspis*. Thèse de doctorat, Université Claude-Bernard, Lyon.
- BONNET, X. & NAULLEAU, G. (1996). — Catchability in snakes : consequences for estimates of breeding frequency. *Canadian Journal of Zoology*, 74 : 233-239.
- BONNET, X., NAULLEAU, G. & MAUGET, R. (1994). — The influence of body condition on 17- $\beta$  Estradiol levels and vitellogenesis in female *Vipera aspis* (Reptilia Viperidae) during annual cycle. *General and Comparative Endocrinology*, 93 : 424-437.
- BONNET, X., SHINE, R., NAULLEAU, G. & VACHER-VALLAS, M. (1998). — Sexual dimorphism in snakes : different reproductive roles favour different body plans. *Proceedings of the Royal Society*, B, 265 : 1-5.
- BONNET, X., NAULLEAU, G. & SHINE, R. (1999). — The dangers of leaving home : dispersal and mortality in snakes. *Biological Conservation*, 89 : 39-50.
- BULL, J.J. & SHINE, R. (1979). — Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction. *American Naturalist*, 114 : 296-316.
- CAPULA, M. & LUISELLI, L. (1994). — Reproductive strategies in alpine adders, *Vipera berus* the black females bear more often. *Acta Oecologica*, 15 : 207-214.
- COOPER, W.E. & VITT, L.J. (1997). — Maximizing male reproductive success in the broad headed skink (*Eumeces laticeps*) : preliminary evidence for mate guarding, size assortative pairing, and opportunistic extra-pair mating. *Amphibia-Reptilia*, 18 : 59-73.
- CREWS, D. (1980). — Studies in squamate sexuality. *Bioscience*, 30 : 835-838.
- CREWS, D. & MOORE, M.C. (1986). — Evolution of mechanisms controlling mating behavior. *Science*, 231 : 121-125.
- DAVIES, N.B. (1991). — Mating systems. Pp. 203-233, in : J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds.). *Behavioural Ecology, an Evolutionary Approach*. Blackwell Science.
- DEVINE, M.C. (1975). — Copulatory plugs, restricted mating opportunities and reproductive competition among male garter snakes. *Nature*, 267 : 345-346.
- FITCH H.S. (1960). — Criteria for determining sex and breeding condition in snakes. *Herpetologica*, 16 : 49-51.
- FUKADA H. (1959). — A method for detecting copulated female snakes. *Herpetologica*, 15 : 181-182.
- GILLINGHAM, J.C. (1977). — Further analysis of reproductive behavior in the western fox snake, *Elaphe v. vulpina*. *Herpetologica*, 33 : 349-353.
- GLOYD, H.K. (1934). — Studies on the breeding habits and young of the copperhead, *Agkistrodon mokassen* Beauvois. *Pap. Michigan Academy of Sciences and Arts Letters*, 19 : 587-604.
- GRÜBER, U. (1992). — *Guide des serpents d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen Orient*. Lausanne : Delachaux et Niestlé.
- HALLIDAY, T.R. (1994). — Sex and Evolution. Pp. 150-192, in : P.J.B. Slater & T.R. Halliday (Eds.). *Behaviour and Evolution*. Cambridge University Press.
- HALPERN, M. (1992). — Nasal chemical senses in reptiles : structure and function. Pp. 423-523, in : C. Gans & D. Crews (Eds). *Hormones Brain and Behavior, Physiology of the Reptilia*, 18. University of Chicago Press.
- HÖGGREN, M. & TEGELSTRÖM, H. (1995). — DNA fingerprinting shows within-season multiple paternity in the adder (*Vipera berus*). *Copeia*, 1995 : 271-277.
- ISOGAWA, K. & KATO, M. (1995). — Mating season of the Japanese Mamushi, *Agkistrodon blomhoffi blomhoffi* (Viperidae : Crotalinae), in southern Kyushu, Japan : relation with female ovarian development. *Japanese Journal of Herpetology*, 16 : 42-48.
- JAYNE, B.C. & BENNETT, A.F. (1990). — Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution*, 44 : 1204-1229.
- KELLEWAY, L.G. (1982). — Competition for mates and food items in *Vipera berus*. *British Journal of Herpetology*, 5 : 225-230.
- LIMA, S.L. & DILL, L.M. (1990). — Behavioral decisions made under the risk of predation : a review and prospectus. *Canadian Journal Zoology*, 68 : 619-640.
- LUISELLI, L. (1993a). — High philopatry can produce strong sexual competition in male adders, *Vipera berus*. *Amphibia-Reptilia*, 14 : 310-311.
- LUISELLI, L. (1993b). — Are sperm storage and within-season multiple mating important components of the adder reproductive biology ? *Acta Oecologica*, 14 : 705-710.
- MADSEN, T. & SHINE, R. (1993). — Costs of reproduction in a population of European adders. *Oecologia*, 94 : 488-495.
- MADSEN, T., SHINE, R., LOMAN, J. & HAKANSSON, T. (1992a). — Why do female adders copulate so frequently ? *Nature*, 355 : 440-441.

- MADSEN, T., SHINE, R., LOMAN, J., & HAKANSSON, T. (1992b). — Determinants of mating success in male adders, *Vipera berus*. *Animal Behaviour*, 45 : 491-499.
- MAGNHAGEN, C. (1991). — Predation risk as a cost of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution*, 6 : 183-186.
- MOORE, M.C. & LINDZEY, J. (1992). — The physiological basis of sexual behavior in male reptiles. Pp. 70-113, in : C. Gans & D. Crews (Eds). *Hormones Brain and Behavior, Physiology of the Reptilia*, 18. University of Chicago Press.
- NAULLEAU, G. (1997). — *La vipère aspic*. Eveil Nature, Saint Yrieix.
- NAULLEAU, G. & BONNET, X. (1996). — Body condition threshold for breeding in a viviparous snake. *Oecologia*, 107 : 301-306.
- NAULLEAU, G., BONNET, X. & DURET, S. (1996). — Exploitation du milieu par les femelles reproductrices de Vipère aspic dans le centre ouest de la France. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 78 : 5-18.
- NAULLEAU, G., BONNET, X., VACHER-VALLAS, M., SHINE, R. & LOURDAIS, O. (1999). — Does less-than-annual production of offspring by female vipers (*Vipera aspis*) mean less-than-annual mating ? *Journal of Herpetology*, sous presse.
- OLSSON, M., SHINE, R., MADSEN, T., GUILBERG, A. & TEGELSTROM, H. (1996a). — Sperm selection by females. *Nature*, 383 : 585.
- OLSSON, M., GUILBERG, A. & TEGELSTROM, H. (1996b). — Mate guarding in male sand lizards (*Lacerta agilis*). *Behaviour*, 133 : 367-386.
- RAHN, H. (1940). — Sperm viability in the uterus of the garter snake, *Thamnophis. Copeia*, 1940 : 109-115.
- ROSS, P. & CREWS, D. (1977). — Influence of the seminal plug on mating behaviour in snakes. *Nature*, 267 : 344-345.
- SAINT GIRONS, H. (1952). — Ecologie et éthologie des vipères de France. *Annales des Sciences Naturelles et de Zoologie*, 110 (14) : 265-343.
- SAINT GIRONS, H. (1957). — Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* L. dans l'ouest de la France. *Bulletin Biologique de France et de Belgique*, 91 : 284-350.
- SAINT GIRONS, H. (1996). — Structure et évolution d'une petite population de *Vipera aspis* (L.) dans une région de bocage de l'ouest de la France. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 51 : 223-241.
- SCHUETT, G.W., BUTTENHOFF, P.A., & DUVALL, D. (1993). — Corroborative evidence for the lack of spring-mating in certain populations of prairie rattlesnakes, *Crotalus viridis*. *Herpetological Natural History*, 1 : 101-106.
- SEIGEL, R.A. (1993). — Future Research on Snakes, or how to combat « Lizard Envy ». Pp. 395-402, in : R.A. Seigel & J.T. Collins (Eds). *Snakes, Ecology and Behavior*. McGraw-Hill Book New York.
- SHINE, R., GRIGG, G.C., SHINE, T.G. & HARLOW, P. (1981). — Mating and Male Combat in Australian Blacksnakes, *Pseudechis porphyracus*. *Journal of Herpetology*, 15 : 101-107.
- VACHER-VALLAS, M. (1993). — *Relations entre condition corporelle et comportement sexuel chez Vipera aspis*. Mémoire de diplôme d'Etudes Approfondies, Université François Rabelais, Tours : 34 pages.
- VACHER-VALLAS, M. (1997). — *Comportement sexuel, condition corporelle et stratégie de reproduction chez Vipera aspis : étude en milieu naturel*. Thèse de Doctorat, Université François Rabelais, Tours.
- WALKER, S.E. & FORD, N.B. (1996). — Courtship and mating behavior in the brown house snake *Lamprophis fuliginosus*. *Journal of Herpetology*, 30 : 416-418.
- WHITTIER, J.M. & TOKARZ, R.R. (1992). — Physiological regulation of sexual behavior in female reptiles. Pp. 24-69, in : C. Gans & D. Crews (Eds). *Hormones Brain and Behavior, Physiology of the Reptilia* 18. University of Chicago Press.
- WEATHERHEAD, P.J., BARRY, F.E., BROWN, G.P. & FORBES, M.R.L. (1995). — Sex ratios, mating behavior and sexual size dimorphism of the northern water snake, *Nerodia sipedon*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 36 : 301-311.