



**HAL**  
open science

# Coexistence de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire-Atlantique : un problème de compétition interspécifique

H. Saint Girons

► **To cite this version:**

H. Saint Girons. Coexistence de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire-Atlantique : un problème de compétition interspécifique. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 1975, 4, pp.590-613. <hal-03530762>

**HAL Id: hal-03530762**

**<https://hal.science/hal-03530762v1>**

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

COEXISTENCE DE *VIPERA ASPIS* ET DE *VIPERA BERUS*  
EN LOIRE-ATLANTIQUE :

UN PROBLEME DE COMPETITION INTERSPECIFIQUE

par H. SAINT GIRONS

Sur une carte à petite échelle, la répartition des Vipères européennes semble relativement simple. Il existe trois espèces plus ou moins méditerranéennes (*Vipera latastei* dans la Péninsule Ibérique et l'Afrique du Nord, *V. aspis* dans les deux tiers méridionaux de la France et en Italie, *V. ammodytes* dans les Balkans et en Turquie), une espèce forestière, septentrionale et montagnarde, à très vaste répartition (*V. berus*), deux espèces voisines de la précédente et assez localisées (*V. seoanei* dans le nord-ouest de la Péninsule Ibérique, *V. kaznakovi* dans le sud-ouest du Caucase) et enfin une espèce steppique (*V. ursinii*), pourvue d'une sous-espèce relicte dans quelques localités des montagnes méditerranéennes.

D'une façon générale, ces sept espèces ont une répartition géographique complémentaire. Il existe cependant plusieurs régions où deux et parfois trois d'entre elles paraissent coexister. C'est le cas notamment dans le nord de la Péninsule Ibérique, avec *V. seoanei*, *V. aspis* et *V. latastei*, dans une bonne partie de la France et de la Suisse avec *V. berus* et *V. aspis* et dans la moitié septentrionale des Balkans avec *V. ursinii*, *V. berus* et *V. ammodytes*. Toutefois, la coexistence de deux ou plusieurs espèces voisines dans une même région n'implique pas automatiquement une véritable cohabitation et, le plus souvent, chacune d'elles occupe un milieu particulier. C'est apparemment ce qui se passe dans les Balkans, où *V. berus* vit dans les zones forestières plus ou moins humides, en plaine et en montagne, *V. ammodytes* dans des zones rocheuses plus chaudes et sèches, jusqu'à 1 700 m d'altitude, et *V. ursinii* dans les landes subalpines et alpines. La situation est malheureusement moins claire dans d'autres régions.

En France, si l'on reporte sur une carte les localités de capture des 150 dernières années (Phisalix, 1940 ; Angel, 1946), on constate que *V. berus* et *V. aspis* devraient plus ou moins cohabiter dans le tiers du pays au moins, entre une ligne septentrionale

allant de l'embouchure de la Loire à Mulhouse, en passant par Paris et Nancy, et une ligne méridionale joignant La Roche-sur-Yon au sud du Massif central et du Jura. En fait, cette impression ne correspond pas à la réalité. Dans le Massif central, d'après Cantuel (1949), *V. berus* occupe les zones situées au-dessus de 700 à 1 000 m selon la latitude et l'exposition, *V. aspis* se cantonnant au-dessous bien qu'elle dépasse fréquemment 2 000 m dans les Alpes et les Pyrénées. Dans le Jura, où *V. aspis* est assez largement répandue, *V. berus* paraît localisée à quelques stations situées au-dessus de 600 à 800 m (Domergue, 1942), ce qui suggère un habitat résiduel ; d'après la carte donnée par cet auteur, les deux espèces ne cohabitent pas. Enfin, en plaine, la présence de *V. berus* au sud de la Loire n'a été confirmée par aucune observation récente. Dans les rares cas où cette espèce a été capturée avec certitude, par exemple en Vendée (Viaud Grand Marais, 1867, 1895), elle semble avoir disparu au cours du dernier siècle. Si bien que les zones de contact entre les deux espèces sont probablement réduites à des bandes étroites, voisines en plaine de la limite septentrionale de l'aire de répartition de *V. aspis*.

Ces données suggèrent qu'en dépit de différences écologiques dont témoigne une distribution géographique tout à fait dissemblable, ces deux espèces entrent en concurrence et s'éliminent mutuellement. Comme il n'existe, à notre connaissance, aucune étude détaillée de la répartition locale des Vipères dans une zone de contact entre deux espèces, nous avons pensé qu'il pouvait être intéressant de combler cette lacune.

Je tiens à remercier vivement mon collègue et ami G. Pasteur qui a bien voulu relire le manuscrit et se charger de la traduction en anglais du résumé.

#### MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Dans un premier temps, nous avons précisé la répartition respective de *Vipera aspis* et de *V. berus* dans le département de la Loire-Atlantique, particulièrement entre Blain et Château-briant. Les spécimens capturés étaient déterminés sur place et relâchés. Puis, dans une région qui semblait favorable, à l'ouest de Nozay, nous avons entrepris un recensement plus détaillé, en marquant tous les individus capturés par une ou deux incisions sur une ou deux des dix dernières plaques ventrales — ce qui permet d'individualiser 99 Vipères de chaque sexe et de chaque espèce. Ces entailles, qui deviennent peu visibles au bout de dix-huit mois, étaient rafraîchies au moins une fois par an. La plupart des observations ont eu lieu entre le 15 mars et le 15 mai et, à un moindre degré, à la fin de septembre et en octobre, saisons où les Vipères sont beaucoup plus visibles car les nécessités de la thermorégulation les obligent à s'exposer au soleil. Les

observations complémentaires, en été, ont été limitées aux moments favorables, c'est-à-dire au premier jour ensoleillé suivant une période de mauvais temps.

Au total, de mars 1972 à octobre 1974, 256 Vipères ont été observées, dont 143 *Vipera berus* (73 mâles adultes, 40 femelles adultes, 8 mâles subadultes, 9 femelles subadultes et 13 jeunes de moins de deux à trois ans) et 113 *V. aspis* (56 mâles adultes, 35 femelles adultes, 5 mâles subadultes, 5 femelles subadultes et 12 jeunes de moins de deux à trois ans). Les marquages n'ont concerné que les adultes et les subadultes de neuf « stations » (A à J), correspondant à de petites populations locales. Ils ont porté au total sur 76 *V. berus* et 48 *V. aspis*.

Comme les captures répétées provoquent assez souvent l'émigration de l'animal concerné, nous avons volontairement limité le nombre de recaptures, au risque de ne pas recenser quelques individus. Lors des premières sorties massives de printemps, toutes les Vipères aperçues étaient marquées, ou remarquées. Pendant la période d'accouplement, les contrôles n'étaient appliqués qu'aux Vipères qui nous semblaient nouvelles, ou bien qui se trouvaient à un emplacement où nous n'en avions pas encore rencontrées. Les captures systématiques n'étaient reprises que de juin à octobre, période où le risque de prendre le même animal plusieurs jours de suite était très faible.

Notre principal objectif était d'étudier la répartition locale de *Vipera berus* et de *V. aspis* dans la zone de contact, non l'espace vital et les déplacements individuels. Toutefois, c'était aussi l'occasion de comparer l'écologie et surtout le cycle annuel de ces deux espèces dans la même localité. Les observations sur le terrain ont d'ailleurs été complétées par l'élevage, dans de grands enclos de plein air situés à 5 kilomètres seulement de la population mixte la plus proche.

## RÉSULTATS

### RÉPARTITION DES VIPÈRES EN LOIRE-ATLANTIQUE.

*Répartition générale.* — Les observations anciennes, résumées pour la plupart par Viaud Grand Marais (1867), quelques données plus récentes, notamment le travail de Bodin et Duguy (1958) et nos propres observations apparaissent sur la figure 1. En ce qui concerne *Vipera aspis*, espèce abondante et bien connue des naturalistes nantais, les indications précises de localité manquent souvent. Ceci explique la rareté apparente des données dans les cantons voisins de Nantes. En réalité, on sait parfaitement que *V. aspis* y est fréquente et seule représentée. Précisons que, d'après Viaud Grand Marais, la répartition des Vipères en Loire-Atlantique est la suivante : « Au nord de la Loire, il (*Vipera aspis*)

est la seule Vipère que l'on rencontre dans les cantons de Nantes, de la Chapelle-sur-Érdre, de Carquefou, de Ligné, d'Ancenis et en particulier dans les bois de Meilleraie et dans la forêt de Cellier. On le trouve avec la Péliade dans les cantons de Blain, de Moisdon, de Savenay, etc. Plus au nord, à Rougé par exemple, l'autre Vipère le remplace complètement. »

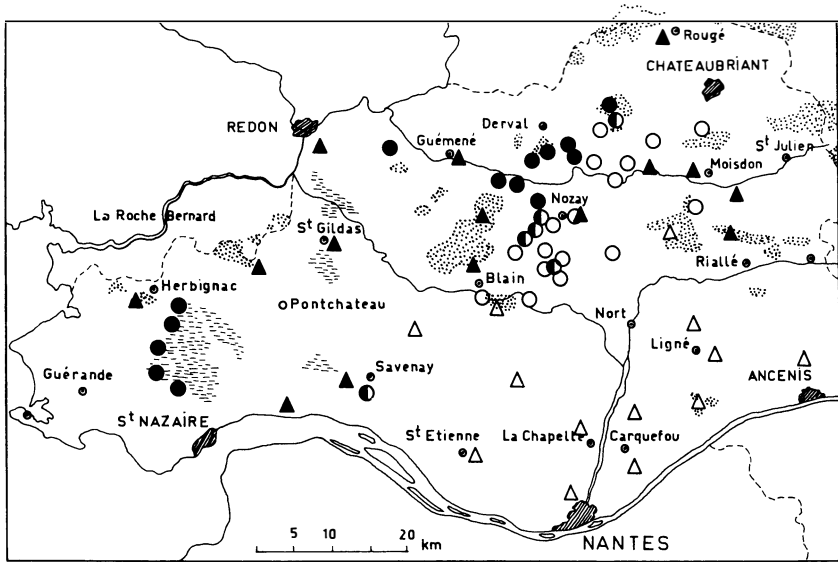


Figure 1. — Répartition de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire-Atlantique, d'après les données bibliographiques et les observations personnelles.

Triangles = données bibliographiques. - Cercles = observations personnelles.  
En noir, *Vipera berus*.

D'après l'ensemble des données dont nous disposons, il semble que *Vipera berus* soit seule présente au nord-ouest d'une ligne joignant Savenay à Châteaubriant, tandis que *V. aspis* est largement répandue au sud-est de cette ligne. La présence de *V. berus* entre Nozay, Moisdon et Riallé demanderait à être confirmée. Elle a été signalée autrefois dans cette région (observations rapportées et presque toujours contrôlées par Viaud Grand Marais) dans la forêt d'Ancenis, à Moisdon, à Issé et à la ferme-école de Grand Jouan, mais ces localités sont maintenant nettement incluses dans la zone de répartition de *V. aspis*. A Grand Jouan, par exemple, nous n'avons trouvé que cette dernière espèce et en assez grande abondance. Nos chasses entre Riallé et Moisdon furent malheureusement infructueuses, la région ayant été transformée en *openfield* à la suite du remembrement.

*Répartition locale.* — La figure 2 indique la répartition des captures de Vipères dans la zone où nous avons travaillé, c'est-à-dire surtout dans le canton de Nozay. Bien entendu, les Vipères n'y sont pas uniformément distribuées. On ne les trouve, tout au moins en populations assez denses, que dans des endroits favorables : talus plantés épais, lisières de certains bois ou taillis et

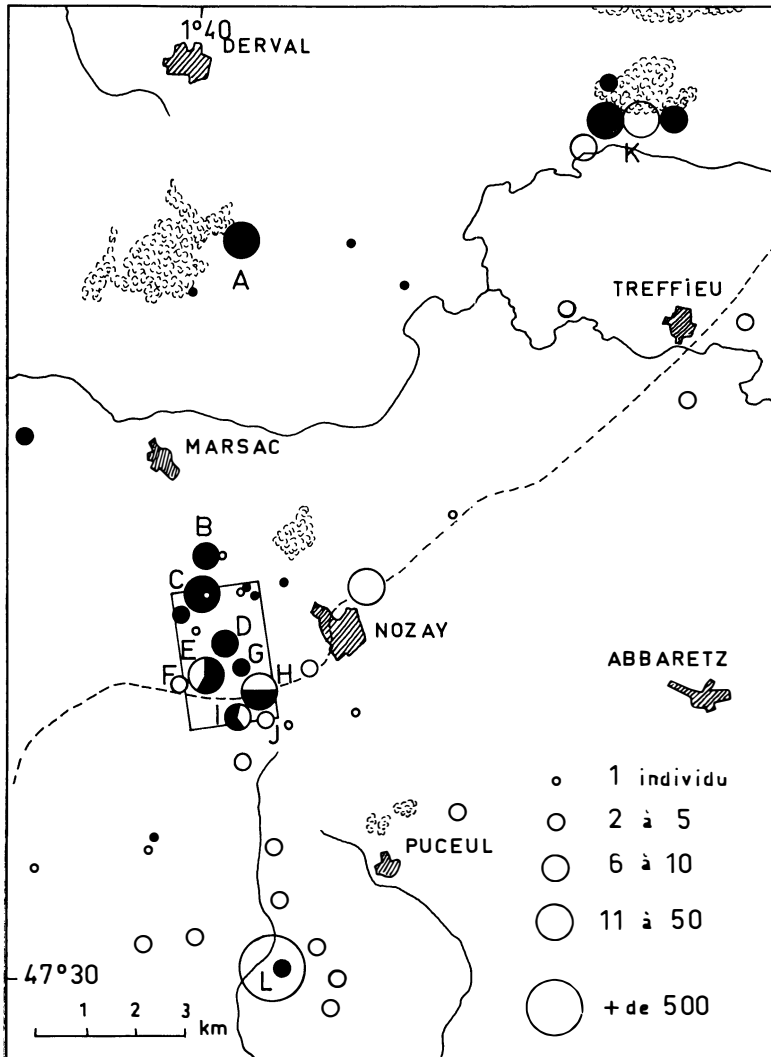


Figure 2. — Répartition des Vipères et importance des populations reconnues dans la région de Nozay.  
 ● = *Vipera berus* - o = *Vipera aspis*.

surtout les anciens chemins charretiers envahis par la végétation. Ailleurs, dans les champs entourés de haies peu fournis, ou dans les taillis clairs, les Vipères peuvent manquer complètement sur de vastes superficies. Dans les biotopes intermédiaires entre ces deux extrêmes, elles sont rares et les quelques individus que l'on peut occasionnellement rencontrer sont presque toujours des mâles en déplacement.

La zone de coexistence réelle, celle où l'on peut trouver des populations stables d'adultes des deux sexes, paraît fort étroite. A l'ouest de Nozay, elle ne mesure guère que 1 500 m de large et les observations éparses faites ailleurs confirment cette impression. Dans cette bande, grossièrement orientée du sud-ouest au nord-est, les deux espèces ne sont d'ailleurs pas réellement mélangées. Lorsque le biotope favorable est restreint (par exemple en F pour *Vipera aspis*, en D pour *V. berus*), on trouve généralement une petite population pure de l'une ou de l'autre espèce. Lorsque la zone favorable est plus étendue (par exemple en E, H ou K), chaque espèce en occupe une partie et la zone de contact est étonnamment étroite, tout au moins en ce qui concerne les adultes observés au printemps. Ce phénomène, déjà visible sur la figure 2, notamment en K, apparaît encore plus nettement sur la figure 3, à plus grande échelle.

Vers les bords de la zone mixte, une espèce devient nettement dominante et l'autre n'est plus représentée que par quelques mâles apparemment erratiques. Ces derniers peuvent sans doute aller assez loin. En L (fig. 2), à 5 kilomètres de la population mixte la plus proche, parmi plusieurs centaines et peut-être un millier de Vipères aspic observées en trente-cinq ans, nous avons tout de même capturé 4 Vipères bérus : 3 mâles dont 2 en déplacement et 1 jeune de dix-huit mois. Il en est très probablement de même pour *Vipera aspis* dans la zone peuplée par *V. berus*, mais les chances statistiques d'une telle rencontre sont bien faibles. Seul un jeune mâle, capturé près de B, était déjà assez éloigné de ses congénères.

#### *Etude de quelques populations dans la zone de coexistence.*

##### STATION K (fig. 2).

Du fait de l'éloignement de cette localité, les Vipères assez abondantes n'ont pas été marquées, mais capturées pour les besoins de nos élevages, au cours de sept chasses faites entre le 21 mars et le 18 mai. Sur la bordure sud, longue d'environ 450 m, d'un taillis épais recouvrant une ancienne voie ferrée et un chemin creux, nous avons capturé : à l'ouest, 12 Vipères bérus (4 mâles adultes, 4 femelles adultes et 4 jeunes) ; au centre, 11 Vipères aspic (5 mâles adultes, 2 femelles adultes et 4 jeunes) ; à l'est,

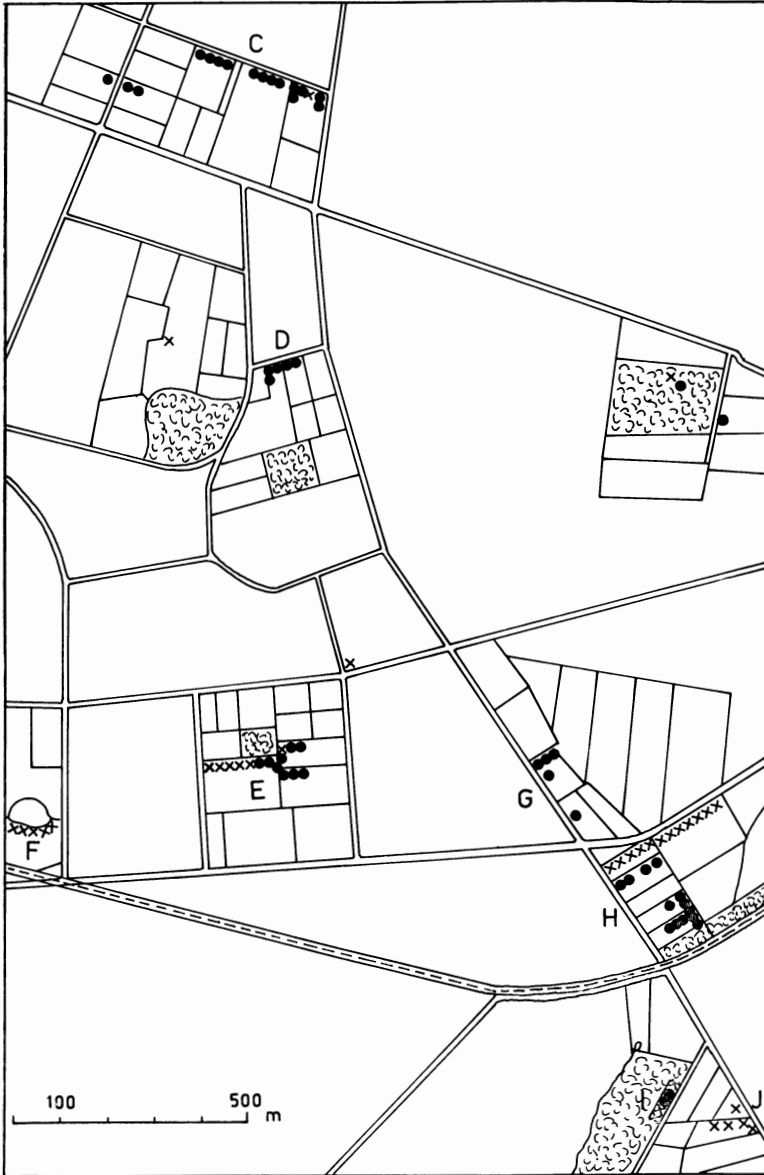


Figure 3. — Répartition locale des Vipères dans la zone étudiée plus particulièrement (encadré de la figure 2). Chaque ● ou x correspond à un adulte marqué et, notamment en H, tous n'ont pas pu être représentés sur la figure.

● = *Vipera berus* - x = *Vipera aspis*.

7 Vipères bérus (2 mâles adultes, 2 femelles adultes et 3 jeunes). Il s'agit d'un biotope sec et chaud, assez homogène sur toute son étendue. A 1 kilomètre au sud-ouest, sur les flancs en pente douce d'une petite vallée, dans un milieu nettement plus humide, nous avons capturé 6 Vipères aspic : 2 mâles adultes, 1 femelle adulte et 3 jeunes. Dans tous les cas, la proportion des jeunes est anormalement élevée.

#### STATION C (fig. 3).

L'emplacement est représenté par un talus planté bordant un chemin charretier envahi par la végétation. En 1972, 16 Vipères bérus ont été marquées (7 mâles adultes, 6 femelles adultes, 3 mâles subadultes) et 2 jeunes observés. Une Vipère aspic, un mâle de trois ou quatre ans, vu du 12 avril au 3 mai 1972, n'a jamais été retrouvé par la suite. Une coupe de bois dans la partie orientale de la station, durant l'hiver 1972-1973, enlève une partie de son intérêt à l'expérience. Parmi les Vipères marquées en 1972 dans la partie ultérieurement coupée, 2 seulement ont été retrouvées en 1973 dans la partie épargnée ; elles y étaient encore en 1974.

#### STATION D (fig. 3).

Talus planté bordant un chemin charretier encore utilisé et partant d'une mare entourée de buissons. En 1972, 9 Vipères bérus furent marquées : 3 mâles adultes, 2 femelles adultes, 2 mâles subadultes et 2 femelles subadultes. Un jeune de dix-huit mois a été vu, l'ensemble sur une superficie restreinte. L'incendie volontaire des haies, en février 1973, a détruit le biotope qui n'était pas encore reconstitué en 1974 et a entraîné la dispersion des Vipères. Aucune d'entre elles n'a été retrouvée dans les environs, peu favorables d'ailleurs. Il s'agissait d'une petite population relativement isolée et probablement pure.

#### STATION F (fig. 3).

Lisière d'un taillis bordant une ancienne carrière, envahie par des ajoncs et des ronces. 5 Vipères aspic ont été marquées en 1972 (3 mâles adultes et 2 femelles adultes). Le taillis a été coupé en 1973 et un seul individu observé ultérieurement, dans la végétation épaisse de la carrière. Comme en D il s'agit d'une petite population isolée et vraisemblablement pure, mais qui n'a sans doute pas été réellement dispersée.

#### SECTION E (fig. 3 et 4).

Ensemble de talus plantés, bordant un bois de Pins et s'étendant de part et d'autre de ce dernier. La partie orientale est

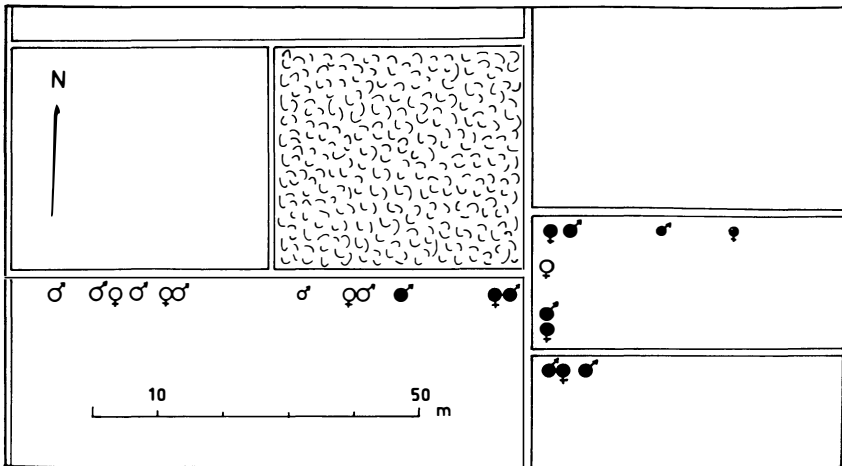


Figure 4. — Répartition des deux espèces dans la station E. Tous les individus sont indiqués à l'endroit de la première capture et du marquage. Les petits cercles correspondent aux subadultes.

● = *Vipera berus* - ○ = *Vipera aspis*.

nettement plus humide. En trois ans d'observations assez fréquentes, nous avons marqué 12 Vipères bérus (6 mâles adultes, 4 femelles adultes, 1 mâle subadulte et 1 femelle subadulte) et 10 Vipères aspic (5 mâles adultes, 4 femelles adultes et 1 mâle subadulte). La figure 4 précise l'emplacement de ces animaux lors de la première capture, en 1972 pour la grande majorité d'entre eux. Dans l'ensemble, il n'y eut que très peu de modifications d'une année à l'autre. La femelle aspic vue pour la première fois à l'est du bois n'y est restée que peu de temps et, par la suite, a toujours été retrouvée à sa lisière sud. D'autre part, un mâle bérus, marqué en 1973 à l'angle sud-est du bois, a été repris le 26 mars 1974 à mi-distance entre le bois et le chemin ouest, mais est revenu ensuite à son emplacement habituel. Les rares résultats obtenus lors des chasses estivales n'indiquent aucun déplacement particulier ; on peut toutefois trouver des Vipères à l'intérieur du bois, ce qui n'est pas le cas au printemps.

STATION G (fig. 3).

Haie épaisse le long d'un chemin charretier encore utilisé et lisière d'un taillis. Les chasses, peu nombreuses, n'ont été faites en 1973 et 1974 que comme complément à l'étude de la station H. 5 Vipères bérus adultes, 3 mâles et 2 femelles, ont été marquées et aucune Vipère aspic n'a été aperçue, malgré la présence d'une population importante à proximité.

STATION H (fig. 3 et 5).

Près du tiers de notre temps a été consacré à cette station constituée, d'une part par la lisière d'un taillis, prolongé à l'est par un talus planté, emplacement relativement sec situé au sommet d'une très faible pente, d'autre part par une succession de talus plantés dont les deux derniers sont épais, talus s'appuyant à l'est sur une haie double très large entourant un petit ruisseau à sec à partir du mois de mai. Au total, 47 Vipères ont été marquées, soit 23 Vipères bérus (10 mâles adultes, 8 femelles adultes, 2 mâles subadultes et 1 jeune) et 24 Vipères aspic (12 mâles adultes, 9 femelles adultes, 2 mâles subadultes et 1 femelle subadulte). La figure 5 indique la répartition des adultes, respectivement au printemps et en été. Durant la période d'activité sexuelle, la séparation des deux espèces est totale chez les adultes. Il n'en est pas de même pour les immatures et, sur 4 Vipères bérus

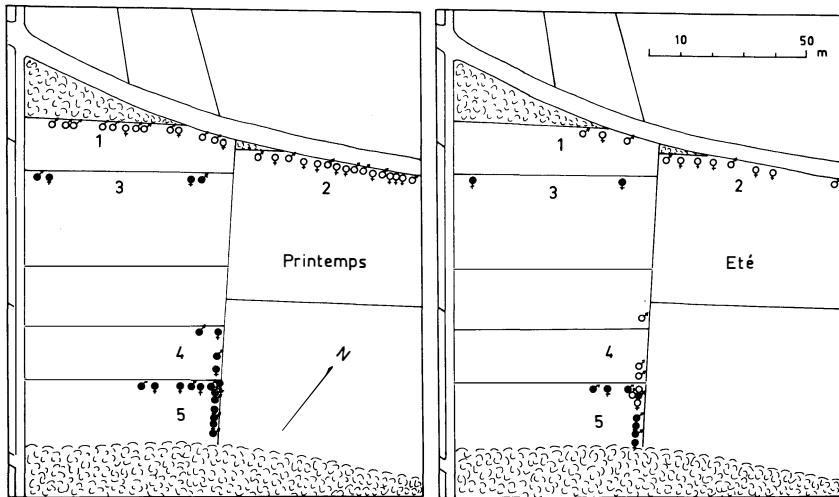


Figure 5. — Répartition des adultes des deux espèces dans la station H, au printemps et en été.

A gauche, au printemps (jusqu'au 15 mai). Seuls les adultes sont représentés, en principe à l'endroit de la première capture et du marquage. Toutefois, quelques individus ont été indiqués deux fois sur la carte, à la suite de déplacements importants. C'est le cas de 3 Vipères bérus qui, en 1973, se sont déplacées de (3) en (4) ou (5) à la suite de la coupe de la haie (3), et de 5 Vipères aspic qui, régulièrement capturées en mars en (1), séjournent durant toute la période d'accouplement en (2).

A droite, en été (juin, juillet et août). Les animaux sont indiqués à l'emplacement de capture le plus éloigné de celui du marquage vernal. Tous les animaux marqués au printemps n'ont d'ailleurs pas été retrouvés en été, y compris parmi ceux qui étaient repris au printemps suivant.

● = *Vipera berus* - ○ = *Vipera aspis*.

subadultes, 2 (un mâle et une femelle) ont vécu pendant longtemps dans le domaine de *Vipera aspis*. La femelle, marquée en 1972 en (3), a été reprise en 1973 et 1974 aux environs de la jonction de (1) et de (2). Le mâle, vu pour la première fois en (2), en mars 1973, y est resté au moins jusqu'en juin 1974. D'autre part il existe, chez *V. aspis*, une nette tendance à un déplacement de (1) en (2) au début de la période d'accouplement. Selon toute vraisemblance, les Vipères hivernent pour la plupart dans le taillis, restent à sa lisière lors des premières sorties et ne regagnent qu'ensuite le talus planté qui lui fait suite ; seul un petit nombre d'animaux séjourne dans le taillis durant la période d'accouplement.

La situation est toute différente en été, comme on peut le voir sur la partie droite de la figure 5, où les Vipères ont été notées à l'endroit de la recapture la plus éloignée de la capture initiale. Il existe indiscutablement une migration partielle et temporaire de *V. aspis* vers le bas de la petite vallée et, à cette saison, les adultes des deux espèces sont réellement mélangés.

#### STATION I (fig. 3).

La station n'a été découverte qu'en juillet 1973. Dans ce petit champ entouré de taillis, nous avons trouvé 6 Vipères bérus (2 mâles adultes, 1 femelle adulte, 1 femelle subadulte et 1 jeune) et 4 Vipères aspic (2 mâles adultes, 1 femelle subadulte et 1 jeune). Les deux espèces paraissent mélangées, ce qui peut être, soit une fausse impression due à la brièveté des observations, soit le résultat de la situation particulière de ce petit champ enclavé dans un taillis.

#### STATION J (fig. 3).

Le long de ces talus plantés assez épais, nous n'avons capturé depuis juillet 1973 que 5 Vipères aspic, toutes adultes (3 mâles et 2 femelles). Il semble que cette petite population fasse déjà partie de la zone où *Vipera aspis* est pratiquement seule, comme le suggère l'examen de la figure 2.

#### ÉCOLOGIE ET CYCLE ANNUEL DES DEUX ESPÈCES DANS LA ZONE DE CONTACT.

*Milieux fréquentés.* — Dans les deux populations relativement importantes qui ont été étudiées (E et H), *Vipera berus* occupe la partie la plus humide, tandis que *Vipera aspis* est cantonnée dans la zone la plus sèche. Mais ces constatations ne sont absolument pas valables pour les différentes petites populations pures que nous avons recensées au voisinage. S'il est aisé de repérer, à première vue, un biotope favorable aux Vipères, il est tout à fait impossible de prévoir quelle espèce s'y trouvera. Enfin, de part et d'autre de la zone de coexistence, chaque espèce

occupe tous les biotopes convenables et l'on peut trouver *Vipera aspis* dans des emplacements humides et *V. berus* dans des zones sèches. Il faut simplement une végétation dense au-dessous d'un mètre, de bonnes places d'insolation et un emplacement d'hivernage à l'abri des inondations. Les talus plantés épais, surtout s'ils sont situés à la lisière sud d'un taillis, représentent le biotope idéal.

*Régime.* — Nous n'avons aucune observation directe dans la zone de contact. En captivité, les Vipères, provenant essentiellement des stations K et L, avalent indifféremment tout Mammifère ou Lézard de taille convenable, tandis que les Oiseaux ne sont acceptés que rarement. La principale différence entre les deux espèces est que *Vipera berus* se nourrit tout aussi volontiers de Grenouilles que de Mammifères, alors que *V. aspis* n'en absorbe jamais. Toutes les données bibliographiques montrent que, dans la nature, les petits Mammifères et surtout les Rongeurs représentent l'essentiel de l'alimentation des Vipères adultes (100 % pour *V. aspis* dans la station L et 88 % pour *V. berus* en Angleterre, d'après Prestt, 1971). Toutefois, dans certaines localités, les Amphibiens tiennent une place très notable dans le régime de *V. berus* ; en Pologne, *Rana arvalis* et *Rana temporaria* représentent 42 % du total des proies (Pielowski, 1962).

Du fait de leur petite taille, les Vipéreaux ne peuvent ingérer, parmi les Mammifères, que des jeunes pris au nid et les Lézards jouent un rôle très important et peut-être essentiel dans leur alimentation. De ce point de vue, l'existence de petites Grenouilles durant une partie de l'année avantage évidemment les jeunes Vipères bérus. Dans la nature, les vipéreaux de cette espèce que nous avons observés étaient toujours en bon état, alors qu'il n'est pas rare de rencontrer des Vipères aspic de six à douze mois assez maigres.

*Rythme circadien.* — La journée des Vipères comprend essentiellement trois périodes, de durée variable : une période d'immobilité dans l'abri, une période d'affût et de thermorégulation à l'extérieur et une période de déplacements. L'étude détaillée du rythme circadien et de ses facteurs sortirait du cadre de cette étude (voir à ce sujet Saint Girons et Saint Girons, 1954 ; Pielowski, 1962 ; Viitanen, 1967 ; Saint Girons, 1971). Notons simplement qu'au printemps, nous n'avons pas trouvé de différence notable entre les deux espèces, qui rentrent et sortent à peu près en même temps ; toutefois, la recherche de l'insolation est plus intense chez *Vipera berus* en mars et avril. Les animaux sont beaucoup plus faciles à détecter, au point que dans des populations d'importance comparable les observations de Vipères bérus sont presque deux fois plus nombreuses que celles de Vipères aspic. En été, *V. berus* n'est pas plus visible que l'autre espèce,

mais elle passe davantage de temps à l'extérieur. Ce phénomène, déjà perceptible dans la nature, est très net en captivité. Dans les enclos extérieurs, par temps chaud, *V. aspis* rentre presque toujours dans l'abri vers l'heure du coucher du soleil, alors que *V. berus* reste souvent dehors une bonne partie de la nuit. Les sorties matinales sont un peu plus précoces, mais la différence est faible.

*Ennemis.* — Schématiquement, les ennemis des Vipères peuvent se ranger en deux catégories : d'une part les prédateurs diurnes, chassant exclusivement à vue, c'est-à-dire l'Homme et divers Rapaces, d'autre part les prédateurs crépusculaires et nocturnes, essentiellement le Hérisson et des Carnivores. Dans le premier groupe, la quasi-disparition des Rapaces dans la région étudiée rend leur action négligeable, mais la plus grande vulnérabilité de *Vipera berus* vis-à-vis de l'Homme est évidente. En mars et avril, les adultes de cette espèce se trouvent généralement au soleil en pleine vue, parfois à plus d'un mètre d'une haie, dans une situation où l'on ne verrait jamais *V. aspis*. La facilité avec laquelle des populations de Vipères bérus peuvent être détruites par des cultivateurs ou des promeneurs a déjà été notée par Prestt (1971) en Angleterre. En d'autres temps, l'action des Rapaces devait plus ou moins remplacer celle de l'Homme.

On ne possède guère d'informations sur l'importance réelle des prédateurs crépusculaires et nocturnes, mais, *a priori*, leur action doit se faire sentir davantage sur *Vipera berus*, puisqu'en été cette espèce reste dehors au crépuscule et pendant une bonne partie de la nuit. Nous ne pouvons citer qu'une observation à ce sujet, malheureusement en captivité. Avant l'installation de clôtures électriques, 5 Vipères ont été tuées dans deux enclos contigus, en deux nuits de la même semaine, entre 20 h et 7 h 30. La population totale des deux enclos comprenait 7 *Vipera aspis*, 5 *Vipera berus*, 4 *Vipera ammodytes* et 4 *Vipera latastei*. Or, parmi les victimes, on trouve 4 Vipères bérus (2 mâles et 2 femelles) et seulement un représentant des autres espèces (une Vipère aspic mâle). D'après les traces, le prédateur était soit un Chat, soit une Fouine (*Martes foina*), tous animaux abondamment représentés dans la région.

*Thermorégulation.* — Les méthodes de thermorégulation des deux espèces sont fondamentalement les mêmes et ont été exposées en détail dans une publication récente (Saint Girons, 1975). En outre, la température préférée est identique — tout au moins au cours de la digestion — et se situe régulièrement entre 30 et 32,5°C. Il existe toutefois deux différences importantes. D'une part, *Vipera berus* aplatit considérablement son corps, dans le sens dorso-ventral, lorsqu'elle se chauffe au soleil, augmentant ainsi la surface exposée aux radiations ; on ignore encore si ce

comportement est dû à des causes morphologiques, physiologiques ou tout simplement éthologiques. D'autre part, *V. berus* répugne moins à quitter le couvert pour assurer sa thermorégulation. Ce phénomène est particulièrement net chez les mâles entre les premières sorties vernales et le début de la période d'accouplement. En conséquence, si la température préférée est la même pour les deux espèces, la somme des températures internes obtenue durant les journées ensoleillées mais fraîches, fréquentes au printemps, est plus élevée chez *V. berus* que chez *V. aspis*.

*Cycle annuel et cycle sexuel de Vipera berus.* — Le cycle annuel des Vipères — durée de la période active et de la période d'alimentation, reproduction, mues, etc., a fait l'objet de nombreuses études qui ont mis en évidence l'influence du climat et l'importance des variations consécutives, aussi bien chez *Vipera berus* (Volsoe, 1944 ; Saint Girons et Kramer, 1963 ; Viitanen, 1967 ; Prestt, 1971), que chez *V. aspis* (Rollinat, 1934 ; Saint Girons, 1952, 1957, 1974 ; Duguy, 1958, 1963, 1972 ; Naulleau, 1970). Toutefois il existe également des facteurs spécifiques que la comparaison des deux espèces dans le même biotope et la même localité, permet de mettre en évidence.

Quelques mâles peuvent être vus au début de mars, mais les sorties massives n'ont lieu qu'un peu plus tard, à une date qui a varié, pour les trois années considérées, entre le 14 et le 23 mars. La recherche intensive de l'insolation dure jusqu'à la première mue qui se situe vers la mi-avril ; le premier mâle ayant mué a été vu un 9 avril, le dernier mâle n'ayant pas mué un 26 avril. L'activité sexuelle, nulle jusqu'alors, débute aussitôt. Dans la nature, nous avons observé des préliminaires entre le 26 avril et le 10 mai. En captivité, les accouplements ont eu lieu entre le 15 avril et le 8 mai ; un 23 avril, un mâle s'est accouplé deux heures après avoir terminé sa mue. Les mâles commencent à s'alimenter vers la fin de mai. Le premier d'entre eux pourvu d'une proie dans l'estomac a été observé dans la nature un 26 mai ; dans les enclos, le premier repas a toujours eu lieu entre le 20 mai et le 10 juin. La deuxième mue, moins facile à observer que la première, se situe à la fin de juillet ou au début d'août. En captivité, les animaux cessent de s'alimenter entre le 25 août et le 11 septembre. En automne, la disparition des mâles est assez progressive. Ils sortent encore régulièrement au début d'octobre, mais deviennent plus rares dans la deuxième quinzaine de ce mois. Nous n'avons pas fait de chasse en novembre. Il n'y a aucune activité sexuelle automnale.

Le cycle spermatogénétique de *Vipera berus* a été étudié au Danemark (Volsoe, 1944) et dans les Alpes (Saint Girons et Kramer, 1963). En Loire-Atlantique, l'examen de quelques testicules prélevés en mars, avril, juin, septembre et octobre, montre

que l'évolution de la lignée séminale est très semblable à ce qui a été observé ailleurs. La spermatocytogenèse se déroule en été et au début de l'automne et de nombreuses jeunes spermatides sont déjà formées lors de l'entrée en hivernage, mais l'essentiel de la spermiogenèse a lieu au printemps, entre le 15 mars et le 15 mai. Les premiers spermatozoïdes apparaissent vers la fin de mars, mais ils ne deviennent nombreux dans le canal déférent qu'à la mi-avril, donc au moment de la dernière mue et du début de la période d'accouplement.

Les premières *femelles* apparaissent au cours de la deuxième quinzaine de mars, mais elles ne deviennent nombreuses qu'au début d'avril, peu avant le début de la période d'accouplement. Dans la région étudiée, les femelles semblent se reproduire régulièrement tous les deux ans.

Les femelles reproductrices muent pour la première fois entre le 1<sup>er</sup> et le 15 juin, pour la seconde fois entre le 15 et le 22 août. D'après deux autopsies seulement, l'ovulation semble se situer à la fin de mai. Il en est de même au Danemark (Volsoe, 1944) et en Suisse (Saint Girons et Kramer, 1963), mais en Angleterre, dans le Dorset, Prestt (1971) avance des dates nettement plus précoces et parfois même antérieures à celles de l'accouplement. La parturition a lieu à la fin d'août (entre le 23 et le 28 dans les enclos). En captivité, les femelles reproductrices commencent à s'alimenter aussitôt après la parturition ; elles ne font que deux repas, le plus tardif ayant été observé un 13 septembre. Parfois, cependant, elles acceptent quelques petites proies entre la fin de mai et la fin de juillet.

Les femelles non reproductrices, qu'il s'agisse de femelles post-parturientes ou de jeunes bêtes n'ayant pas encore atteint leur maturité sexuelle complète, commencent à s'alimenter de bonne heure, entre le 17 avril et le 26 mai selon les individus et les années. La première mue a lieu entre le 10 et le 25 juin, la seconde entre le 30 juillet et le 20 août. La période d'alimentation se termine généralement un peu plus tôt que chez les femelles reproductrices et le repas le plus tardif a été observé un 4 septembre.

Dans notre matériel, le nombre des jeunes par portée a varié de 4 à 10, avec une moyenne de 7,6 (sur 5 portées seulement). En Angleterre, Prestt (1971) trouve, sur dix portées, une moyenne de 7,9 jeunes (6 à 10), tandis qu'au Danemark Volsoe (1944), sur 30 femelles autopsiées, note une moyenne de 9,56 embryons (de 4 à 18). Mâles et femelles étant en nombre égal chez les Vipères, on peut donc raisonnablement tabler sur un coefficient de natalité de l'ordre de 2 jeunes par an et par unité de population adulte.

*Cycle annuel et cycle sexuel de Vipera aspis.* — Les premières sorties des *mâles* ont lieu à la même date et dans les mêmes

conditions que chez *Vipera berus*. Il en est de même pour les dernières sorties et la durée de la période active semble très voisine chez les deux espèces. La période d'accouplement commence tôt, puisque nous avons observé des préliminaires entre le 27 mars et le 11 mai et des accouplements entre le 26 mars et le 15 avril. Dans les enclos, le premier repas a lieu généralement entre le 14 mai et le 7 juin, le dernier entre le 17 août et le 12 septembre. Le nombre et la date des mues sont variables et bien difficiles à établir avec certitude dans la nature. En tenant compte des observations faites en captivité, on constate que, lorsqu'il y a deux mues, la première se situe à la fin de mai ou en juin, la seconde en août ou au début de septembre. Lorsqu'elles sont au nombre de trois, les mues ont généralement lieu en mai, en juillet et en septembre. La première mue se produit presque toujours *après* la période d'accouplement, contrairement à ce qui se passe pour *Vipera berus* ; comme l'activité sexuelle cesse durant les deux semaines qui précèdent la mue, certains mâles voient la durée de leur période d'accouplement nettement raccourcie par rapport à d'autres. Il existe une deuxième période d'activité sexuelle, beaucoup moins intense que la première, en septembre et au début d'octobre.

Le cycle spermatogénétique de *Vipera aspis*, étudié en Loire-Atlantique et dans les Pyrénées (Saint Girons, 1957, 1974), est caractérisé par une spermatogenèse principalement estivale. Les spermatozoïdes sont déjà nombreux dans le canal déférent au début de septembre, d'où la possibilité d'un accouplement fécond en automne. Contrairement à ce qui se passe chez les Couleuvres européennes, il y a toutefois une nette reprise de la spermatogenèse au printemps, du début de mars à la fin de mai.

Les premières sorties des *femelles* ont lieu à la même date que chez *Vipera berus*, mais le pourcentage des animaux ayant terminé leur hivernage croît plus rapidement. On constate en outre que les femelles post-parturientes, facilement reconnaissables chez *V. aspis*, sortent en général parmi les premières. Par la suite, le cycle annuel d'activité des femelles dépend dans une large mesure de leur cycle sexuel. Celui-ci a déjà été décrit en détail (Saint Girons, 1957) et, à proximité de la limite nord de leur aire de répartition, les femelles ne se reproduisent en moyenne que tous les trois ans.

Les femelles reproductrices s'accouplent toujours au printemps et s'alimentent depuis la mi-mai jusqu'au début d'août, plus rarement jusqu'au début de septembre. Toutefois, à partir du mois de juillet, les repas sont espacés et uniquement constitués de petites proies. Certaines femelles ne muent qu'une fois, à la fin de juin ou au début de juillet, d'autres muent deux fois, généralement en mai et en août. L'ovulation se situe régulièrement au début de juin, donc un peu plus tard que chez *Vipera berus*.

De 1972 à 1974, les parturitions ont eu lieu entre le 21 septembre et le 20 octobre, dates très tardives pour un Reptile de région tempérée. Les dates extrêmes observées depuis 1943 sont le 11 septembre et le 15 novembre. A partir de la mi-octobre, les femelles encore gestantes sortent beaucoup plus souvent et longuement que leurs congénères et, dans les cas extrêmes, leur entrée en hivernage se trouve nettement retardée.

Dans la deuxième année de leur cycle, les femelles post-parturientes n'ont pas d'activité sexuelle au printemps et leur période d'alimentation, extrêmement prolongée, s'étend souvent de la mi-avril à la mi-septembre. Il y a généralement deux mues, parfois trois, entre mai et septembre. Quelques femelles seulement présentent une activité sexuelle automnale. Le début de l'hivernage commence apparemment à la même date que chez *Vipera berus*.

Dans la troisième année de leur cycle, les femelles s'accouplent presque toutes au printemps, mais les premières sorties sont souvent tardives. La période d'alimentation dure généralement de la fin de mai au début de septembre. Il y a souvent trois mues, en mai, juillet et septembre, parfois deux seulement, en juin et août. La plupart de ces femelles participent à la période d'accouplement automnal.

Sur trente portées, le nombre des jeunes a varié de 3 à 11, avec une moyenne de 6,63. Comme les femelles ne se reproduisent en moyenne que tous les trois ans, le coefficient de natalité est voisin de un jeune par an et par unité de population adulte, soit moitié moins que chez *Vipera berus*.

*Comportement sexuel et hybridation.* — Dans la zone de coexistence régulière, nous n'avons jamais vu d'hybride, ni fait d'observation pouvant évoquer une activité sexuelle interspécifique. Toutefois, une Vipère aspic femelle capturée entre Blain et Nozay (commune de la Grigonnais) a donné naissance dans nos terrariums à 7 vipéreaux dont 2 étaient morphologiquement de type *aspis*, 4 plus ou moins intermédiaires entre les deux espèces et un présentait tous les caractères externes de *V. berus*. En outre, dans la station L, nous avons capturé récemment une femelle de trois ou quatre ans apparemment hybride ; rappelons qu'il s'agit d'une zone presque exclusivement peuplée par *V. aspis*, mais où quelques mâles de *V. berus* — représentant beaucoup moins de 1 % de la population adulte — peuvent être vus de temps à autre. L'existence d'hybrides entre diverses espèces de Vipères européennes est d'ailleurs un phénomène connu depuis longtemps. Dans les zones où *Vipera berus* et *V. ammodytes* cohabitent, on a capturé quelques spécimens morphologiquement intermédiaires entre ces deux espèces bien différentes (Mertens, 1956, 1964) et des hybrides entre *V. aspis* et *V. ammodytes* ont été obtenus en captivité (Mertens, 1964 ; Obermayer, 1967).

Ayant autrefois observé en terrarium des préliminaires d'accouplement interspécifiques, nous pensions obtenir facilement l'hybridation dans un enclos en plaçant les mâles d'une espèce avec les femelles de l'autre et réciproquement. A une exception près (mâle *aspis* × femelle *seoanei*) l'échec fut total, les approches des mâles s'arrêtant dès qu'ils commençaient à palper de la langue le tégument dorsal des femelles. Ce n'est qu'en reformant des populations partiellement mixtes que nous avons récemment obtenu des accouplements interspécifiques (mâle *aspis* × femelle *berus* et mâle *aspis* × femelle *seoanei*, mais non l'inverse). Ces copulations sont toujours le fait de mâles très fortement motivés et les préliminaires qui les précèdent sont particulièrement brefs.

En résumé, bien que l'hybridation soit possible et se réalise effectivement dans la nature, ce phénomène est exceptionnel et, en pratique, les deux espèces sont sexuellement isolées. Le mécanisme de cet isolement n'a pas été complètement élucidé. D'après les observations que nous avons faites en captivité, il semble que les mâles réagissent à l'odeur du tégument dorsal des femelles, comme Noble (1937) l'a démontré pour d'autres Serpents. Ces téguments sont dépourvus de glande anatomiquement individualisée, mais contiennent des cellules particulières, dites « alvéolaires » (Gabe et Saint Girons, 1967), dont le produit de sécrétion lipidique sert probablement de support à des substances édoniques. Une cohabitation nocturne occasionnelle (dans la nature), ou forcée (en captivité), pourrait imprégner suffisamment une femelle de l'odeur de ses compagnes de l'autre espèce pour qu'un mâle fortement motivé poursuive ses approches jusqu'à la copulation.

Les hybrides sont viables, ce qui ne signifie pas que leurs chances de survie dans la nature soient égales à celles de leurs géniteurs. On ignore encore s'ils sont féconds.

#### DISCUSSION

En Lcire-Atlantique, les aires de répartition de *Vipera aspis* et de *V. berus* entrent en contact sur une ligne orientée du sud-ouest au nord-est, mais les deux espèces ne coexistent que dans une bande étroite, large de 1 à 2 kilomètres seulement. Cette ligne de séparation ne correspond nullement à une modification du milieu, non plus qu'à un changement brusque du climat, si bien qu'il faut admettre que la cohabitation des deux espèces est impossible. Manifestement, et bien qu'il n'existe aucune manifestation d'intolérance, l'une d'entre elles élimine l'autre. Le ou les facteurs de cette concurrence ne sont cependant pas évidents, pas plus que les raisons pour lesquelles l'équilibre s'établit sur la ligne actuelle.

Dans la bande étroite où elles coexistent, *V. aspis* et *V. berus* tendent à se grouper en petites populations homogènes, parfois isolées, parfois juxtaposées. Dans ce cas, lorsque le biotope habitable est hétérogène, *V. berus* en occupe généralement les parties les plus humides, *V. aspis* les parties les plus chaudes et sèches. Mais la juxtaposition reste cependant la règle dans les biotopes homogènes. Ce regroupement par espèce concerne surtout les adultes et il tend à se relâcher en été. D'après nos observations, il est dû principalement à l'attraction sexuelle et de légères préférences concernant le milieu ne jouent qu'un rôle secondaire et occasionnel. Le cas des petites populations pures est plus difficile à interpréter. Il convient de rappeler que, du fait de l'abattage périodique des haies, ces petites zones habitables doivent être régulièrement recolonisées. L'espèce la plus répandue au voisinage se trouve évidemment favorisée. Mais il est également possible que la concurrence se manifeste davantage dans ces très petites populations où la juxtaposition est pratiquement impossible.

Ainsi que nous l'avons vu, dans la région étudiée ici *Vipera aspis* et *V. berus* fréquentent les mêmes biotopes, ont un cycle annuel d'activité très semblable, une température préférée identique et elles se nourrissent principalement de petits Mammifères. Il existe toutefois un certain nombre de différences qui portent sur :

1) Le régime. *Vipera berus* absorbe normalement des Amphibiens du genre *Rana*, ce qui n'est pas le cas de *V. aspis*.

2) La recherche de l'insolation au printemps, beaucoup plus intense chez *V. berus*.

3) La fréquence des sorties crépusculaires et nocturnes chez *V. berus*, en été.

4) La plus grande vulnérabilité de *V. berus* aux prédateurs diurnes (conséquence de 2) et nocturnes (conséquence de 3).

5) Les mues. Celles-ci sont au nombre de deux et ont lieu à date fixe chez *V. berus*, la première étant toujours pré-nuptiale chez les mâles. Elles sont en nombre plus variable et à des dates irrégulières chez *V. aspis*, la première mue des mâles étant très généralement post-nuptiale.

6) La durée de la période d'alimentation, un peu plus longue chez *V. berus* et qui, pour les femelles reproductrices, se situe après la parturition et non avant comme c'est le cas chez *V. aspis*.

7) Le cycle sexuel des femelles, régulièrement biennal chez *V. berus*, en moyenne triennal chez *V. aspis*.

8) La fécondité, plus grande chez *V. berus* (portées de 8 jeunes en moyenne tous les deux ans) que chez *V. aspis* (portées de 6,6 jeunes tous les trois ans).

9) La date de la parturition, beaucoup plus précoce et régulière chez *V. berus* (fin août) que chez *V. aspis* (de la mi-septembre à la fin d'octobre).

10) L'absence d'activité sexuelle automnale et une période d'accouplement vernal un peu plus tardive chez *V. berus*.

11) Un cycle spermatogénétique différent. Chez *V. berus* il existe une spermatocytogenèse estivale (juillet-octobre) et une spermiogenèse vernal (mars-mai), alors que chez *V. aspis* de très nombreux spermatozoïdes sont déjà formés en septembre, la spermatogenèse vernal étant peu intense, un peu atypique et probablement superflue.

Certaines de ces différences sont d'ordre physiologique, d'autres d'ordre éthologique, les unes sont innées et spécifiques, les autres représentent une simple adaptation aux conditions locales. Il est d'ailleurs souvent difficile d'établir un classement rigoureux entre ces différentes catégories. Par exemple, la plus longue gestation de *Vipera aspis* peut être due à l'imperfection de la thermorégulation écologique de la mère, au fait qu'à température égale le développement embryonnaire est effectivement plus lent chez cette espèce, ou bien encore à des naissances à un stade un peu plus tardif, le poids des nouveau-nés étant en effet nettement supérieur chez *V. aspis* (6,73 g en moyenne, au lieu de 4,67 g).

L'influence pratique de ces différences n'est pas toujours évidente. Il semble cependant raisonnable d'admettre que *Vipera berus* se trouve avantagée par un régime plus éclectique et une fécondité plus grande et, au contraire, désavantagée par une plus grande vulnérabilité aux prédateurs.

Habitant jusqu'au cercle polaire, *V. berus* est évidemment adaptée à la vie dans les régions froides à courte période d'activité. L'excellente étude de Viitanen (1967) en offre une démonstration particulièrement nette. Mais ces adaptations peuvent devenir inutiles, ou même nuisibles, dans la partie méridionale de l'aire de répartition de l'espèce. Par exemple, l'habitude de rester dehors durant tout le nyctémère, qui s'explique parfaitement dans les hautes latitudes où l'animal est obligé de profiter au maximum de la courte saison chaude, augmente inutilement la mortalité en région tempérée.

Inversement *Vipera aspis*, espèce méditerranéenne, se situe en Loire-Atlantique à la limite de ses possibilités de reproduction : les femelles ne se reproduisent plus que tous les trois ans en moyenne (Saint Girons, 1957) et la date de la parturition se rapproche dangereusement de celle du début de l'hivernage. Pour une part au moins, cette inadaptation est d'ordre éthologique, l'animal refusant de sacrifier le besoin de couvert aux nécessités de la thermorégulation. On ignore malheureusement s'il existe

aussi, de ce point de vue, des différences d'ordre physiologique et si, par exemple, à température égale la digestion demande plus de temps chez *V. aspis* que chez *V. berus*.

Les différences dans le cycle spermatogénétique des mâles posent un autre problème. Il s'agit là d'un caractère spécifique qui — tout au moins dans les limites de l'aire de répartition de chaque espèce — n'est pas modifié par les conditions climatiques, au contraire du cycle sexuel des femelles. La spermiogenèse vernale de *V. berus* retarde la période d'accouplement et, surtout, oblige les mâles à une recherche intense et dangereuse de l'insolation. Or ce type de cycle spermatogénétique ne représente nullement une adaptation à la vie dans les régions froides. On le retrouve d'ailleurs chez *Vipera ursinii* et *V. ammodytes*. De ce point de vue, c'est au contraire *V. aspis* qui est théoriquement mieux adaptée, avec une spermatogenèse essentiellement estivale se rapprochant de celle des Couleuvres.

En conclusion, l'absence de cohabitation des deux espèces de Vipères, donnée de fait, nous semble due non à une compétition territoriale ou alimentaire, mais à ce qu'elles fréquentent les mêmes biotopes et sont donc soumises ensemble à la pression de prédation. L'espèce la plus favorisée de ce point de vue, soit parce qu'elle se défend mieux contre les prédateurs, soit parce qu'elle est plus féconde, finit obligatoirement par éliminer l'autre.

D'après l'ensemble des données dont nous disposons, la ligne de démarcation entre les deux espèces s'établit aux points où la baisse de fécondité de *Vipera aspis*, résultant d'un déficit thermique, compense la mortalité supérieure de *V. berus*. En d'autres termes, la limite septentrionale de l'aire de répartition de *V. aspis* est due essentiellement à des facteurs climatiques, alors que c'est la présence de l'autre espèce qui empêche *V. berus* de s'étendre davantage vers le sud.

Rien ne prouve que cette limite soit stable. On a de bonnes raisons de penser qu'au cours des derniers siècles *Vipera aspis* a supplanté *V. berus* dans les plaines de la France centrale, mais on ignore encore s'il s'agit de la fin d'une expansion post-glaciaire, ou simplement de fluctuations à plus court terme. L'étude détaillée de la répartition des Vipères en France et la découverte d'éventuelles populations résiduelles, permettraient sans doute de répondre à cette question. Il est possible que cette extension se poursuive encore de nos jours ; toutefois, en Loire-Atlantique au moins, *V. aspis* semble bien près de sa limite climatique. Dans la mesure où la destruction systématique du bocage ne se poursuivrait pas, l'évolution ultérieure des populations que nous avons recensées pourrait apporter quelques précisions à ce sujet.

## RESUME

L'étude en Loire-Atlantique de la zone de contact entre *Vipera aspis* et *V. berus* montre clairement que les deux espèces s'excluent mutuellement. Non seulement la zone de coexistence est très étroite (1 à 2 kilomètres), mais en réalité même cette bande est constituée par des petites populations juxtaposées et non mélangées. Bien que possible, l'hybridation demeure un phénomène exceptionnel et, en pratique, les deux espèces sont sexuellement isolées.

En l'absence d'intolérance active, nous avons cherché à connaître la nature de cette compétition interspécifique, en étudiant l'écologie et le cycle annuel des deux espèces dans les mêmes localités et les mêmes biotopes. Bon nombre de différences ont été mises en évidence, les unes d'ordre spécifique (le cycle spermatogénétique, la nature des proies acceptées, etc.), d'autres représentant la simple conséquence des conditions climatiques locales (par exemple, la reproduction triennale de *Vipera aspis*).

Dans la région étudiée, à étés frais, *V. aspis* souffre d'un net déficit thermique : les femelles ne se reproduisent plus que tous les trois ans en moyenne et la date de la parturition se rapproche dangereusement du début de l'hivernage. Ceci est certainement dû à une thermorégulation écologique moins efficace, peut-être aussi à des exigences thermiques supérieures lors de la digestion et de la gestation.

*Vipera berus* est très certainement avantagée par un taux de natalité plus élevé et par un régime plus éclectique. Mais, gardant un comportement adapté à la vie dans des régions beaucoup plus froides, elle s'expose davantage à l'action des divers prédateurs. Ce phénomène est aggravé par le cycle spermatogénétique comportant une spermiogenèse vernale qui oblige les mâles à une recherche intense et dangereuse de l'insolation à cette époque.

Le fait que les deux espèces ne puissent cohabiter et s'éliminent mutuellement, bien que leurs exigences écologiques diffèrent par un certain nombre de points, est dû apparemment à ce qu'elles fréquentent les mêmes biotopes et se trouvent ainsi soumises ensemble à une pression de prédation à laquelle elles réagissent différemment. Un léger désavantage suffit alors pour que l'une d'elles se trouve éliminée, sans qu'intervienne de compétition, alimentaire ou autre.

D'après l'ensemble de nos observations, la frontière entre *Vipera aspis* et *V. berus* se situe au point où la baisse de fécondité de *V. aspis* n'est plus compensée par la plus grande vulnérabilité de *V. berus* aux prédateurs, et inversement.

## SUMMARY

A study, in the french district of Loire-Atlantique (Eastern Brittany), of the contact zone of *Vipera aspis* and *V. berus* has shown that the two species are mutually exclusive. Not only is the zone where the two species coexist very narrow (from one to two kilometers), but this narrow zone includes small populations that live side-by-side rather than intermingled with one another. Hybridization, albeit possible, is always exceptional, and the two species are in practice reproductively isolated.

Since there is no active intolerance, the nature of interspecific competition has been approached through study of the ecology and annual cycle of the two species in the same localities and biotopes. A number of differences have been found, some being of true specific level (spermatogenesis cycle, food habits, etc.), others being the local result of climatic circumstances, such as triennial reproduction in *V. aspis*.

Summers are cool in the study area, and *V. aspis* suffers from thermal shortage. Females do not on average reproduce more than once every three years, and the parturition date occurs too close to the beginning of winter. This is certainly due to less effective ecological thermoregulation, and possibly also to higher thermal demands during digestion and gestation.

*V. berus* is undoubtedly favoured by its higher natality rate and diet. However *V. berus* is also more vulnerable to predation. The spring spermatogenesis cycle obliges males to «sun-bathe» whenever and wherever possible — a behaviour which exposes them to a number of predators.

The fact that *Vipera aspis* and *V. berus* are so seldom found together in the study area, is apparently due to the fact that they respond differently to the same predation pressure.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANGEL, F. (1946). — *Faune de France : Reptiles et Amphibiens*. Lechevalier, Paris, 204 p.
- BODIN, J. et DUGUY, R. (1958). — Présence de *Vipera berus* en Grande-Brière. *Vie et Milieu*, 9 : 248-251.
- DUGUY, R. (1963). — Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis*. *Vie et Milieu*, 9 : 248-251.
- CANTUEL, P. (1949). — *Faune des Vertébrés du Massif Central de la France*. Lechevalier, Paris, 404 p.
- DOMERGUE, C. (1942). — *Les Serpents de Franche-Comté*. Imprimerie de l'Est, Besançon, 151 p.
- DUGUY, R. (1958). — Le comportement de printemps chez *Vipera aspis*. *Vie et Milieu*, 14 : 311-443.

- DUGUY, R. (1972). — Notes sur la biologie de *Vipera aspis* dans les Pyrénées. *Terre et Vie*, 26 : 98-117.
- GABE, M. et SAINT GIRONS, H. (1967). — Données histologiques sur le tégument et les glandes épidermoïdes céphaliques des Lépidosauriens. *Acta anat.*, 67 : 571-594.
- MERTENS, R. (1956). — Uber Reptilienbastarde, II. *Senck. biol.*, 37 : 383-394.
- MERTENS, R. (1964). — Uber Reptilienbastarde, III. *Senck. biol.*, 45 : 33-49.
- NAULLEAU, G. (1970). — La reproduction de *Vipera aspis* en captivité dans des conditions artificielles. *J. Herpetol.*, 4 : 113-121.
- NOBLE, G.K. (1937). — The sense organs involved in the courtship of *Storeria*, *Thamnophis* and other snakes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 73 : 673-725.
- OBERMAYER, G. (1967). — *Vipera aspis zinnikeri* × *Vipera ammodytes ammodytes*. *Aquar. Terrar. Z.*, 20 : 255-256.
- PHISALIX, M. (1940). — *Vipères de France*. Stock, Paris, 227 p.
- PIELOWSKI, Z. (1962). — Untersuchungen über die Ökologie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.). *Zool. Jb. Syst.*, 89 : 479-500.
- PRESTT, I. (1971). — An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *J. Zool., Lond.*, 164 : 373-418.
- ROLLINAT, R. (1934). — *La vie des Reptiles de la France centrale*. Delagrave, Paris, 343 p.
- SAINT GIRONS, H. (1952). — Ecologie et éthologie des Vipères de France. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 11<sup>e</sup> sér., 14 : 263-341.
- SAINT GIRONS, H. (1957). — Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* (L.), dans l'ouest de la France. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 151 : 284-350.
- SAINT GIRONS, H. (1971). — Quelques facteurs du rythme circadien d'activité chez les Lépidosauriens (Reptiles). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 96 : 317-330.
- SAINT GIRONS, H. (1974). — Le cycle sexuel de *Vipera aspis* (L.) en montagne. *Vie et Milieu*, 23 (1972-1973) : 309-328.
- SAINT GIRONS, H. (1975). — Observations préliminaires sur la thermorégulation des Vipères d'Europe. *Vie et Milieu*, 24 (sous presse).
- SAINT GIRONS, H. et KRAMER, E. (1963). — Le cycle sexuel chez *Vipera berus* (L.) en montagne. *Rev. Suisse Zool.*, 70 : 191-221.
- SAINT GIRONS, H. et SAINT GIRONS, M.C. (1956). — Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles. *Vie et Milieu*, 7 : 133-226.
- VIAUD GRAND MARAIS, A. (1867). — *Etudes médicales sur les Serpents de la Vendée et de la Loire-Inférieure*. Nantes, 260 p.
- VIAUD GRAND MARAIS, A. (1895). — Sur les Vipères et en particulier sur *Vipera berus*. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr.*, 5 : 38.
- VIITANEN, P. (1967). — Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus* (L.), in southern Finland. *Ann. Zool. Fenn.*, 4 : 472-548.
- VOLSOE, H. (1944). — Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spolia Zool. Mus. Haun.*, 5 : 1-157.