



ETAT DE VAUD
CENTRE DE CONSERVATION DE
LA FAUNE ET DE LA NATURE



SECTION DE BIOLOGIE
INSTITUT DE ZOOLOGIE ET D'ÉCOLOGIE ANIMALE

Estimation de l'effectif



et analyse du risque d'extinction
d'une population de Vipère péliade
(*Vipera berus* L.) dans le Jura vaudois



Travail de diplôme
Sylvain Ursenbacher

Août 1998

Table des Matières

1. INTRODUCTION	1
2. DESCRIPTION DE L'ESPÈCE	2
2.1 INTRODUCTION	2
2.2 CYCLES ANNUELS	3
2.3 CYCLES JOURNALIERS	4
2.4 MUES	4
2.4.1 Introduction	4
2.4.2 Matériel et méthodes	4
2.4.3 Résultats	4
2.4.4 Discussion	5
3. DESCRIPTION DE LA ZONE D'ÉTUDE	6
3.1 SITUATION GÉNÉRALE	6
3.2 SITUATION LOCALE	6
3.3 AUTRES REPTILES ET AMPHIBIENS RENCONTRÉS	6
4. MORPHOMÉTRIE	7
4.1 MATÉRIEL ET MÉTHODES	7
4.1.1 Méthode de capture	7
4.1.2 Méthode de mesure	7
4.1.3 Méthodes de marquage	8
4.1.4 Cages	10
4.2 RÉSULTATS	10
4.2.1 Morphométrie des adultes	10
4.2.2 Morphométrie des nouveau-nés	12
4.2.2.1 Poids et taille moyens	12
4.2.2.2 Fréquence de reproduction	13
4.2.2.3 Taux de mortalité à la naissance	13
4.2.2.4 Influence de la mère sur la ponte	14
4.2.3 Morphométrie des juvéniles	14
4.2.3.1 Taille moyenne, poids moyen et sex-ratio observés	14
4.2.3.2 Croissance	15
4.3 DISCUSSION	16
4.3.1 Discussion de la morphométrie des adultes et comparaison avec d'autres sites	16
4.3.2 Discussion de la morphométrie des nouveau-nés et comparaison avec d'autres sites	18
4.3.3 Discussion de la morphométrie des juvéniles et comparaison avec d'autres sites	22
5. ESTIMATION DE L'EFFECTIF DES ADULTES	24
5.1 INTRODUCTION	24
5.1.1 La population est-elle close?	24
5.1.2 La capturabilité est-elle identique entre les animaux?	25
5.2 MÉTHODES D'ESTIMATION DE L'EFFECTIF DES ADULTES	27
5.2.1 Méthode de Schnabel (1938)	27
5.2.2 Programme CAPTURE (Otis et al., 1978)	27
5.2.3 Méthode de Jolly-Seber	28
5.2.4 Estimateur de Fisher-Ford	28
5.3 ESTIMATION DE L'EFFECTIF DES ADULTES	28
5.3.1 Méthode de Schnabel (1938)	29
5.3.2 Programme CAPTURE (Otis et al., 1978)	29
5.3.3 Méthode de Jolly-Seber	29
5.3.4 Estimateur de Fisher-Ford	29
5.4 DISCUSSION DES ESTIMATIONS DE L'EFFECTIF DES ADULTES	30
6. ESTIMATION DU RISQUE D'EXTINCTION	34

6.1	PROFIL DÉMOGRAPHIQUE	34
6.1.1	<i>Méthode de séparation en classes d'âge</i>	34
6.1.2	<i>Séparation en classes d'âge</i>	34
6.1.3	<i>Discussion</i>	36
6.2	TAUX DE SURVIE	37
6.2.1	<i>Méthodes d'estimation de la survie</i>	37
6.2.1.1	Adultes	37
6.2.1.2	Juveniles	38
6.2.2	<i>Estimation des taux de survie</i>	38
6.2.2.1	Adultes	38
6.2.2.2	Juveniles	38
6.2.3	<i>Discussion</i>	40
6.3	SURVIE DE LA POPULATION	44
6.3.1	<i>Méthodes d'estimation de la survie d'une population</i>	44
6.3.1.1	Indice de l'UICN	44
6.3.1.2	RAMASage	44
6.3.1.3	Macro d'EXCEL	45
6.3.1.4	ULM	
6.3.2	<i>Estimation de la survie de la population</i>	49
6.3.2.1	Indice de l'UICN	49
6.3.2.2	RAMASage	49
6.3.2.3	Macro d'EXCEL	52
6.3.2.4	ULM	
6.3.3	<i>Discussion</i>	62
6.4	DISCUSSION GÉNÉRALE DU RISQUE D'EXTINCTION DE LA POPULATION ET AUTRES PROBLÈMES POTENTIELS	64
6.4.1.1	Risques de consanguinité	64
6.4.1.2	Effet Allee	65
6.4.1.3	Prélèvements humains	66
7.	MILIEUX DE CAPTURES ET AMÉLIORATION DU MILIEU	68
7.1	MILIEUX DE CAPTURES	68
7.2	AMÉLIORATIONS DU MILIEU	69
8.	DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS	71
9.	BIBLIOGRAPHIE	78
10.	ANNEXES	86
10.1	ANNEXE 1:	86
10.2	ANNEXE 2:	88
10.3	ANNEXE 3:	89
10.4	ANNEXE 4:	90
10.5	ANNEXE 5:	91
10.6	ANNEXE 6:	94
10.7	ANNEXE 7:	95
10.8	ANNEXE 8:	97

Résumé

La vipère péliade (*Vipera berus*) est un serpent possédant une vaste aire de répartition. Néanmoins, cette espèce n'est actuellement présente que dans quelques sites du Jura suisse. Cette étude porte sur une des plus importantes populations de cette espèce dans le Jura vaudois. Diverses mesures morphométriques ont été effectuées sur les adultes et les nouveau-nés, permettant ainsi la comparaison avec d'autres études de *V. berus*. Globalement, les vipères du Jura vaudois ont une taille assez réduite, principalement due à une croissance annuelle faible.

Le suivi de cette population durant plus d'une année a permis de l'estimer à environ 48 péliades adultes sur un site de près de 48 hectares. Plusieurs méthodes d'estimation du risque d'extinction de cette population sont utilisées (indice UICN, RAMAS, macro d'EXCEL et ULM); elles ne prévoient pas la disparition locale de l'espèce dans les cinquante prochaines années, mais laissent présager une réduction importante des effectifs de péliades durant cet intervalle.

Plusieurs problèmes pouvant augmenter le risque d'extinction sont abordés, et plus particulièrement les prélèvements humains illégaux. Ceux-ci ont été simulés dans les méthodes d'estimation du risque d'extinction. Leur impact est considérable sur l'avenir de la population, puisqu'un prélèvement d'un seul animal adulte par année provoque une quasi-extinction de la population après 50 ans. Finalement, plusieurs propositions d'améliorations du milieu pour les ophidiens sont formulées.

Summary

The adder (*Vipera berus*) has a large distribution area. At the moment, this species is only present in a few spots of the Swiss Jura. This study considers one of the most important populations of the Jura mountains. Several morphometric measurements have been taken from adults and newborns, allowing comparisons with other studies on *V. berus*. Globally, this adders have a limited size, mainly due to a reduced annual growth.

The population have been monitored for more than one year and its size estimated at 48 mature adders over an area of 48 hectares. Several population viability analysis (PVA) methods have been used with the data collected for this population (IUCN rating, RAMAS, EXCEL's macro and ULM); they don't predict the local extinction of the population in the next fifty years, but suggest that the number of adders will undergo considerable decline over the same time.

Several problems could increase the risk of extinction, especially illegal culling by humans. Culling has been simulated by PVA methods. It has a heavy impact on the future of the population, since culling of only one adult per year induces a quasi-extinction after 50 simulated years. Eventually, several proposals for habitat improvements are formulated for the Ophidia.

Remerciements

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin à cette étude, mais mes remerciements vont plus particulièrement à:

Prof. Cornelis Neet, Conservateur de la Faune du Canton de Vaud, pour la mise en place et la direction de ce travail, ainsi que pour le soutien financier, ses conseils toujours judicieux et ses connaissances des études de survie de population.

Dr. Jean-Claude Monney, du KARCH, sans qui je n'aurais pas osé étudier ces animaux aussi dangereux que passionnants. Ses connaissances des vipères, et des reptiles en général, sont impressionnantes et m'ont permis de travailler en toute sécurité et avec un plaisir grandissant.

Prof. Jacques Hausser, pour avoir accepté de faire partie du jury du diplôme.

Thomas Madsen, pour ses conseils concernant les techniques de marquage.

Dr. Kenneth P. Burnham, pour le programme CAPTURE et les divers ouvrages et articles traitant les méthodes d'estimation d'effectif.

Les forestiers pour la location d'un pied-à-terre, ainsi que pour l'intérêt porté à ce travail.

Sébastien Sachot, pour les nombreux coups de pelles dans un terrain peu propice à la mise en place de cages en partie excavées.

Dr. Jean Clobert, et tous les participants à son cours sur le programme ULM à l'Université de Lausanne, pour les nombreux conseils lors de la réalisation des modèles d'évolution de la population.

Alexandre Hirzel pour ses conseils lors de la réalisation des macros d'EXCEL et pour la relecture de ce travail.

Marc Montadert pour les données concernant les péliades en France.

Sylvia Lohm et Pierre-André Chevalley pour la relecture de ce travail et les corrections proposées.

L'Université de Lausanne, de manière globale, pour la mise à disposition de cages et d'un emplacement pour abriter des vipères.

Je terminerai par remercier tout particulièrement mes parents pour leur patience et leur soutien.

1. Introduction

L'impact de l'être humain sur les espèces animales et végétales est considérable et atteint les taxons de manière variable. Ainsi, en Suisse, les amphibiens et les reptiles sont fortement touchés par les activités humaines (Kramer & Stemmler, 1992; Duelli, 1994). En effet, la majorité des serpents se rencontre essentiellement dans les zones où l'influence de l'homme sur son environnement est faible. On observe fréquemment des îlots dans lesquels résident encore quelques ophidiens. Typiquement, la vipère péliade (*Vipera berus*, L. 1758) ne se rencontre plus que dans un site sur le Plateau suisse (Neumeyer, 1992) et de manière ponctuelle dans le Jura suisse. Par contre, elle est fréquente dans l'est des Alpes suisses. Globalement, son aire de répartition est considérable puisqu'elle s'étend de la France à l'île Sakhaline (Gruber, 1992). Ainsi, cette espèce est mondialement peu menacée, mais elle est en forte régression localement. Dans le Jura vaudois, trois colonies ont été répertoriées (Monney, comm. pers.). Or une seule de ces populations semble être de taille suffisante pour se maintenir à long terme; cette étude portera sur celle-ci.

Une fois les populations recensées, l'étape suivante pour donner un pronostic de maintien de l'espèce dans cette zone consiste à estimer l'effectif et le risque d'extinction de ces populations. De telles données permettront de savoir si l'espèce est localement menacée ou non, et de quantifier le niveau de cette menace. Tel sera le but principal de ce travail. Pour cela, différentes techniques d'estimation d'effectif pour populations ouvertes et closes seront utilisées. De plus, plusieurs modèles de dynamique de population seront réalisés pour simuler, par ordinateur, l'évolution probable de celle-ci au cours des prochaines années (Lebreton & Clobert, 1991). Ces simulations permettront de dégager un pronostic de risque d'extinction de cette population. Pour terminer l'aspect de la conservation de la population, des propositions d'aménagements seront réalisées permettant de diminuer le risque de disparition de *V. berus* dans ce site.

Selon Shine & Madsen (1994) et Luiselli (1995), la péliade est le serpent le plus étudié au monde; de nombreuses données provenant de toute l'Europe (France (Saint Girons, 1952), Angleterre (Prestit, 1971), Allemagne (Biella, 1980), Scandinavie (Andrén & Nilson, 1981; Forsman, 1991a; Madsen & Shine, 1992a), Suisse (Neumeyer, 1984; Moser, 1988; Monney, 1996) et Italie (Capula & Luiselli, 1994)) permettront de comparer ces animaux aux péliades jurassiennes, afin d'observer d'éventuelles adaptations morphométriques ou comportementales de *V. berus* du Jura vaudois. Plus particulièrement, la mise en cages des femelles gestantes, afin de recueillir les nouveau-nés, permettra d'observer l'investissement maternel et les données morphométriques de ces derniers. La mise en évidence d'une éventuelle adaptation renforcerait l'importance de la conservation de cette population.

Les différents objectifs de ce travail sont donc:

- d'estimer l'effectif de la population de péliade adulte sur le site
- d'évaluer les risques de disparition de cette population
- de comparer morphologiquement les péliades jurassiennes à d'autres populations européennes

2. Description de l'espèce

2.1 Introduction

La vipère péliade (*Vipera berus*) est un petit serpent venimeux de la famille des Viperidae. Contrairement à la vipère aspic (*V. aspis*), l'autre espèce de vipère présente en Suisse, les péliades possèdent un fort dimorphisme sexuel au niveau de la coloration et de la taille; en effet, les mâles sont de taille inférieure et de coloration basale grise à gris-brun avec un zigzag noir. Les femelles sont de coloration brune



Figure 1: *Vipera berus* femelle.

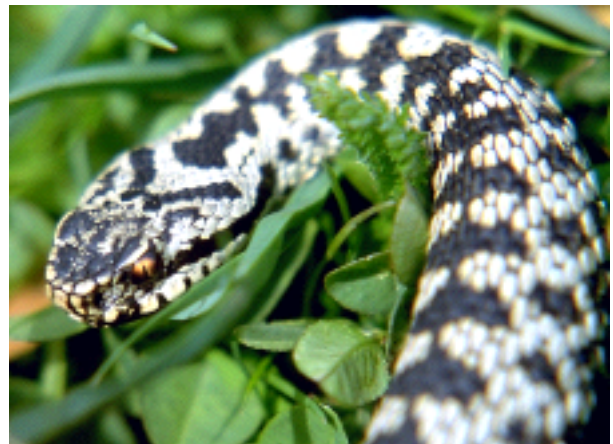


Figure 2: *Vipera berus* mâle, peu après sa mue printanière.

avec un zigzag brun foncé (cf. figures 1 et 2). La différence de coloration est particulièrement marquée au printemps, après la première mue des mâles.

V. berus est le serpent possédant l'aire de répartition la plus vaste (Saint Girons, 1980b). Néanmoins, dans

de nombreux pays et principalement en Europe, cette espèce est en régression par l'augmentation de l'impact de l'homme sur les différents écosystèmes (Gruber, 1992). En Suisse, on rencontre la péliade principalement dans les Alpes et les Préalpes, mais il subsiste quelques populations résiduelles dans le Jura et sur le Plateau (Kramer & Stemmler, 1986; Hofer & Dusej, 1995). Dans le Jura vaudois, 3 régions sont connues pour abriter quelques péliades à des densités inconnues (Monney, comm. pers.).

Le régime alimentaire de *V. berus* se compose principalement de lézards vivipares (*Lacerta vivipara*), de micromammifères (*Pitymys*, *Microtus*, *Arvicola*, *Clethrionomys*, *Apodemus*, *Sorex*) et de grenouilles (Monney, 1995); d'après les mêmes données, il semble que la péliade ne consomme pas d'insectes, ni d'autres serpents, mais qu'elle mange occasionnellement des oiseaux.

Au contraire de cette section, les chapitres abordés ci-après sont réalisés à partir des observations des péliades sur le site étudié.

2.2 Cycles annuels

La vie d'une vipère péliade est marquée par les saisons, mais les périodes indiquées ci-après peuvent varier en fonction des conditions météorologiques: au printemps, soit entre mars et avril, les mâles sortent de l'hibernation dès la fonte des neiges. Ils pourront alors se chauffer au soleil pour réaliser leur spermiogénèse (Volsoe, 1944) et préparer leur première mue (cf. figure 3). Mes observations m'ont permis d'établir que les femelles sortent un peu plus tard dans l'année. A ce moment, les mâles reproducteurs vont courtiser les femelles reproductrices juste après leur première mue annuelle. Les accouplements sur le site d'étude ont donc lieu durant les mois d'avril et de mai. Pour leur part, les animaux non reproducteurs vont commencer à se nourrir dès leur sortie d'hibernation et cette occupation ne se terminera qu'en automne avec l'entrée en hibernation. Les mâles reproducteurs, après avoir fécondé les femelles reproductrices, vont commencer à chasser. Cette activité les occupera toute la belle saison jusqu'à l'entrée en hibernation au mois d'octobre dans le Jura vaudois. Pour les femelles gestantes, l'année sera plus périlleuse; en effet, elles vont s'exposer au soleil un maximum pour activer le développement embryonnaire de leurs jeunes. Durant cette période, elles se nourriront uniquement de petites proies passant à leur portée, soit pratiquement rien (cf. Saint Girons, 1979, 1983). Elles seront libérées de leur lourd et prometteur fardeau en septembre, voire en octobre pour les plus tardives (en 1997, du 1^{er} septembre au 17 octobre); tout comme leur descendance, elles profiteront des derniers jours cléments pour s'alimenter à nouveau avant d'hiberner. Les femelles en âge de se reproduire ne pondent pas toutes les années; une année sur deux au minimum, elle reconstituent leurs réserves de corps gras indispensables à la prochaine reproduction (cf. chap. 4.2.2.2). Les cycles annuels diffèrent donc en fonction du sexe et de l'état reproducteur (cf. figure 3), mais aussi d'une année à l'autre. A titre d'exemple, suite à un mois d'avril 1998 très froid et enneigé, la saison d'accouplement a été retardée d'un mois en 1998 par rapport à 1997.

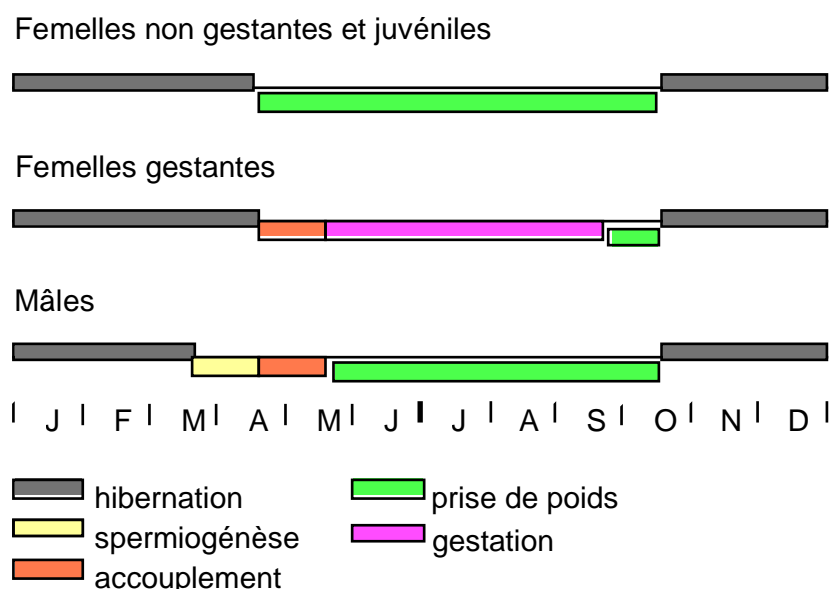


Figure 3: Cycles annuels des femelles et des juvéniles, des femelles gestantes et des mâles pour *V. berus* selon les observations réalisées sur le site d'étude.

2.3 Cycles journaliers

L'activité journalière est, elle aussi, fortement dépendante des conditions météorologiques, ainsi que de la saison. Dans le Jura vaudois, aucun animal ne va sortir une journée froide et pluvieuse, quelle que soit la saison. Les journées couvertes avec une pluie fine et intermittente sont utilisées par les animaux si la température ambiante est suffisante; ces journées sont les meilleures pour l'observation, les animaux étant bien visibles car peu dissimulés dans la végétation. Avec la présence du soleil entrecoupé de nuages élevés, les animaux sont actifs et plus visibles que par temps complètement ensoleillé; en effet, la présence des nuages cachant le soleil par intermittence force les animaux à s'exposer davantage pour une thermorégulation identique à une journée très ensoleillée.

Selon mes observations, les animaux sortent, au printemps, relativement tard dans la matinée (environ 9h⁰⁰) mais vont profiter du soleil jusqu'au couché du soleil. En été, l'émergence des serpents est plus précoce, mais les péliades seront cachées dans la végétation l'après-midi. En automne, les conditions se rapprochent des observations réalisées au printemps, avec une moins grande exposition au soleil le soir.

Ces grandes modifications de capturabilité, qui sont fonction de la saison et des conditions météorologiques, peuvent faire varier de manière importante le nombre d'animaux capturés à chaque séance de captures. Le nombre de captures à chaque séance n'est donc pas uniquement fonction du nombre d'animaux exposés.

2.4 Mues

2.4.1 Introduction

Le nombre, ainsi que les dates des mues peuvent donner des indications intéressantes sur le début et la durée de la saison utilisable par les reptiles. Les variations annuelles des conditions météorologiques peuvent aussi être quantifiées grâce aux mues, lesquelles interviennent souvent à des périodes clés de la vie des vipères (Saint Girons, 1980a).

2.4.2 Matériel et méthodes

Lors des séances de captures (cf. chap. 4.1.1), des mues ont été trouvées sur le terrain; de plus, certains animaux capturés étaient en phase finale de mue. Toutes ces données ont donc été répertoriées comme mue. Il est aisé de reconnaître le sexe d'un individu avec sa mue, puisque la queue des mâles est beaucoup plus grande et massive (cf. chap. 4.2.1). De plus, les mues d'animaux marqués à chaud (cf. chap. 4.1.3) peuvent aussi être reconnues, parce que les brûlures y sont visibles.

2.4.3 Résultats

Il a été observé pour l'année 1997 au moins deux périodes de mue pour les mâles, ainsi que pour les femelles et les juvéniles. En effet, des mâles en cours de mue ainsi que des mues ont été trouvés entre le 10 et le 23 avril. Ensuite, des mues de femelles et de juvéniles sont apparues entre le 6 et le 18 juin. Durant cette période, il est probable que certains mâles aient aussi mué, comme dans les Préalpes (Monney, 1996), mais aucune mue de mâle n'a été rencontrée. La dernière période de mue, assez longue, s'est prolongée du 17 juillet au 27 août pour tous les animaux (cf. figure 4). Aucune mue n'a été observée durant les mois de septembre et

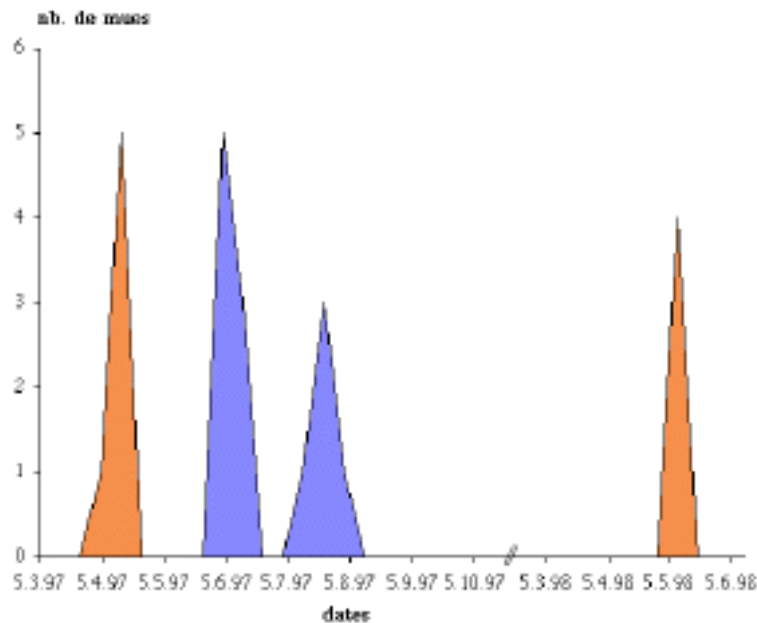


Figure 4: Périodes de mue de *V. berus* pour l'année 1997 sur le site d'étude (cf. chap. 3). En bleu: mues des deux sexes; en rouge: mues de mâles uniquement.

d'octobre 1997, sauf chez les nouveau-nés. Néanmoins, il est possible que des très jeunes animaux muent plus fréquemment, mais leur capture ou l'observation de leur mue est plutôt rare.

En 1998, les observations ont pris fin à mi-mai. Une seule période de mue a donc pu être observée. Elle s'est déroulée à mi-mai, avec des mues de mâles uniquement. Comparativement à 1997, cette mue pré-nuptiale des mâles s'est produite environ 1 mois plus tard, mais elle a duré moins d'une semaine.

Aucune différence significative n'apparaît pour la période de mue de juillet-août entre les mâles et les femelles.

2.4.4 Discussion

Aux vues des périodes de mue de 1997, les péliades jurassiennes semblent muer à la même époque que les animaux étudiés par Neumeyer (1987) dans les Alpes suisses, alors que les *V. berus* des Préalpes (Monney, 1996) ont un retard d'environ 1 mois. Les observations de 1998 ne peuvent pas être utilisées pour comparer les périodes de mue, puisque le mois d'avril 98 a été extrêmement froid, et la neige a persisté dans le Jura vaudois durant quelques semaines supplémentaires. L'observation de mâles sortis rapidement au mois de mars, avant les chutes de neige d'avril, montre que la sortie d'hibernation pour les mâles a été identique entre 1997 et 1998. Ces mauvaises conditions météorologiques ont fortement retardé les accouplements de 98. Dans le Jura, le climat possède donc une influence importante sur le cycle annuel des serpents.

3. Description de la zone d'étude

3.1 Situation générale

Pour des raisons de protection, la localisation exacte de la population n'est pas dévoilée dans ce travail.

3.2 Situation locale

Pour des raisons de protection, la localisation exacte de la population n'est pas dévoilée dans ce travail.

3.3 Autres reptiles et amphibiens rencontrés

La zone étudiée abrite des lézards vivipares (*Lacerta vivipara*) qui entrent pour une bonne part dans le régime alimentaire des vipères (Cavin, 1992; Monney, 1995). Plusieurs individus mélaniques de cette espèce ont été observés.

L'orvet (*Anguis fragilis*, cf. figure 5) est l'autre espèce de Saurien observé sur le site. Au total, 7 individus ont été capturés, 1 seul à deux reprises. Une partie (3) de ces animaux ont été marqués individuellement à chaud comme les serpents (cf. ci-dessous, chap. 4.1.3). Sur ces 7 captures, 3 animaux étaient des mâles et 4 des femelles. La longueur moyenne des orvets capturés est de 31,7 cm avec la queue (13,3 cm pour la longueur museau-cloaque). Plusieurs d'entre eux ne possédaient pas l'entier de leur queue (42,8%); ces animaux n'ont pas été pesés. Le poids moyen des autres orvets est de 13 grammes. La longueur des animaux indique que tous étaient adultes.

Par contre, aucune Coronelle lisse (*Coronella austriaca*) n'a été observée durant toute l'étude; on peut en déduire qu'elle est totalement absente de cette zone, bien que sa présence dans le Jura Vaudois soit certaine (EcoConseil, comm. pers.).

Deux espèces d'amphibiens ont été observés: le crapaud commun (*Bufo bufo*) et la grenouille rousse (*Rana temporaria*). Les animaux rencontrés étaient des jeunes, à l'exception d'un crapaud adulte.



Figure 5: Orvet (*Anguis fragilis*).

4. Morphométrie

4.1 Matériel et méthodes

4.1.1 Méthode de capture

Une seule technique de capture a été utilisée lors de cette étude: la capture à la main. Pour cela, les animaux sont recherchés de manière active en parcourant la zone d'étude. La main est protégée par un gant de deux couches de cuir évitant ainsi les morsures. Il serait aussi possible d'utiliser un crochet à serpent pour la capture, mais cette technique n'a pas été adoptée.

Certaines études concernant les ophiidiens emploient d'autres méthodes, comme celles de retourner des pierres pouvant abriter des serpents (Webb & Shine, 1997), ou de placer intentionnellement des cachettes pour rassembler une partie des animaux présents sur la surface étudiée (Barker & Hobson, 1996; Pillet, 1996). Ces techniques ne peuvent pas être utilisées pour cette étude puisque certaines vipères, particulièrement les femelles gestantes, se déplacent très peu. Avec de telles méthodes, certains animaux ne seraient pas capturés, alors que d'autres le seraient plus fréquemment. La capturabilité serait donc modifiée d'un animal à l'autre; il serait alors impossible d'utiliser plusieurs méthodes d'estimation de l'effectif (cf. chap. 5). De plus, toutes les études réalisées sur les vipères aussi bien en Suède, qu'en France, en Italie ou encore en Suisse utilisent la même technique de capture, soit la main gantée.

4.1.2 Méthode de mesure

Une fois capturées, les péliades sont sexées et mesurées à ± 5 mm. Pour cela, une pique à viande modifiée (cf. figure 6) est placée juste derrière la tête de l'animal et plantée dans le terrain pour immobiliser l'ophidien. Comme Moser (1988) l'a utilisé dans son travail de thèse, cette méthode permet de mesurer les animaux adultes et d'obtenir des évaluations répétitives. Cette technique est utilisable uniquement avec des vipères de plus de 25 à 30 cm; pour les individus de taille plus faible, la mesure est réalisée en allongeant le serpent le long d'une règle métrique rigide. La précision est alors beaucoup plus élevée, soit à ± 1 mm, mais les évaluations sont moins répétitives que pour la méthode précédente. Pour tous les animaux, la longueur totale a été mesurée, ainsi que la longueur de la queue.



Figure 6: Matériel utilisé: (de gauche à droite) fer à souder (marquage à chaud), vernis à ongles (marquage temporaire), pique à viande modifiée, mètre, balance électronique, ciseaux (coupures d'écaillés) et désinfectant (cf. chap. 4.1).

Ensuite, le poids de l'animal est relevé grâce à une balance électronique (de marque M-Electronic) d'une précision de ± 1 gramme. Les nouveau-nés ont été pesés à l'aide d'un Pésola (No 20010) d'une précision de 0,1 gramme. Pour de telles estimations, le vent peut fortement influencer sur les valeurs obtenues. Ainsi, les mesures réalisées avec un Pésola ont été pratiquées dans un local fermé, sans courant d'air.

Finalement, les animaux ont été observés attentivement et toutes les anomalies ou blessures ont été consignées. De plus, le nombre d'écailles céphaliques (cf. figure 7), plus particulièrement les intercantales et les parafrontales, ont été comptabilisées. De nombreux animaux comportent de petites particularités qui permettraient de les identifier, mais seul un marquage permet une reconnaissance individuelle rapide d'un nombre important d'animaux.



Figure 7: Face supérieure d'une tête de *V. berus*, permettant d'observer les écailles céphaliques de la femelle 26: elle possède 6 intercantales (points blancs), 3 parafrontales gauches et 3 parafrontales droites (points rouges).

4.1.3 Méthodes de marquage

Plusieurs techniques de marquage sont utilisées pour marquer des reptiles; certaines marques faciles à réaliser ont malheureusement une persistance trop courte pour une étude à long terme. Ainsi, le marquage coloré (vernis à ongles, peinture) n'est conservé qu'approximativement 40 jours; cette technique a été utilisée uniquement sur les animaux fréquemment rencontrés afin de leur éviter des captures trop fréquentes. La coupe d'écaille, réalisée sur les écailles sous-caudales, a une durée d'environ une année; cette marque a été pratiquée sur tous les animaux de plus de 30 cm, permettant ainsi d'offrir une lecture aisée du numéro de l'individu durant cette étude; malheureusement, cette marque ne sera plus observable pour une future étude dans quelques années.

3 marques définitives sont fréquemment utilisés par les herpétologues et ont chacune leurs avantages et inconvénients:

- le microchip: on insère en sous-cutané (ou dans la cavité générale) une puce électronique qui réagit au passage d'un lecteur spécifique permettant ainsi d'obtenir le numéro de l'animal. Cette méthode, utilisée entre autres en France sur des vipères aspics (Bonnet & Naulleau, 1996), permet un dérangement faible de l'animal pour la lecture de son numéro. Par contre, l'insertion de cette puce est une intervention chirurgicale, avec les implications et les complications qu'elle peut engendrer. De plus, la taille de cet implant (11 mm de long pour un

transpondeur stérile TX 1400L de Rhône Mérieux, Destron/IDI INC, voir Bonnet & Naulleau, 1996) risquerait de poser des problèmes de mobilité à des nouveau-nés. De plus, le coût d'un tel marquage est assez élevé (environ 12 FrS par microchip, sans compter le lecteur).

- le marquage à froid consiste à glacer avec de la neige carbonique l'épiderme du serpent. Après 14 jours, la zone congelée va noircir et former une petite protubérance. Cette technique, utilisée fréquemment en Suisse (Monney, 1988; Moser, 1988), permet un dérangement moindre de l'animal aussi bien pour le marquage que pour la lecture de la marque. Elle est par contre difficilement utilisable avec une population comportant des animaux mélaniques, ainsi que pour les nouveau-nés.
- le marquage à chaud est réalisé par brûlure d'écailles ventrales. Cette méthode, utilisée par Madsen (comm. pers.), est applicable aussi bien à des animaux adultes qu'aux nouveau-nés. Le stress pour le marquage est par contre plus élevé que par un marquage à froid.

Finalement, la technique du marquage à chaud a été retenue, permettant ainsi de marquer aussi bien les animaux mélaniques que les nouveau-nés. N'ayant pas le recul nécessaire pour voir si ma technique de marquage à chaud était efficace à long terme, et constatant que le mélanisme étant absent du site d'étude, certains animaux (adultes et nouveau-nés) capturés après mi-septembre 1997 ont aussi été marqués avec les deux techniques. Dans ce cas, la marque à froid comporte le même code que la marque à chaud. Néanmoins, le marquage à chaud semble être définitif sur la majorité des animaux (cf. figure 8) s'il n'a pas été réalisé sur un animal proche de la mue.

Les adultes et les juvéniles ont été marqués individuellement selon un code comportant toujours une brûlure sur l'écaille numéro 1, puis une ou deux brûlures sur les écailles plus proches de la tête. La brûlure étant de petite taille (environ 1 mm de diamètre), il est possible de réaliser des marques aussi bien à gauche qu'à droite de l'écaille ventrale. La première brûlure est toujours distante d'au moins 5 écailles du cloaque (Madsen, comm. pers.) et les brûlures suivantes ont été réalisées au maximum 4 écailles après la première marque. Pour le marquage à froid, les circonvolutions du zigzag dorsal ont été utilisées comme des écailles ventrales. Tous les nouveau-nés d'une même portée ont été marqués de manière identique. Pour eux, chaque marque comprend 1 brûlure sur l'écaille numéro 1, une autre sur l'écaille numéro 6 et une dernière entre les écailles numéro 1 et 6 comprises.

Cette opération de marquage est réalisée lorsque l'animal est immobilisé par la pique à viande, ou maintenu dans la main pour les nouveau-nés. De cette manière, le marquage peut être réalisé sans danger et de manière précise.

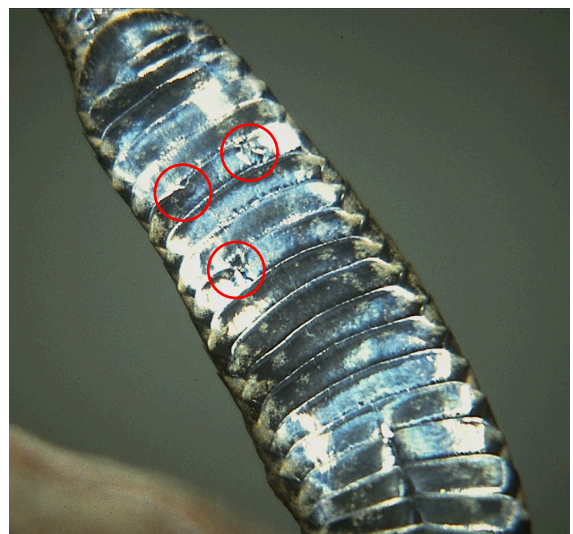


Figure 8: Ecailles ventrales de *V. berus* proche du cloaque (en haut). Certaines ont été marquées à chaud 8 mois environ avant cette photo (animal 25, marque 1g 1d 4g, cf. chap. 4.1.3); les cercles rouges entourent les marques.

4.1.4 Cages

Afin de connaître précisément le nombre de nouveau-nés nés en 1997, de pouvoir les mesurer et les marquer (cf. chap. 4.1.3), les femelles gestantes ont été maintenues en cage en fin de gestation et jusqu'à la ponte. Après ces diverses mesures, les mères et leur progéniture ont été relâchées exactement à l'endroit de leurs captures.

Sept cages à deux loges ont été construites et placées sur le terrain d'étude. Elles ont été réalisées sur le modèle proposé par Cavin (1992) pour des lézards vivipares (cf. figure 9); la seule modification notable a été l'ajout

d'une plaque de Plexi transparent sur une moitié du couvercle de chaque loge. Ce complément a pour but d'augmenter la chaleur dans la cage (effet de serre partiel).

L'emplacement des cages a été choisi pour être exposé au soleil, mais aussi placé de manière à ne pas être aisément visible. Néanmoins, il s'est avéré que cet emplacement était approprié pour les premières cages qui avaient le soleil toute la journée, alors que les dernières (toutes les cages étaient alignées, cf. figure 10) ne bénéficiaient pas du soleil durant la première heure de la matinée. De plus, la hauteur extérieure des cages (environ 30 cm) était trop élevée; le sol trop caillouteux nous a empêché de les enterrer plus profondément. Comme le soleil monte moins haut dans le ciel en fin de saison, il n'arrivait plus à atteindre le sol de la cage la majeure partie de la journée; ainsi, la parturition de certaines femelles a probablement été retardée.

Il serait possible de réaliser des cages extérieures plus appropriées à la maintenance des vipères (cf. annexe 1). Celles-ci devraient permettre à l'animal de se chauffer de manière identique qu'il soit en cage ou non. Pour cela, il faut que le soleil y pénètre aussi bien lorsqu'il est bas que lorsqu'il monte haut dans le ciel.

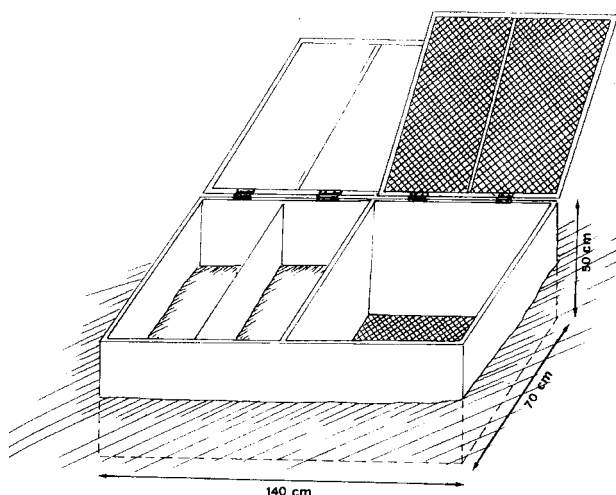


Figure 9: Schéma des cages proposées par Cavin (1992).



Figure 10: Cages utilisées durant cette étude pour le maintien des femelles gestantes.

4.2 Résultats

4.2.1 Morphométrie des adultes

Entre le 18 mars 1997 et le 17 octobre 1997, 72 animaux ont été capturés dont 14 mâles, 30 femelles et 28 juvéniles et sub-adultes. Un mâle a été capturé hors des séances de captures; il ne sera donc pas comptabilisé lors de l'estimation d'effectif, mais ses données morphométriques seront utilisées. De plus, 7 nouvelles captures

(dont une hors des séances normales de captures) ont été effectuées en 1998, comprenant 4 mâles, 1 femelle et 2 juvéniles; certains de ces animaux étaient considérés comme juvéniles en 1997 et sont devenus adultes en 1998 (3 mâles). Pour être considéré comme adultes, les animaux doivent mesurer au moins 49 cm pour les femelles et au moins 45 cm pour les mâles; en effet, la femelle mature la plus petite mesurait 49 cm (76 grammes) et la plus grande femelle non sexuellement mature mesurait 46 cm pour un poids de 42 grammes à mi-juin. Ce poids est beaucoup trop faible pour que l'animal puisse être reproducteur; en comparaison, la femelle mature de 3 cm de plus pesait près de 25 grammes supplémentaires. Le plus grand mâle non reproducteur mesurait 41,5 cm au début juin pour un poids de 30 grammes. En comparaison, le plus petit mâle reproducteur mesurait 45 cm pour un poids de 35 grammes. La distinction entre les mâles matures et immatures est aisée: en effet, la mue pré-nuptiale est typique des mâles adultes chez *V. berus* (Naulleau, 1987; Neumeyer, 1987; Monney, 1996).

Les reptiles sont des animaux qui grandissent continuellement et cela jusqu'à leur décès. Une étude réalisée sur une saison entière permet d'observer la croissance sur de nombreux individus. La taille moyenne a donc été calculée sur les captures réalisées durant toute l'année; ainsi, les variations qui sont observables entre le printemps et l'automne sont atténuées. Malgré ces variations, la taille moyenne permet de comparer cette population à d'autres. L'animal le plus grand donne aussi une indication de la taille maximale que peut atteindre un animal sur ce site.

Sur le site étudié, la taille moyenne des femelles adultes est de $59,18 \pm 4,57$ cm (N=31), alors que celle des mâles est de $50,86 \pm 3,52$ cm (21) (cf. tableau 1). La plus grande femelle mesurait 67,0 cm, alors que le plus grand mâle mesurait 56,5 cm. (cf. tableau 1). Pour le calcul de la taille moyenne, seule la première mesure de l'animal a été utilisée; ainsi, la croissance des animaux capturés à plusieurs reprises n'a pas

Tableau 1: Tailles, SVL (distance museau-cloaque) et poids moyens et maximaux des *V. berus* adultes; séparation par sexes (nb d'animaux entre parenthèses et écart-type).
*: poids moyen des femelles non estimé (cf. chap. 4.2.1).

	<i>taille moyenne</i> [cm]	<i>taille max.</i> [cm]	<i>SVL moyen</i> [cm]	<i>SVL max.</i> [cm]	<i>poids moyen</i> [g]
femelles	59,18 ±4,57 (31)	67,0 (1)	52,59 ±4,15 (31)	59,5 (1)	*
mâles	50,86 ±3,52 (21)	56,5 (1)	43,52 ±3,19 (21)	48,8 (1)	59,38 ±14,79 (21)

été comptabilisée dans la moyenne.

De même manière, le poids d'un animal est variable, mais dans des proportions beaucoup plus élevées que pour les variations de taille. En effet, après l'absorption d'une proie, un animal peut augmenter son poids jusqu'à 70% environ. Par exemple, une femelle sub-adulte (femelle juvénile No 55) a été capturée à 29 jours d'intervalle, durant lequel elle avait capturé une grosse proie. Son poids a ainsi augmenté de 31 grammes, soit 79,5% du premier poids mesuré. De plus, les femelles non gravides sont considérablement plus légères au printemps qu'à

l'automne. En effet, une femelle mature non gravide (femelle No 40) a été capturée le 11 juin 1997, puis le 9 septembre 1997 (soit 90 jours plus tard) avec une augmentation de 46 grammes, soit 42,6% de son poids lors de la première capture, sans pour autant qu'une proie puisse être détectée dans son estomac. Des modifications de poids existent aussi chez les mâles entre le printemps et l'automne, mais ces variations sont nettement plus faibles; leurs conditions corporelles ne varient donc pas de manière aussi importante que pour les femelles. Ainsi, un jeune mâle adulte (49,5 cm) a pris 29 grammes et 1 cm entre fin mai (fin de la période d'accouplement) et mi-août. Mais cette augmentation de poids est due en partie à la croissance de l'animal. Pour des mâles de grande taille (plus de 53 cm), la variation de poids est très faible, de l'ordre de quelques grammes sur une année (moins de 10%). Grâce à cette variation plus faible au cours de l'année, le poids moyen des mâles possède un certain sens. Tout comme le calcul de la taille moyenne, seul le premier poids mesuré a été comptabilisé. Ainsi, le poids moyen des mâles est de $59,38 \pm 14,79$ grammes (N=21).

Plusieurs études utilisent non pas la taille totale des animaux, mais la distance entre le museau et le cloaque (SVL pour "snout vent length"), aussi désignée longueur du corps. Cette mesure évite l'influence d'animaux à queue cassée (donc de taille plus faible). Bien qu'aucune vipère adulte ou juvénile n'ait été trouvée avec cette amputation, les valeurs de SVL permettront de réaliser des comparaisons avec ces études. La longueur SVL moyenne pour les femelles est de $52,59 \pm 4,15$ cm (31) et de $43,52 \pm 3,19$ cm pour les mâles (21). Les maxima observés sont de 59,5 cm pour les femelles et 48,8 pour les mâles (cf. tableau 1).

4.2.2 Morphométrie des nouveau-nés

4.2.2.1 *Poids et taille moyens*

Nonante-quatre nouveau-nés issus de 12 femelles ont vu le jour en cages, soit une moyenne de 7,83 jeunes par femelle. Une autre femelle a été capturée juste après la ponte et seulement 4 nouveau-nés de cette ponte ont été capturés. Au total, 98 nouveau-nés ont été mesurés, pesés et marqués avant d'être relâchés.

Tous les animaux ont été sexés lors de la prise des différentes mesures. Par la suite, la détermination du sexe a été contrôlée en calculant la proportion de la queue par rapport à la taille totale de l'animal. Le sexage pour certains animaux a été corrigé, principalement pour les premières pontes. Néanmoins, plus de 85% des sexages directs se sont avérés juste. Le sex-ratio issu du sexage corrigé est de 47,96% de femelles, soit non significativement différent de 1:1 (test du χ^2 :

Tableau 2: Tailles, SVL (distance museau-cloaque) et poids moyens et maximaux des nouveau-nés de *V. berus* sur le site étudié en fonction du sexe (nombre d'animaux entre parenthèses et écart-type).

	<i>taille moyenne [cm]</i>	<i>taille max. [cm]</i>	<i>SVL moyen [cm]</i>	<i>SVL max. [cm]</i>	<i>poids moyen [g]</i>	<i>poids max. [g]</i>
nouveau-nés	16,95 ±1,08 (98)	19,1	14,83 ±0,95 (98)	16,5	3,98 ±0,64 (97)	5,3
femelles	16,86 ±0,78 (47)	18,7	14,95 ±0,75 (47)	16,5	3,98 ±0,50 (46)	5,2
mâles	17,04 ±1,23 (21)	19,1	12 14,73 ±1,10 (21)	16,5	3,98 ±0,76 (21)	5,3

$\chi^2=0.00166$, $df=1$, $prob<0.05^*$).

La taille moyenne des nouveau-nés est de 16,95 cm; elle est de plus non significativement différente entre les sexes ($t=-0.832$, $df=96$, $prob=0.407$, NS). Le poids moyen est de 3,98 grammes aussi bien pour les mâles que pour les femelles (cf. tableau 2).

4.2.2.2 Fréquence de reproduction

Cette étude ayant été réalisée pendant une seule saison entière, il est impossible de suivre des femelles et de constater pour chacune d'entre elles leur état reproducteur durant plusieurs années; j'utiliserai donc la technique de Bonnet & Naulleau (1996) pour estimer la fréquence de reproduction des *V. berus* dans le Jura vaudois. Cette méthode estime le nombre de femelles gestantes et non gestantes avec le programme CAPTURE (cf. chap. 5.2.2) et compare le nombre de femelles estimées dans les deux groupes. Durant l'année 1997, cet estimateur propose 13 femelles gestantes et 20 femelles non gestantes (cf. chap. 5), soit une fréquence de reproduction de 0,394. Cette valeur est comprise entre 0,500 pour une reproduction bisannuelle et 0,333 pour une reproduction tous les 3 ans. La fréquence de reproduction moyenne ainsi calculée est de 2,54 ans. La valeur obtenue pour les péliades du Jura vaudois sous-entend une reproduction bisannuelle pour approximativement la moitié des femelles et trisannuelle pour l'autre moitié.

4.2.2.3 Taux de mortalité à la naissance

Pour les 12 femelles qui ont pondu en cage, 15 nouveau-nés sur 94 ont été retrouvés morts (15,96% de mortalité). Cette mortalité est probablement influencée par la mise en cages: en effet, les femelles qui y sont restées le plus longtemps ont la tendance non significative à avoir un taux de mortalité juvénile plus élevé (coef. dét. Pearson: $r=0.697$, $r^2=48.6\%$; ANOVA: $F\text{-ratio}=3.354$, $df=1$, $p=0.103$, NS). En ne tenant compte que des 10 premières pontes (moyenne de 16,5 jours en cage), le taux de mortalité descend à 13,3% (cf. figure 11). Il n'y a, par contre, pas d'influence de la taille de la mère sur la mortalité des jeunes ($r=-0.071$, $r^2=0.005\%$; ANOVA: $F\text{-ratio}=0.607$, $df=1$, $p=0.736$, NS).

Les nouveau-nés morts ont une taille inférieure (15,96 contre 17,13), et un poids également inférieur (3,61 contre 4,04) aux nouveau-nés vivants. Ces différences sont significatives ($t=-4.201$, $df=96$, $prob=0.016^*$ pour la taille et $t=-2.440$, $df=95$, $prob=0.017^*$ pour le poids).

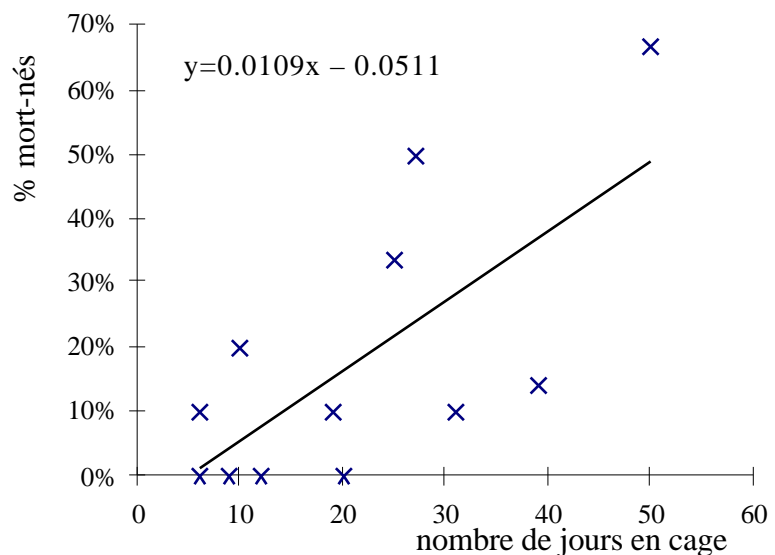


Figure 11: Proportion de nouveau-nés mort-nés en fonction du temps passé en cage par la mère (N=12, $r^2=0.486$, NS).

4.2.2.4 Influence de la mère sur la ponte

Comme le montre la figure 12, il existe une tendance à l'augmentation du nombre de jeunes avec l'augmentation de la taille de la mère, mais cette tendance n'est pas significative ($r=0.697$, $r^2=48.6\%$; ANOVA: F-ratio=10.170, $dl=1$, $prob=0.240$, NS).

Le nombre de jeunes dans une ponte n'influence pas leur taille ou leur poids (respectivement $r=0.179$, $r^2=3.2\%$; ANOVA: F-ratio=0.663, $dl=1$, $prob=0.637$, NS et $r=0.276$, $r^2=7.6\%$; ANOVA: F-ratio=0.530, $dl=1$, $prob=0.718$, NS). De plus, il n'y a aucune influence de la taille de la mère sur la taille et le poids de ses jeunes (respectivement $r=0.224$, $r^2=5.0\%$; ANOVA: F-ratio=0.275, $dl=1$, $p=0.934$, NS et $r=0.283$, $r^2=8.0\%$; ANOVA: F-ratio=0.524, $dl=1$, $prob=0.786$, NS). Par contre, la perte de poids suite à la ponte est corrélée au nombre de nouveau-nés ($r=0.822$, $r^2=67.6\%$; ANOVA: F-ratio=8.239, $dl=1$, $p=0.011^*$). Un résumé des diverses mesures liées à la reproduction figure en annexe 2.

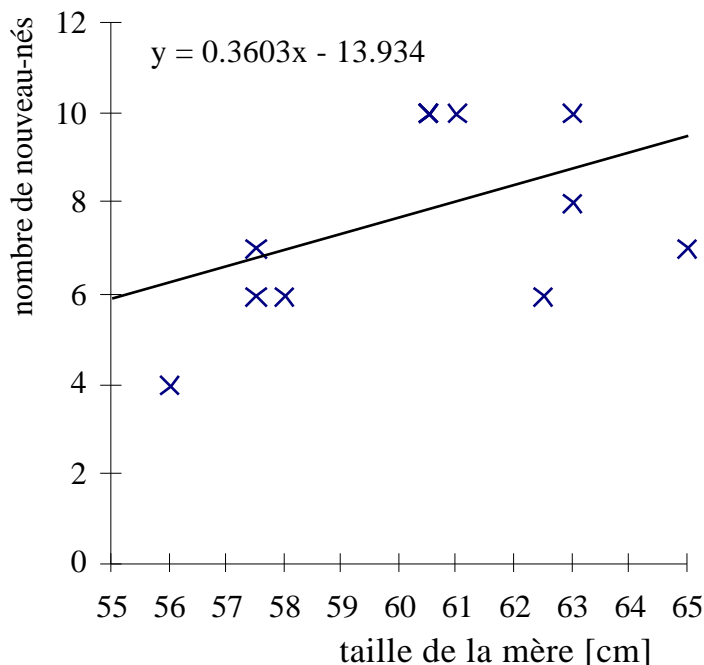


Figure 12: Relation entre la taille de la mère et le nombre de nouveau-nés chez *V. berus* sur le site étudié (N=12, $r^2=0.213$, NS).

4.2.3 Morphométrie des juvéniles

4.2.3.1 Taille moyenne, poids moyen et sex-ratio observés

Durant les 7 mois de captures de 1997 et les 6 semaines de 1998, 39 captures de juvéniles (animaux nés avant 1997 et non matures) ont été réalisées. Au total, 30 animaux d'âges divers ont été capturés et 9 d'entre eux ont été recapturés à une reprise. Un seul juvénile capturé en 1997 l'a été à nouveau en 1998; sa capture est comptabilisée en 1997, mais sa recapture sera intégrée dans les données de 1998. Il a donc augmenté son âge d'une année. Par leur taille et leur poids, il est possible de leur attribuer une année de naissance présumée et donc un âge (cf. Prestt, 1971). Ainsi, la taille moyenne pour des animaux d'un âge donné peut être estimée; celle-ci ne donne qu'une indication puisque les animaux grandissent de plusieurs centimètres au cours de l'année.

Le regroupement par année de naissance présumée permet de constater une augmentation du nombre de captures avec l'augmentation de taille des animaux; pourtant, le nombre réel de juvéniles dans la zone étudiée doit diminuer avec le vieillissement de ceux-ci, puisque la mortalité n'est pas nulle. Ainsi, 3 animaux de 1 an ont été capturés (3 recaptures), 8 de 2 ans (1), 5 de 3 ans (1) et 12 de 4 ans (4).

Tableau 3: Nombre de juvéniles de *V. berus* capturés durant cette étude, regroupés en fonction de leur âge et de leur sexe; avec taille et poids moyens.

	1 an	2 ans	3 ans	4 ans	5 ans
femelles	2	5	3	3	2
mâle	1	3	2	9	0
Total	3	8	5	12	2
taille moyenne (intervalle) [cm]	22,1 (20-24)	28,2 (25-32)	36,1 (32.5-40)	40,9 (37-44.5)	45,3 (44.5-46)
poids moyen (intervalle) [g]	8,0 (6-12)	12,4 (9-20)	23,6 (16-28)	33,0 (19-70)	46,5 (42-51)

Finalement, 2 femelles de 5 ans et adultes dès 1998 ont aussi été découvertes (cf. tableau 3).

4.2.3.2 Croissance

Un nombre insuffisant de juvéniles ont été recapturés pour estimer la croissance de manière directe sur des juvéniles. Par contre, on peut grouper les mesures réalisées sur tous les juvéniles d'une même année pour estimer une vitesse de croissance moyenne. Pour cela, je fais l'hypothèse que les vitesses de croissance varient peu d'un animal à l'autre. Les valeurs ainsi trouvées varient entre 8,5 et 12,2 mm par mois (cf. figure 13). Les coefficients de détermination ne sont pas très élevés pour plusieurs années, indiquant une légère variation de croissance entre les animaux. Néanmoins, les tendances indiquées sont assez proches pour les différents

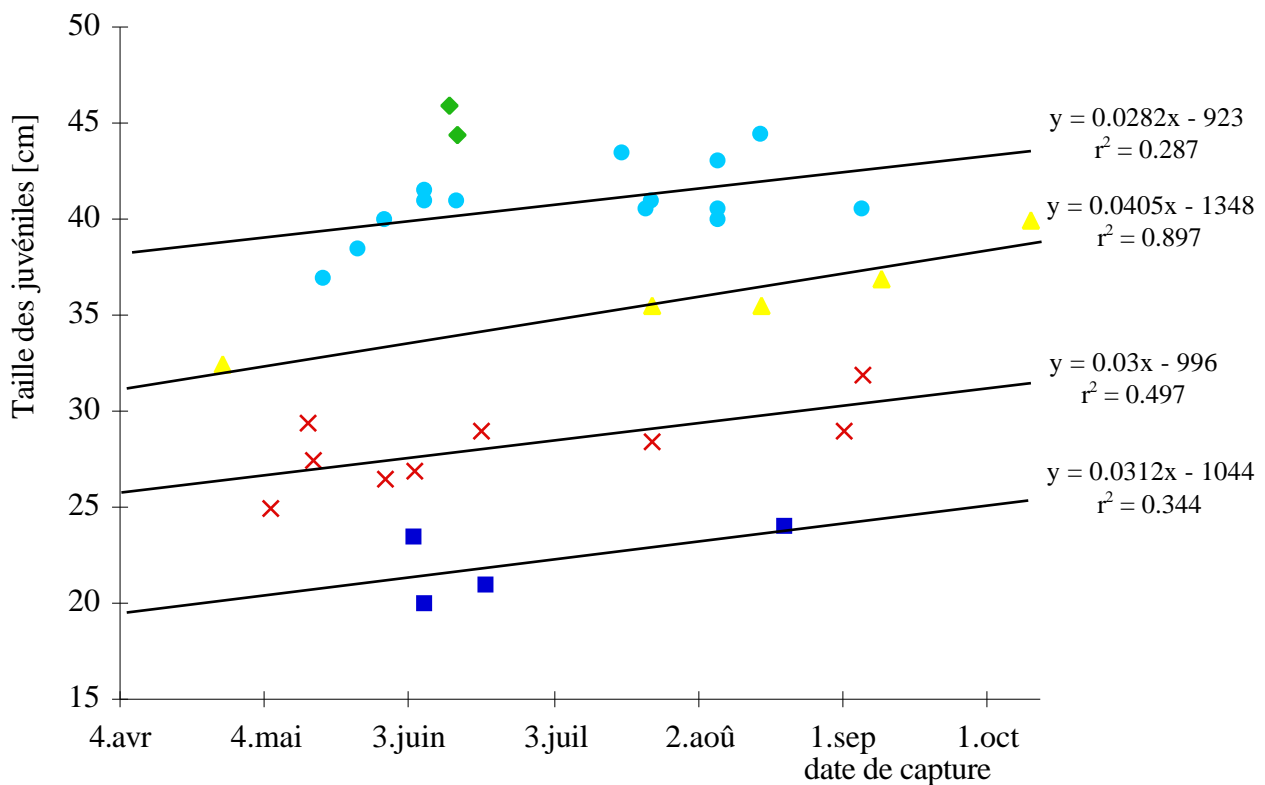


Figure 13: Taille des juvéniles de *V. berus* capturés durant cette étude en fonction de la date de capture; avec courbe de tendance et coefficient de détermination en fonction de leur âge.

■ 1 an; × 2 ans; ▲ 3 ans; ● 4 ans; ◆ 5 ans.

âges, montrant une régularité dans la vitesse de croissance durant toute la jeunesse des péliades du Jura vaudois.

Comme vu ci-dessus, la taille des juvéniles est fonction de l'âge de l'animal. De plus, le poids des juvéniles est aussi lié à la taille (cf. figure 14). Ainsi, et malgré les modifications pondérales liées à l'activité alimentaire, le lien entre la taille et le poids des juvéniles est significatif ($r^2=0.932$, $\text{prob}<0.01^*$). On peut donc, connaissant le poids d'un juvénile, connaître sa longueur et son âge, et réciproquement.

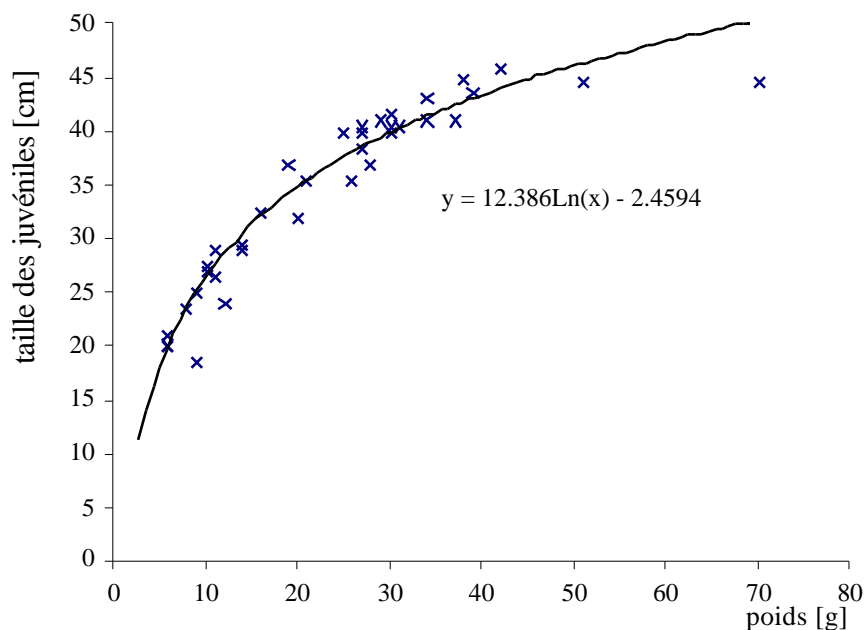


Figure 14: Relation entre le poids et la taille des juvéniles de *V. berus* sur le site étudié (N=36, $r^2=0.932$, $\text{prob}<0.01^*$).

4.3 Discussion

4.3.1 Discussion de la morphométrie des adultes et comparaison avec d'autres sites

La taille minimale pour que les animaux capturés soient considérés comme adultes a été fixée à 45 cm pour les mâles, car deux jeunes mâle de 45 cm ont été capturés au mois de mai 1998 en cours de mue. La mue juste avant ou pendant la période de reproduction est typique des péliades mâles reproducteurs (cf. chap. 2.4). Pour les femelles, la limite a été placée à 49 cm; en effet, une jeune femelle de 49 cm et 76 grammes a été capturée et a été jugée capable de se reproduire; en comparaison, la plus grande femelle non mature mesurait 46 cm et pesait 42 grammes. La différence de condition corporelle (un poids de 44% supérieur pour une taille seulement de 6% supérieur) entre les deux animaux montre la différence entre une femelle potentiellement reproductrice et une femelle non mature. Par contre, la plus petite femelle gestante durant l'année 1997 mesurait 56 cm.

La différence de taille entre les mâles et les femelles péliades est fortement marquée, contrairement à l'autre espèce de vipère vivant en Suisse, *V. aspis*. Les animaux du Jura vaudois ne transgressent pas cette règle. En effet, les mâles ont une taille de plus de 11% inférieure aux femelles, et la différence de la longueur du corps (SVL) est encore plus marquée (près de 18% de différence). La différence de taille entre les sexes est donc significative ($t=7.044$, $dl=50$, $\text{prob}<0.001$). Néanmoins, la différence de taille (SVL) entre les sexes est nettement moins forte que les valeurs de Forsman (1991a) le laissaient présager; en effet, il a montré un lien entre la taille du dimorphisme sexuel et la taille des mâles. De plus, il montre que le dimorphisme est aussi fonction du nombre d'espèces de proies que

les péliades peuvent rencontrer sur les îles étudiées. Ainsi, ses études indiquent que les péliades tendent à augmenter leur taille et à diminuer le dimorphisme sexuel lorsqu'elles rencontrent seulement 2 espèces de proies. Au contraire, la taille des mâles diminue et le dimorphisme augmente si le nombre d'espèces de proies est de 3 ou plus. En comparaison, la population du Jura vaudois ne suit pas cette relation. En réalité, le dimorphisme sexuel est comparable à la seule population comportant plus de 3 proies différentes, mais la taille des mâles dans le Jura vaudois est beaucoup plus faible que pour cette population scandinave (44,3 au lieu de 49 cm, soit près de 10% de différence). Les valeurs de Madsen (1988) et Monney (1996) ne suivent pas non plus cette relation (cf. chap. 8).

De nombreuses études ont été réalisées sur *V. berus* aussi bien en Suisse qu'en Suède, en Italie et en Grande-Bretagne. Il est intéressant de comparer la taille moyenne ainsi que la taille maximale avec ces autres populations pour imaginer la stratégie de la population du Jura vaudois. En effet, Monney *et al.* (1996) ont montré que certaines populations de péliade en montagne sont de taille nettement plus faible que les animaux nordiques. Une hypothèse propose que cette forme "naine" se développerait principalement en concurrence avec *V. aspis*. De plus, Forsman (1991a) montre l'influence de la taille des proies sur la taille des vipères sur différentes îles. La taille des péliades peut donc être considéré comme un facteur de prédiction de certains paramètres influençant la vie des vipères.

Les péliades du Jura vaudois ont une taille moyenne et maximale nettement plus grande que les animaux des Préalpes (Monney, 1996) ou des Grisons (Neumeyer, 1984), qui sont considérées par Monney *et al.* (1996) comme une forme naine. Mais cette différence est plus marquée pour les femelles que pour les mâles (différence de 12-13% pour les femelles et 7-10% pour les mâles). Par contre, les animaux des Alpes orientales italiennes (Capula *et al.*, 1992) et de Loire-Atlantique (Saint Girons & Naulleau, 1981), ainsi que la plupart des animaux scandinaves (Forsman, 1991a, b) sont de tailles supérieures au *V. berus* du Jura vaudois (cf. tableau 4). Seules les îles scandinaves qui contiennent les animaux les plus petits ont une taille SVL comparable aux péliades jurassiennes. Dans ce cas, les tailles maximales atteintes sont aussi comparables entre les *V. berus* de certaines îles scandinaves (îles F, K, N

Tableau 4: Tailles et SVL (distance museau-cloaque) moyens de *V. berus* dans différents sites, avec l'écart-type. ° données des femelles gestantes uniquement; pour Forsman (1991a), les données sont issues de plusieurs îles.

	Jura vaudois cette étude	Préalpes Monney (1996)	Alpes des Grisons Neumeyer (1984)	Alpes carniques Capula et al. (1992)	Loire- Atlantique Saint Girons & Naulleau (1981)	Pl. îles scandinaves Forsman (1991a)
Taille femelles [cm]	59,18 ±4,57	51,9 ±3,59	51,1	63,1±6,88° 62,4±7,02°	62,21±3,88°	
Taille mâles [cm]	50,86 ±3,52	46,6 ±3,80	48,6			
SVL femelle [g]	52,59 ±4,15					entre 47,0 et 59,2,
SVL mâle [g]	43,52 ±3,19					entre 44,6 et 51,2

et U dans Forsman, 1991a) et les animaux du Jura vaudois. L'île U possède même une moyenne des 5 animaux les plus grands significativement non différents de la population étudiée (test de t: $\text{prob} < 0.05^*$). Ces îles ont comme caractères particuliers des proies de taille plus petite que sur les autres îles, ainsi qu'un nombre d'espèces de proies potentielles plus élevé (3 types contre 2).

Concernant les mâles, les comparaisons avec les autres zones procurent les mêmes remarques que pour les femelles. Ainsi, la population du Jura vaudois ne peut pas être considérée comme une forme "naine", cette forme de nanisme étant en partie expliquée par la concurrence avec l'aspic (Monney, 1996). Mais les mâles sont tout de même de taille relativement faible par rapport aux autres zones européennes. Les seuls endroits où l'on trouve des animaux de taille comparable sont dans les îles scandinaves contenant la plus grande diversité de proies. De manière identique, la zone étudiée comprend potentiellement de nombreuses espèces de proies (*Apodemus*, *Clethrionomys glareolus*, *Arvicola terrestris*, *Microtus arvalis*, *Sorex araneus* et *Sorex minutus* selon Hausser, 1995). Il est de plus imaginable que les micromammifères ne soient pas de grande taille, et que la consommation de lézards vivipares soit fréquente; ceci expliquerait une taille plus faible que dans les populations scandinaves. Il est aussi possible que la densité des proies influe sur la taille des adultes.

4.3.2 Discussion de la morphométrie des nouveau-nés et comparaison avec d'autres sites

La mortalité chez les nouveau-nés est assez élevée dans cette étude (15,96%). De plus, il semble que les femelles qui ont pondu le plus tard ont eu une mortalité juvénile plus élevée (cf. chap. 4.2.2.3). Il est possible que cette mortalité ait été induite par la mise en cages, lesquelles ont modifié la thermorégulation des femelles et donc influé sur le développement embryonnaire en phase terminale. Néanmoins, il est impossible de dire si l'importante mortalité juvénile des dernières portées est directement induite par la mise en cages, ou si les animaux qui accouchent tardivement ont naturellement une plus grande mortalité. Pour une prochaine étude concernant ces reptiles, il serait toutefois utile de tester d'autres modèles de cage permettant une thermorégulation non modifiée (voir le modèle proposé en annexe 1).

Une étude de Madsen *et al.* (1996) a pu mettre en évidence une augmentation de la mortalité à la naissance sur une population de petite taille (moins de 15 animaux reproducteurs, moins de 40 animaux adultes) en Suède. Ils expliquent cette diminution de survie par une augmentation de la consanguinité (mesurée par distance génétique). Ils émettent l'hypothèse que la mortalité à la naissance est un signe phénotypique de la consanguinité. On peut donc, selon cette hypothèse, utiliser le taux de survie à la naissance pour évaluer le niveau de consanguinité chez des vipères. Les péliades du site étudié ont une mortalité à la naissance de 15,96% (cf. chap. 4.2.2.3), mais cette valeur n'est que de 13,3% en considérant uniquement les 10 premières femelles qui ont pondu, éliminant ainsi l'éventuelle influence de la mortalité induite par les cages. En comparant cette valeur avec les estimations de Madsen *et al.*, (9% pour les populations non closes et 31,2% pour la population de petite taille), on peut estimer que la population étudiée ne souffre pas de manière notable de consanguinité.

Le sexage a été corrigé comme décrit dans le chapitre 4.2.2.1 car il était évident, au regard de certaines tailles de queue, que quelques erreurs avaient été commises lors du sexage direct. La majorité des corrections ont porté sur les premières pontes;

en effet, j'ai été trompé par la coloration assez proche entre les mâles et les femelles nouveau-nés. Ainsi, avec ces corrections, le sexage est considéré comme exact. En effet, la différence bien marquée de la queue des juvéniles a déjà été documentée entre autres par Monney (1994), où les mâles ont une queue en moyenne de $2,36 \pm 0,17$ cm et les femelles de seulement $1,85 \pm 0,13$ cm. Dans cette étude, la taille moyenne de la queue des mâles est de $2,316 \pm 0,200$ cm et celle des femelles de $1,911 \pm 0,195$ cm. La taille de la queue est donc fortement différente entre les mâles et les femelles, déjà chez les juvéniles. De plus, certaines femelles ont tendance à faire des nouveau-nés ayant une proportion queue/longueur totale plus faible, tout en gardant une différence marquée entre les sexes; c'est cette tendance qui induit le léger chevauchement observé entre la taille de la queue des mâles et des femelles. Finalement, les sexes de deux pontes ont pu être séparés par le test de Möls (cf. chap. 6.1), la différence entre les mâles et les femelles étant suffisamment marquée. La majorité des autres pontes montraient la même tendance à la séparation, mais la séparation entre les deux groupes n'était pas significative à cause du faible nombre de nouveau-nés.

Le sex-ratio à la naissance, après correction, est estimé à environ 48% de femelles, soit non significativement différent de la proportion 1:1. Plusieurs études montrent aussi un sex-ratio primaire équilibré (Prestit, 1971; Capula *et al.* (1992); Monney (1996)). Mais pour Madsen & Shine (1992b), le sex-ratio serait soumis à une sélection, avec une augmentation du nombre de nouveau-nés femelles dès la seconde ponte; cette idée est renforcée par les observations de Capula *et al.* (1992). D'après leurs observations, peu de femelles se reproduiraient plus d'une seule fois, avec un investissement plus fort dans la production de femelles lors de la deuxième ponte. Pour les péliades du Jura vaudois, j'estime que la majorité des femelles donnent naissance à plusieurs pontes (cf. chap. 6.2.3). Il est donc imaginable que la mortalité plus élevée des femelles scandinaves et italiennes induise un sex-ratio primaire biaisé, alors qu'une mortalité plus faible des femelles jurassiennes n'induirait pas cette différence de sex-ratio. En effet, on ne retrouve pas dans le Jura vaudois, cette tendance à une modification du sex-ratio en faveur des femelles avec l'augmentation de l'âge des femelles.

La taille et le poids des nouveau-nés ne diffèrent pas entre les sexes pour les péliades jurassiennes, tous comme les animaux des Préalpes bernoises (Monney, 1994) et d'Angleterre (Prestit, 1971). Par contre, il y a de grandes différences de taille et de poids entre les nouveau-nés des diverses régions étudiées. On constate que les populations françaises (Saint Girons & Naulleau, 1981), scandinaves (Andrén & Nilson, 1981) et italiennes (Capula *et al.*, 1992) mettent bas des nouveau-nés plus grands et plus lourds. Au contraire, les nouveau-nés des populations anglaises (Prestit, 1971) et des Préalpes bernoises (Monney, 1994) sont de taille comparable, mais d'un poids un peu inférieur. En calculant un indice de condition corporelle BCI telle que décrit par Bonnet & Naulleau (1994) sur les nouveau-nés (cf. annexe 3), avec

Tableau 5: Indice de condition corporelle (BCI, cf. chap. 4.3.2) pour les nouveau-nés de différentes localisations (population du Jura vaudois comme référence).

Etude	BCI
ce travail (1998)	100%
Prestit (1971)	98%
Capula et al. (1992) pop. 1988	91% 96%
Capula et al. (1992) pop. 1989	101%
Andrén & Nilson (1981) pop. 1974	81% 89%
Andrén & Nilson (1981) pop. 1981	97%
Saint Girons & Naulleau (1981)	88%
Monney (1994)	88%

les *V. berus* du Jura vaudois comme population de référence, cet indice varie fortement d'une population à l'autre (écart maximal: 20%) et d'une année à l'autre. Néanmoins, les jeunes les plus massifs sont issus des populations italiennes, anglaises et du Jura vaudois (tableau 5).

Les 12 femelles gestantes maintenues en cage ont donné en moyenne 7,83 nouveau-nés en 1997; cette valeur est supérieure aux observations réalisées par Capula *et al.* (1992), par Saint Girons & Naulleau (1981) (les deux: 7,06), ainsi que par Monney (1994) (6,76). Des valeurs supérieures ont aussi été décrites, avec 10,57 pour Biella (1980) en Allemagne, ainsi que pour Andren & Nilson (1981) avec 10,4 en 1981. Mais comme Madsen & Shine (1992c) l'ont montré, les variations annuelles peuvent être assez importantes (entre 4,7 et 7,9, moyenne: 6,53 pour Madsen & Shine, 1992c). Ces données, prélevées sur une année seulement, laissent présager que la fécondité des péliades du Jura est assez élevée. Cependant, seules des mesures durant les prochaines années permettraient de le confirmer ou de l'infirmier.

Plusieurs études montrent que la taille des femelles péliades influence directement le nombre de nouveau-nés (Andren & Nilson, 1981; Capula *et al.*, 1992; Madsen & Shine, 1992c; Monney, 1996). Il semble naturel qu'un animal de plus grande taille, possédant donc plus de réserve, puisse investir plus dans la reproduction, compte tenu que le poids des nouveau-nés n'est pas fonction de la taille de la mère. Bien qu'il y ait une légère tendance à l'augmentation du nombre de jeunes avec l'augmentation de la taille de la mère, les *V. berus* du Jura vaudois ne semblent pas suivre cette règle; en effet, les animaux les plus grands (supérieur à 62 cm) ont pondu significativement moins de nouveau-nés que les femelles d'une taille comprise entre 59,5 et 61 cm (test de Wilcoxon: $d=0.070$, $prob<0.01^*$). Cette diminution de fécondité pour les animaux les plus grands, donc les plus vieux, était déjà présumée par Saint Girons et Monney (comm. pers.). Or, cette sénescence semble ne pas être présente dans la majorité des autres sites étudiés (cf. Andren & Nilson, 1981; Capula *et al.*, 1992; Madsen & Shine, 1992c; Monney, 1996). Il semble donc que dans ces autres sites, les femelles n'atteignent pas un âge suffisamment élevé pour mettre en évidence la baisse de fécondité des très vieilles femelles.

Tous comme les populations italiennes (Capula *et al.*, 1992) et des Préalpes (Monney, 1994), la taille de la mère n'influence pas la taille ni le poids moyen des nouveau-nés du Jura vaudois. De plus, le nombre de nouveau-nés n'influence pas leur propre taille ou poids, comme montré par Monney (1994).

Comme vu précédemment, la taille et le poids des nouveau-nés et des mères reproductrices varient fortement d'un terrain d'étude à l'autre; pour comparer des stratégies d'investissement dans la ponte, il faut utiliser les proportions de poids perdu lors de la ponte. Ainsi, les péliades du Jura vaudois investissent plus de 46% de leur poids avant la ponte dans celle-ci; en comparaison, les péliades italiennes (Capula *et al.* 1992) s'investissent de manière comparable, tout comme les animaux de France (Saint Girons & Naulleau, 1981; Saint Girons, 1992) et des côtes de la Suède (Madsen & Shine, 1993), comme résumé dans le tableau 6. De plus, la proportion entre la masse des nouveau-nés et la perte de poids due à la ponte ("rendement") est comparable entre les populations italiennes, du Jura vaudois et des côtes suédoises (cf. tableau 6). Par contre, la population des Préalpes bernoises, en concurrence avec *V. aspis* (Monney, 1996), investit nettement moins de masse dans la ponte; cette population a de plus un "rendement" (rapport entre le poids perdu à la ponte et poids total des nouveau-nés) élevé avec 0,730 (cf. tableau 6). A l'opposé, les péliades scandinaves étudiées par Andren & Nilson (1983) montrent un investissement supérieur dans la reproduction, mais elles ont un rendement plus faible (cf. tableau 6). Globalement, on peut constater que l'investissement "rentable" (poids des nouveau-nés en fonction du poids avant la parturition) est constant dans

Tableau 6: Données de reproduction et d'investissement maternel de diverses études: valeurs tirées de Capula *et al.* (1992) pour l'Italie, de Monney (1994) pour l'Oberland bernois, de Madsen & Shine (1993) et de Andren & Nilson (1983) pour la Suède (respectivement côtes et îles) et de cette étude pour le Jura vaudois. Cellules grisées: données obtenues directement de la référence; cellules blanches: données calculées à partir de la référence.

	Jura vaudois	Italie 1988	Italie 1989	Oberland bernois	Suède côtes	Suède îles 1974	Suède îles 1981
nb nouveau-nés par ponte	7,83	8,2	8,9	6,76	6,42	7,5	10,4
poids moyen des nouveau-nés [g]	3,98	4,7	5,2	3,42	4,85	4,88	5,41
poids moyen de la ponte [g]	31,73	39,5	42,5	22,21	31,2	36,6	56,3
poids moyen de la mère avant la ponte [g]	123,18	148,9	143,4	81,87	128,3	151,9	207,0
poids post-partum de la mère [g]	65,27	79,5	73,7	51,45	72,8	69,27	97,09
perte de poids de la mère suite à la ponte [g]	57,91	69,2	69,7	30,42	55,5	82,6	109,9
poids des nouveau-nés / poids mère post-partum [%]	6,10	5,91	7,06	6,93	6,66	7,04	5,57
perte de poids suite à la ponte / poids mère post- partum [%]	88,70	87,04	94,57	59,46	76,25	119,2	113,2
perte de poids suite à la ponte / poids mère avant la ponte [%]	46,69	45,95	49,37	37,16	43,26	53,6	54,4
"Rendement" poids de la ponte / perte de poids suite à la ponte	0,546	0,571	0,610	0,730	0,561	0,443	0,512
poids de la ponte / poids mère avant la ponte [%]	25,7	26,5	29,4	27,1	24,3	24,1	27,2
poids de la ponte / poids mère post-partum [%]	48,61	49,69	57,67	43,53	42,81	52,83	57,99

les différentes populations de péliade, variant de 24,1 à 29,4 (ligne en bleu dans le tableau 6). Il semble donc que *V. berus*, avant la reproduction, ait une proportion donnée et fixe de masse à attribuer à leurs nouveau-nés; les animaux ayant un rendement plus élevé peuvent donc investir moins de masse corporelle dans la reproduction au profit de leur propre condition corporelle. Or, les péliades qui ont le meilleur rendement sont les animaux qui subissent le plus grand stress. La concurrence de *V. aspis* dans l'Oberland bernois laisse présager une sélection pour les animaux qui ont une meilleure transformation de masse investie dans la production de nouveau-nés.

Pour estimer le recrutement d'une population, il est important de connaître la fréquence de reproduction des animaux constituant la population. Pour les *Viperidae*, il est connu que les femelles ne donnent pas naissance chaque année à des nouveau-nés.

Plusieurs études réalisées en Suède, en Italie et en France donnent les fréquences de reproduction: par exemple, Capula *et al.* (1992), pour *V. berus* dans les Alpes Carniques italiennes obtiennent une fréquence de reproduction de 0,446 pour des femelles à coloration normale (coloration des péliades étudiées). Monney (1996) constate que les péliades des Préalpes bernoises (1400-1800 mètres d'altitude) se reproduisent tous les 2,8 ans en moyenne, soit un taux de reproduction de 0,357. Les populations anglaises (Prestit, 1971), ainsi que les animaux vivant dans les Alpes suisses à une altitude comprise entre 1000 et 1800 m. (Saint Girons & Kramer, 1963) ont aussi un cycle compris entre 2 et 3 ans en moyenne. Mais d'autres types de cycle se retrouvent dans différents pays: au Danemark (Volsoe, 1944), le cycle est annuel ou biennal; En Finlande (Viitanen, 1967), en France (Saint Girons, 1975) et en Suède (Andrén & Nilson, 1981), le cycle est en moyenne biennal.

La valeur obtenue dans cette étude (un cycle de 2,5 ans environ) indique que la population du Jura vaudois (1150 m.) est très proche des populations des Alpes et Préalpes suisses à des altitudes comprises entre 1000 et 1800 m. Mais pour une étude réalisée durant une seule année, l'impact éventuel d'un taux variable de proies ne peut être connu. Ce dernier peut en effet influencer sur la prise de nourriture, donc sur les réserves en corps gras des animaux et finalement sur la fréquence de reproduction calculée selon la méthode de Bonnet & Naulleau. De plus, cette étude ne peut pas confirmer ou démentir une relation entre la taille de l'animal et sa fréquence de reproduction. Mais il est possible que les animaux plus grands se reproduisent plus fréquemment que les femelles plus petites; en effet le test de t sur la taille entre les femelles gestantes et les non gestantes donne une tendance non significative à des péliades gestantes plus grandes que les animaux non reproducteurs ($t=2.033$; $dl=28$; $p=0.052$, NS). Finalement, les conditions météorologiques des années précédentes peuvent aussi influencer sur la prise de nourriture et sur la prise de poids des animaux, donc sur la fréquence de reproduction des femelles.

4.3.3 Discussion de la morphométrie des juvéniles et comparaison avec d'autres sites

La distinction des différents âges est aisée à réaliser. En effet, il n'y a qu'un seul chevauchement de taille entre les années successives (cf. tableau 3), portant sur un animal capturé en fin de saison (10 octobre). Le chevauchement pour les poids est plus marqué que pour les tailles, mais il est fortement influencé par des animaux très maigres ou en début de digestion. Par exemple, l'animal né en 1993 le plus lourd (70 g.) a pratiquement doublé son poids en moins d'un mois.

Il est normal que peu de juvéniles aient été capturés. En effet, leur petite taille et leur condition de non reproducteur les rendent très discrets. Il est donc raisonnable de penser que le nombre de juvéniles est beaucoup plus élevé que le nombre d'animaux capturés (cf. tableau 3) le laisse supposer. De plus, celui-ci doit être plus important pour les plus jeunes; cependant, on note une tendance à l'augmentation du nombre d'animaux capturés avec l'augmentation de leur âge. Ces deux indications montrent que la capturabilité augmente fortement avec l'âge. La non-présence de mâles âgés de 5 ans dans ce tableau résulte de la différence d'âge de la maturité entre les sexes. En effet, les mâles nés en 1992 sont matures et donc considérés comme adultes (45 cm mâles, cf. chap. 4.2.1), alors que les femelles ne

sont pas encore matures et le deviendront que l'année suivante (taille pour être adulte 49 cm, cf. chap. 4.2.1). Globalement, le sex-ratio est assez équilibré pour les animaux très jeunes (1-3 ans), alors qu'il est fortement décalé pour les grands juvéniles (1993) avec 3 fois plus de mâles que de femelles. Ce nombre plus important de captures de mâles peut s'expliquer par un comportement assez similaire aux mâles matures, avec des sorties d'hibernation précoces et de grandes périodes d'exposition au printemps.

Plusieurs facteurs interviennent dans la vitesse de croissance des péliades juvéniles ou adultes: Forsman (1993a) montre de fortes différences de croissance entre chaque année résultant des variations annuelles des conditions météoro-logiques; il semble aussi que certains animaux grandissent plus vite que d'autres (variation de taux de croissance individuelle, (Forsman, 1993a)). De plus, Lindell & Forsman (1996) montrent une relation entre la densité de proies (liée à la densité des vipères) et la vitesse de croissance des juvéniles. Celle-ci, estimée sur une année seulement, n'a qu'une valeur indicative. Néanmoins, les valeurs calculées de manière groupée sur tous les juvéniles capturés permettent d'évaluer la croissance pour tous les âges. Ces estimations, relativement constantes dans les différents âges, se situent entre 8,5 et 12,2 mm/mois, avec une croissance moyenne de 9,7 mm/mois (soit 0,282 à 0,405 mm par jour). Ainsi, en considérant 7 mois d'activité avec une vitesse de croissance de 10 mm par mois, un animal né à 17cm atteint 45 cm à 4 ans. Le nombre de captures étant trop faible, les mâles n'ont pu être séparés des femelles, et la croissance calculée ne tient pas compte d'une éventuelle différence entre les sexes. A titre de comparaison, les péliades anglaises (Prestit, 1971), montrent une légère différence de croissance entre les sexes. Les valeurs de Prestt montrent aussi des variations de croissance suivant l'âge de l'animal: les mâles ont un développement plus important durant la première année, alors que les femelles auraient tendance à grandir plus vite lors de leur deuxième année. De manière globale, on constate une vitesse de croissance plus élevée chez les péliades anglaises, avec une moyenne d'environ 14,5mm/mois, soit près de 50% de plus que pour les animaux du Jura vaudois. Ainsi, les péliades étudiées par Prestt arrivent à maturité sexuelle 1 an avant les animaux du Jura vaudois. Forsman (1993a), sur des îles scandinaves, observe aussi une croissance pour des sub-adultes nettement plus élevée que celle des péliades jurassiennes. Suivant les animaux et les années, les animaux scandinaves grandissent entre 10,5 et 28 mm/mois par mois. En moyenne, la croissance de *V. berus* en Suède est proche de 20 mm/mois, soit deux fois plus importante que pour les vipères du Jura vaudois. La densité de proies, principalement de *Microtus sp.*, est la principale raison de cette grande différence de vitesse de croissance. De plus, l'augmentation de taille plus rapide permet aux péliades scandinaves d'atteindre des tailles plus importantes (jusqu'à 75 cm pour les femelles, Forsman 1991a).

Une croissance plus lente des animaux de montagne a déjà été signalée par Neumeyer (1992) entre autres. Néanmoins, d'autres interprétations peuvent expliquer une si faible vitesse de croissance: en effet, la densité de lézards vivipares (*Lacerta vivipara*), proies principales des jeunes péliades (Monney, 1996) n'a pas été mesurée, mais semble relativement faible. Une faible densité de lézards pourrait être une des raisons de la faible vitesse de croissance des juvéniles. Celle-ci expliquerait la taille relativement faible des animaux adultes, comparativement aux péliades scandinaves (Forsman, 1991a).

5. Estimation de l'effectif des adultes

5.1 Introduction

De nombreuses manières de réaliser des estimations d'effectif sont connues, mais seule la technique dite de "capture-marquage-recapture" est utilisable dans cette étude; en effet, la Removal Method, méthode qui se base sur une diminution progressive d'animaux non capturés, demande une régularité dans la capturabilité des animaux. Cette contrainte ne peut être respectée à cause des modifications journalières des conditions météorologiques, lesquelles font varier les probabilités de capturer des reptiles. D'autres méthodes, comme le Line Transect, ne peuvent pas être utilisées à cause de la méthode de recherche des animaux (cheminement bien défini pour le Line Transect, au lieu d'une recherche active comme pratiquée dans cette étude).

Bien qu'une seule manière de réaliser une estimation soit utilisée dans cette étude, il existe de nombreux estimateurs, pratiquement tous basés sur la Méthode de Peterson, aussi nommée Lincoln Index (Lincoln, 1930). Celle-ci estime une population par la proportion d'animaux recapturés lors de la seconde séance de captures en fonction du nombre d'animaux capturés lors des deux séances. Quatre estimateurs différents seront utilisés: 1° la méthode de Schnabel qui est la technique la plus proche du Lincoln Index, mais utilisant plus de deux séances de captures; 2° le programme CAPTURE, développé par Otis *et al.* (1978) qui permet d'estimer des populations d'animaux ayant des différences de capturabilité. Deux méthodes permettant d'estimer une population ouverte seront aussi utilisées soit: 3° Jolly-Seber et 4° Fisher-Ford. En plus d'estimer l'effectif, ces techniques permettent d'évaluer le taux de survie des animaux. Les différences obtenues entre ces méthodes seront ensuite discutées.

Deux importantes contraintes régissent la majorité de ces méthodes: 1° la population doit être close; 2° le taux de capturabilité entre les animaux doit être identique. Ces hypothèses seront discutées ci-dessous (chap. 5.1.1 et 5.1.2).

5.1.1 La population est-elle close?

La réponse à cette question est d'une importance capitale pour certaines méthodes d'estimation; en effet, si la population est ouverte, les techniques basées directement sur la méthode du Lincoln Index ne sont plus utilisables. Cependant, le terme clos pour un estimateur d'effectif comprend plusieurs facettes:

- la population doit être isolée des autres populations, sans aucune possibilité d'échange
- il ne doit pas y avoir de mortalité durant l'étude
- il ne doit pas y avoir de recrutement par naissance

La population de *V. berus* étudiée semble isolée; en effet, une seule observation récente (Monney, comm. pers.) a été réalisée en dehors de la zone étudiée. Pour ma part, plusieurs zones favorables hors de la zone d'étude ont été visitées à plusieurs reprises. Ces zones se trouvaient à moins de 700 m des observations réalisées dans la zone d'étude. Durant ces recherches, aucune présence d'ophidien n'a été observée. Bien que les péliades puissent parcourir plus d'un kilomètre (Viitanen, 1967; Prestt, 1971) dans certains milieux, il semble peu probable qu'une autre population se trouve à une distance suffisante pour qu'il y ait de l'immigration. Par

contre, on ne peut exclure que quelques animaux puissent émigrer, sortant ainsi de la zone parcourue; ceci devait être le cas pour l'animal observé par Monney.

La mortalité est incontestable durant une année même sur des animaux adultes; néanmoins, elle est très faible sur des animaux adultes puisque durant l'année 1997, 10 femelles gestantes (les animaux les plus visibles, mais aussi les plus exposés aux prédateurs) ont été suivies depuis mi-mai à septembre sans aucune disparition. De plus, les méthodes d'estimations de populations closes acceptent une légère mortalité; dans ce cas, l'estimation obtenue procure le nombre d'animaux au début de l'étude (Seber, 1973). Dans cette étude, la mortalité n'a que très peu d'influence sur l'estimation des adultes et sera, pour cette estimation, considérée comme nulle durant les 7 mois d'observation de 1997.

L'influence du dernier point, le recrutement, est nulle durant une saison puisque les animaux adultes sont facilement reconnaissables au moyen de leur taille et leur poids; par contre, comme cette étude porte sur deux ans (1997 et 1998), certaines péliades peuvent devenir matures en 1998, alors qu'elles ne l'étaient pas en 1997. Ainsi les estimations réalisées avec les captures de 1998 seront utilisées uniquement comme valeur de contrôle des estimations de 1997.

5.1.2 La capturabilité est-elle identique entre les animaux?

Il a été montré que les vipères s'exposent de manière variable au cours de leur vie (Neumeyer, 1987; Saint Girons, 1994; Bonnet & Naulleau, 1996). Cependant, cette indication sera confirmée pour les péliades jurassiennes dans ce chapitre.

Méthodes

Plusieurs tests d'"Equal Catchability" ou tests de même capturabilité ont été proposés (Krebs, 1989); je n'utiliserai dans cette étude que le "Zero-Truncated Poisson Test" qui considère une mortalité très faible et plusieurs séances de captures. De plus, il possède l'avantage de ne pas être trop influencé par la présence de séance sans capture et par un faible nombre de recaptures. Ce test compare la distribution observée du nombre de captures pour chaque animal avec une distribution théorique issue de la courbe de Poisson. Les formules mathématiques se trouvent en annexe 4.

Néanmoins, il paraît évident, au vu des observations réalisées sur le terrain, que la capturabilité varie entre plusieurs groupes. En effet, les femelles gestantes sont fréquemment capturées toute l'année, alors que les femelles non gestantes sont peu capturées; de plus, les mâles sont fortement capturés au printemps (période d'accouplement), mais ils sont très discrets durant le reste de l'année. Il sera donc évident de séparer ces trois groupes pour réaliser les estimations d'effectif. Le test de même capturabilité permettra de confirmer ou de contredire ces inégalités. Il permettra aussi de tester la capturabilité à l'intérieur de ces groupes. Pour cette analyse, seules les données récoltées en 1997 seront utilisées, puisque la majorité des femelles changent de statut reproducteur d'une année à l'autre et qu'il y a eu recrutement pour les mâles en 1998 (cf. chap. 5.4).

Résultats

Le groupe le plus capturé a été celui des femelles gestantes, avec 60 captures de 13 femelles différentes; leur taux de capturabilité moyen, calculé par CAPTURE est de 0,462. Par contre, les femelles non gestantes sont nettement moins observées. Au total, 17 femelles non gestantes ont été capturées à 33 reprises. Leur taux moyen de capture s'élève à 0,165, soit un taux 2,8 fois plus faible que pour les femelles gestantes. Les mâles sont les moins capturés avec une capturabilité de 0,0655. Les captures de mâles interviennent principalement avant mi-mai: 14 captures de mâles

pour 17 de femelles, (soit 45%). Après cette période, les mâles ont été que rarement capturés (12 captures de mâles pour 76 captures de femelles, soit 15.8%).

Par le Zero-Truncated Poisson Test, je constate que la capturabilité n'est pas identique pour tous les animaux ($\chi^2=3.754$, dl=4, $p>0.10$, NS). Il en est de même pour la capturabilité entre les femelles gestantes et entre les non gestantes (avec respectivement $\chi^2=2.843$, dl=3, $p>0.10$ et $\chi^2=0.436$, dl=1, $p>0.10$, NS). Par contre, les mâles montrent une capturabilité significativement identique entre eux ($\chi^2=0.042$, dl=1, $p<0.05^*$).

Discussion

Comme il était prévisible, les taux de capturabilité varient fortement entre les femelles gestantes, les femelles non gestantes et les mâles. En effet, les femelles gestantes qui recherchent assidûment la chaleur sont beaucoup plus visibles que les femelles non gestantes. Cette constatation a déjà été démontrée de manière flagrante par Bonnet & Naulleau (1996) sur *V. aspis* en France; ils observent une différence de capturabilité 1,5 fois plus grande pour les femelles gestantes. Le comportement des femelles gestantes de *V. berus* est donc tout à fait comparable à celui de l'aspic concernant la grande thermophilie liée à la gestation (Neumeyer, 1987; Charland & Gregory, 1990). Par contre, à l'intérieur de ces 3 groupes, le taux de capturabilité n'est pas toujours constant. Ainsi, il semble que certains animaux soient capturés plus régulièrement. Plusieurs paramètres peuvent expliquer cette différence comme: 1° la taille et le poids de l'animal, un serpent plus gros étant potentiellement plus visible; 2° la zone étudiée n'étant pas homogène, il se peut que certaines zones permettent à certains animaux de mieux se dissimuler, et ainsi d'être moins régulièrement capturés. De plus, l'approche de la mue et la digestion augmente la thermophilie des serpents. Mais d'après les observations réalisées sur le terrain, il semble évident que certaines femelles gestantes s'exposent plus régulièrement et de manière plus visible que d'autres. Il en est de même pour quelques femelles non gestantes. La capturabilité est donc variable d'une vipère à l'autre.

Par contre, le groupe des mâles est le seul pouvant être considéré comme ayant une capturabilité identique entre tous les individus. Comme il était prévisible avant cette expérience, les mâles sont beaucoup moins fréquemment capturés, puisqu'ils sont nettement plus petits que les femelles et surtout très discrets en dehors de la période d'accouplement. Avant mi-mai, les captures comportent une forte proportion de mâles (45%) alors qu'à partir de fin mai, les mâles ne sont capturés que rarement (15,8% de mâles). Saint Girons (1952), avec *V. aspis*, a observé le même phénomène de captures des mâles principalement au printemps, lors de la période d'accouplement; néanmoins, ses observations indiquent des différences entre les deux sexes plus faibles puisque les mâles de vipères aspics sont de taille comparable aux femelles, donc plus facilement observables que des mâles de vipères péliades.

En conclusion, 3 groupes ont été formés afin de séparer les vipères possédant des capturabilités fortement différentes:

- les femelles gestantes: de par leur forte exposition au soleil et le peu de recherche de nourriture durant leur gestation, elles sont les vipères les plus capturées
- les femelles non gestantes: contrairement aux précédentes, elles sont plus discrètes à cause de leur comportement moins exposé
- les mâles sont très actifs au printemps lors de la recherche des femelles; de plus, par leur couleur très contrastée à cette période, ils sont aisément capturés; après la période de reproduction, ils deviennent plus discrets et leur petite taille peut les faire passer inaperçus. Ce dernier groupe est le seul qui peut

réellement être considéré comme homogène au niveau du taux de capturabilité.

5.2 Méthodes d'estimation de l'effectif des adultes

De nombreux ouvrages des références proposent diverses méthodes d'estimation d'effectif. Pour cette étude, deux ouvrages ont préférentiellement été utilisés, soit "Ecological Methodology" de Krebs (1989) et "Measuring and Monitoring Biological Diversity, standard Methods for Amphibians" de Heyer *et al.* (1994). La consultation de ces ouvrages permet d'approfondir les connaissances des méthodes utilisées dans cette étude et regroupent les formules mathématiques, aussi présentes en annexe 5.

5.2.1 Méthode de Schnabel (1938)

Cette méthode est une extension de la méthode de Peterson (ou Lincoln-Index) pour plusieurs séances de captures; elle est basée sur une proportion d'animaux marqués identique à la proportion d'animaux capturés à une précédente séance et déjà marqués. Cette démarche recouvre toutes les contraintes de la méthode de Peterson, soit que la population doit être constante, que tous les animaux doivent avoir la même capturabilité, que le marquage n'affecte pas la capturabilité et qu'il n'y ait pas de perte de marquage (Krebs, 1989).

Comme les mesures sont relevées durant une période assez longue (1 année), on peut considérer que la mortalité dans cette période n'est pas nulle, bien qu'elle soit assez faible pour des vipères adultes. Cette méthode autorise une mortalité non nulle entre les périodes de marquage, pour autant que celle-ci intervienne dans les mêmes proportions sur les animaux marqués que sur les animaux non marqués. Dans ce cas, le nombre d'animaux estimés est l'effectif à la première séance. Néanmoins, la précision de l'estimation n'en est pas affectée.

La méthode de Schnabel donne la possibilité de tester l'absence ou la présence de violation des contraintes; la régression de la proportion d'animaux déjà marqués à une séance en fonction du nombre total d'animaux déjà marqués doit procurer une droite s'il n'y a pas de violation, et une courbe si des violations de contrainte interviennent. Malheureusement, ce test n'indique pas quelle contrainte n'a pas été respectée.

5.2.2 Programme CAPTURE (Otis *et al.*, 1978)

Pour éviter une des principales contraintes de la méthode précédente, Otis *et al.* (1978) ont proposé une technique d'estimation permettant d'avoir des taux de capturabilité variables entre les animaux ou entre les séances. L'idée globale de cette méthode est basée sur l'hypothèse que la capturabilité des animaux suit une courbe gaussienne. Un programme informatique (mis à disposition sur le web sous <http://www.cnr.colostate.edu/~gwhite/software.html>) a été réalisé sur cette base et rend l'estimation aisée; de plus, les intervalles de confiance 95% et la variance de l'estimation sont directement calculés.

En mode M(t), où la capturabilité varie d'une séance de captures à l'autre, le modèle utilise la probabilité de distribution des histoires de capture (de type 0100100) en fonction du nombre total d'animaux de la population.

Pour le mode M(h), où la capturabilité varie d'un animal à l'autre, on considère que la probabilité de capture est un échantillonnage aléatoire de la taille de la population d'une distribution F définie entre 0 et 1; dans ce cas, l'estimation est la somme du produit des constantes définies par un estimateur de type "Jackknife"

avec le nombre d'animaux capturés à un nombre donné de séances. Les intervalles de confiance sont aussi construits sur des simulations produites par les valeurs fournies. Cette méthode possède une robustesse assez élevée.

5.2.3 Méthode de Jolly-Seber

La méthode est basée sur la dernière capture d'un animal; cette question semble plus informative (selon Leslie, 1952) que de savoir quand l'animal a été capturé pour la première fois. Ainsi, cette méthode permet de tenir compte des modifications constantes de la taille de la population dues aux naissances, des individus morts, ainsi qu'aux mouvements d'immigration et d'émigration. Avec cette méthode, la contrainte d'une population close des estimateurs précédents n'existe plus. Par contre, la capturabilité entre les animaux marqués et non marqués doit être égale à chaque séance de captures. Tous les animaux marqués doivent avoir la même probabilité de survie entre les séances de captures. Finalement, cette méthode, comme les précédentes, interdit la perte des marques, ainsi qu'un échantillonnage trop long par rapport aux intervalles entre les séances de captures.

Cette méthode demande une marque spécifique à chaque séance de captures. De plus, elle permet de considérer des intervalles de temps variables entre chaque séance, ainsi qu'une extension sur plusieurs années de l'expérience.

5.2.4 Estimateur de Fisher-Ford

Cette méthode, issue de l'estimateur de Peterson, assume un pourcentage d'animaux marqués à une séance de captures identique au pourcentage d'animaux déjà marqués et relâchés dans toute la population. Pour cela, les animaux doivent être suivis durant plusieurs séances de captures et doivent avoir un taux de survie constant. Cette méthode, comme la précédente, permet d'estimer la population à chaque séance. De plus, une extension de cette méthode permet d'estimer le taux de survie des animaux. Le seul défaut de cette technique, par rapport à la méthode précédente, est de ne pas admettre un taux de survie variable entre les séances.

5.3 *Estimation de l'effectif des adultes*

L'ensemble des estimateurs utilisés, à l'exception du programme CAPTURE, demande une capturabilité identique entre les animaux. Il s'impose donc d'estimer les mâles, les femelles non gestantes et les femelles gestantes séparément (cf. chap. 5.1.2). En effet, les dernières sont beaucoup plus souvent capturées car s'exposant un maximum (en moyenne 4,3 fois en 10 séances).

En 1997, 60 captures de 13 femelles gestantes ont été effectuées, alors que 17 femelles non gestantes ont été capturées à 33 reprises. L'état des femelles (gestantes ou non) a été déterminé en fonction du poids, de la taille de l'animal, de la date de capture, de la palpation de l'animal et de la mise en élevage des femelles potentiellement gestantes. Quant aux mâles, 13 animaux ont été marqués et capturés 26 fois. En 1998, 6 femelles ont été capturées une seule fois (aucune d'entre elles était gestante en 1997) et 14 captures de 11 mâles différents (dont 7 nouveaux ou jeunes adultes). Puisque seulement des femelles considérées comme non gestantes en 1997 et des mâles ont été capturés en 1998, les estimations des femelles gestantes réalisées uniquement avec les données de 1997 ne seront pas modifiées avec les observations de l'année suivante. Le sex-ratio des animaux capturés en 1997 est donc de 1:2,31 en faveur des femelles, alors qu'il est de 1:1,55 en faveur des femelles.

13 séances de captures de 2 semaines, durant lesquelles toutes les zones favorables étaient parcourues une fois, ont été effectuées en 1997; le printemps suivant, seulement 3 séances ont été réalisées. Dans certains groupes, des captures n'ont pas été réalisées à chaque séance (par exemple les femelles gestantes à fin septembre et octobre car elles étaient en cage; pas de capture de mâles durant octobre, pas de capture de femelles lors de la première séance de captures, ...).

5.3.1 Méthode de Schnabel (1938)

Selon la méthode de Schnabel, le nombre de femelles gestantes est de 12,66 (intervalle de confiance 95%: 9,61-17,17); le nombre de femelles non gestantes est de 20,50 animaux (12,91-34,17). Les mâles sont, quant à eux, estimés à 16,08 animaux (9,78-31,26). Par cette méthode, l'estimation est de 49,24 animaux adultes (32,30-82,60), avec un sex-ratio d'environ 1:2,06. Les données de 1998 augmentent légèrement l'estimation des femelles non gestantes, avec 20,67 animaux (13,70-33,86), ainsi que celle des mâles avec 18,30 animaux (12,36-28,22). Le sex-ratio s'en trouve modifié en faveur des mâles (1 mâle pour 1,82 femelles).

5.3.2 Programme CAPTURE (Otis *et al.*, 1978)

Cette méthode permettant d'estimer ensemble des animaux possédant des capturabilités différentes. Les estimations des effectifs ont ainsi été réalisées d'une part avec les trois groupes différents, mais aussi avec toutes les données regroupées; aucune différence importante entre les deux approches n'a été constatée: en mode M(t), où la capturabilité varie en fonction des séances de captures, cette technique estime à 48 vipères adultes (intervalle de confiance 95%: 45-68 animaux), avec 13 femelles gestantes (13-13), 20 femelles non gestantes (18-28) et 15 mâles (14-27), soit un sex-ratio de 1 mâle pour 2,2 femelles. Avec les captures réalisées en 1998, CAPTURE M(t) propose 21 femelles (19-30) non gestantes et 24 mâles (22-34). Le sex-ratio est alors de 1:1,42.

La méthode M(h) qui tient compte d'une variation de capturabilité en fonction de l'animal propose des estimations très proches à l'option M(t) ci-dessus, avec une population de 51 animaux adultes (intervalle de confiance 95%: 45-83), composée de 13 femelles gestantes (13-13), de 20 femelles non gestantes (18-33) et de 18 mâles (14-37); le sex-ratio est de 1 mâle pour 1,83 femelle. En ajoutant les captures de 1998, CAPTURE en mode M(h) propose une population de 22 femelles non gestantes (19-37) et 25 mâles (21-41). Le sex-ratio est donc modifié et atteint 1 mâle pour 1,4 femelles.

5.3.3 Méthode de Jolly-Seber

Avec la méthode de Jolly-Seber permettant à la population d'être ouverte, une estimation de la population est réalisée après chaque séance de captures. La moyenne de ces estimations (réalisée entre la deuxième et la dernière séance de captures) est de 10,49 femelles gestantes, 11,61 femelles non gestantes et 6,78 mâles, soit 28,88 vipères adultes et un sex-ratio de 1:3,26. Les moyennes des estimations réalisées avec les données de 1997 et 1998 proposent 12,43 femelles non gestantes et 9,88 mâles. Il y a alors 1 mâle pour 2,32 femelles.

5.3.4 Estimateur de Fisher-Ford

Tout comme la méthode précédente, l'estimation qui sera retenue est la moyenne des estimations à chaque séance; ainsi, l'estimation s'élève à 12,98 femelles gestantes, à 12,03 pour les femelles non gestantes et à 9,50 pour les mâles, soit un total de 34,51 animaux adultes et un sex-ratio à 1:2,63. En additionnant les captures

de 1998, cet estimateur propose une moyenne de 23,43 femelles non gestantes et de 12,32 mâles. Le sex-ratio est donc de 1:2,96.

5.4 Discussion des estimations de l'effectif des adultes

Les estimations réalisées avec les données de 1997 ont été séparées des évaluations utilisant les captures de 1997 et 1998. En effet, ces dernières posent le problème du recrutement, de la survie et du changement d'état reproducteur pour les femelles. Bien que considérant une mortalité faible durant les 7 mois de captures de 1997, celle-ci est beaucoup plus importante durant les 14 mois utilisés pour les captures de 97 et 98. De plus, le recrutement est nul durant une année, mais certains mâles sont devenus matures en 98; ils ne l'étaient pas encore en 97. Finalement, les femelles capturées en 1998 n'étaient pas gestantes en 1997, et ont toutes été intégrées dans ce groupe pour l'estimation d'effectif. Aucune femelle gestante en 1997 n'ayant été recapturée en 1998, les estimations de ce groupe n'intègrent que des données de 1997.

Toutes les méthodes proposent des estimations de femelles non gestantes un peu plus importantes avec les données de 1997 et 1998 que les captures de 1997 seulement. Cette augmentation est relativement faible, comprise entre 0,83% et 10%, sauf pour l'estimateur Fisher-Ford. Celui-ci propose une augmentation de près de 100% de l'estimation. La raison de cette très forte augmentation provient de la recapture en 1998 de plusieurs femelles observées pour la première fois au début de 1997, et recapturées plusieurs fois durant la première année. Avec les captures du printemps 1998, la majorité des estimateurs confirment les estimations obtenues pour les femelles non gestantes en 1997. Mais les séances de captures du printemps 1998 avaient été principalement prévues pour compléter les captures des mâles, qui sont visibles surtout au printemps. Ces observations supplémentaires ont permis d'estimer un nombre de mâles plus important, avec une augmentation comprise entre 13,8% et 66,7% (40,0% en moyenne). Cette augmentation est due à l'observation de mâles non capturés en 1997, mais aussi à l'arrivée de nouveaux mâles adultes en 1998 (juvénile en 1997); au moins 3 mâles nouvellement capturés en 1998 étaient juvéniles en 1997. Globalement, l'introduction des observations de 1998 fait augmenter les estimations réalisées sur les femelles gestantes et les mâles, en raison principalement du recrutement.

Néanmoins, les estimations d'effectif réalisées uniquement avec les données de 1997 seront conservées comme estimations de référence pour le site étudié; en effet, ces données ne sont pas influencées par le recrutement et très peu par la mortalité. On pourra malgré tout considérer que le nombre de mâles est légèrement supérieur au nombre estimé avec les données de 97 seulement.

On constate que tous les estimateurs pour les populations closes donnent un nombre d'adultes entre 48 et 51 en 1997, avec des différences maximales de 3 animaux à l'intérieur des 3 différents groupes (cf. tableau 7). Le nombre important de captures et de recaptures est le principal facteur de cette régularité dans des estimations. Par contre, les moyennes des estimations réalisées avec les méthodes pour populations ouvertes proposent des valeurs nettement inférieures aux évaluations par les méthodes pour populations closes. Ces estimations sont aussi plus faibles que le nombre d'animaux capturés. Cette dernière comparaison indique que ces évaluations sont fortement sous-estimées. La principale raison de cette sous-estimation provient du faible taux de recapturabilité. En effet, le groupe des femelles non gestantes, et surtout celui des mâles, pour lesquels les recaptures sont les plus rares, sont les groupes les plus fortement sous-estimés. Pour ces méthodes, la non-recapture des animaux provoque une surestimation de la mortalité; ces estimateurs ne considèrent pas que les animaux puissent être encore vivants et qu'ils n'ont pas été recapturés dans les dernières séances. Ainsi, le nombre de mâles estimé selon la méthode Jolly-Seber est inférieur de 50% au nombre de mâles capturés; pour la méthode de Fisher-Ford, le problème est identique, bien que ce biais semble

Tableau 7: Récapitulatif des estimations de l'effectif des *V. berus* sur le site étudié (entre parenthèses: intervalle de confiance 95%); captures de 1997 seulement.
en gras, les valeurs obtenues par la méthode CAPTURE en mode M(t), valeurs qui seront retenues pour l'estimation de la population.

^a: moyenne des estimations réalisées à chaque séance (méthodes d'estimation d'effectif pour populations ouvertes, cf. chap. 5.2), donc sans intervalle de confiance 95%.

Méthode d'estimation	nb femelles gestantes	nb femelles non gestantes	nb mâles	nb total	Sex-ratio mâle:femelle
animaux capturés en 1997 seul.	13	17	13	43	1:2,31
animaux capturés en 1997 et 1998	13	18	20	51	1:1,55
Schnabel	12,66 (9,61-17-17)	20,50 (12,91-34,17)	16,08 (9,78-31,26)	49,24 (32,30-82,60)	1:2,06
CAPTURE M(t)	13 (13-13)	20 (18-28)	15 (14-27)	48 (45-68)	1:2,20
CAPTURE M(h)	13 (13-13)	20 (18-33)	18 (14-37)	51 (45-83)	1:1,83
Fisher-Ford	12,98 ^a	12,03 ^a	9,50 ^a	34,51 ^a	1:2,63 ^a
Jolly-Seber	10,49 ^a	11,61 ^a	6,78 ^a	28,88 ^a	1:3,26 ^a

légèrement atténué. On constate en effet, lors des séances de 1998, que la recapture en 1998 de certains animaux augmente fortement l'estimation par cette méthode. Cette observation conforte l'hypothèse que les sous-estimations réalisées par les deux méthodes ouvertes proviennent d'un manque de recaptures. Au vu des résultats, ainsi que le fait que la population est close (cf. chap. 5.1.1), il semble que les estimateurs pour populations closes soient plus fiables pour cette étude. Ceci concorde avec les hypothèses proposées par Otis *et al.* (1978) qui dit: "les données de nombreuses expériences d'estimations de population sont inadéquates pour obtenir des estimations avec une précision acceptable et un biais faible en utilisant des modèles pour les populations ouvertes. De plus, [...] aucun de ces modèles pour populations ouvertes ne tient compte d'une probabilité de capture inégale des animaux pris individuellement". Pour réaliser une estimation de population des péliades sur le site étudié avec des méthodes ouvertes, il faudrait regrouper les données d'une année entière comme une seule séance (voire éventuellement 2 séances par année). Une telle estimation demanderait donc un temps d'étude beaucoup plus long, 3 à 5 ans minimum, pour obtenir une précision satisfaisante; les observations de 1998 renforcent cette opinion, puisque les valeurs issues de la méthode de Fisher-Ford se rapprochent alors des estimateurs de populations closes. Un suivi aussi long permettrait de plus d'utiliser ces méthodes pour estimer le taux de survie avec une fiabilité suffisante.

Quant à la méthode de Schnabel, elle est plus contraignante que les deux modes de CAPTURE, puisqu'elle impose une capturabilité identique; ceci n'est pas réellement le cas (cf. chap. 5.1.2). Il existe un test permettant de visualiser si les hypothèses de base pour cette méthode ont été violées; pour cela, il faut réaliser le graphique de la proportion d'animaux marqués à une capture en fonction du nombre d'animaux déjà marqués. Toutes ces valeurs doivent être alignées si les contraintes ont été respectées. Dans cette étude, le coefficient de détermination pour ce test est de 0,919 pour les femelles gestantes, de 0,860 pour les femelles non gestantes et de 0,919 pour les mâles (cf. graphiques en annexe 6). Ces valeurs assez élevées, ainsi que des probabilités toutes significatives, laissent penser que les contraintes n'ont pas été trop fortement transgressées. Le fait que les estimations réalisées par cette méthode proposent des valeurs proches des estimations réalisées par CAPTURE le laissait aussi entrevoir.

Dans les 3 méthodes proposées pour des populations closes (Schnabel, CAPTURE M(t) et M(h)), la plus appropriée semble être CAPTURE M(t); en effet, les plus grandes variations de capturabilité chez les serpents sont dues aux conditions météorologiques. Un ciel fortement ensoleillé va diminuer les chances de capturer un animal; au contraire, par temps couvert ou après une période de pluie, un nombre plus important de vipères peut être observé. La capturabilité est variable d'un animal à l'autre comme le requiert la méthode CAPTURE M(h), mais en séparant la population en trois groupes (femelles gestantes, non gestantes et mâles), la principale source de variation entre les animaux a été fortement réduite. La variation de la capturabilité est donc plus importante entre les séances que d'un animal à l'autre lorsque ceux-ci sont séparés en 3 groupes distincts.

Néanmoins, avec CAPTURE, il faudrait que la probabilité de capture soit supérieure à 0,10 pour avoir une excellente précision; tel est le cas pour les femelles gestantes dans toutes les séances, mais cette probabilité est plus faible que 0,10 pour 40% des séances pour les femelles non gestantes (moyenne: 0,165) et pour plus de 50% pour les mâles (moyenne de probabilité de capture: 0,0655). L'estimation des femelles gestantes est donc d'une très grande robustesse, alors que celles des femelles non gestantes l'est moins et l'estimation des mâles ne l'est pas beaucoup; on peut aussi voir cette robustesse avec les intervalles de confiance dans le tableau 7.

Cependant, pour toutes les raisons exprimées plus haut, les estimations réalisées par CAPTURE M(t) seront utilisées pour indiquer le nombre de péliades sur le site étudié.

Le sex-ratio des animaux capturés en 1997 est de 1 mâle pour 2,31 femelles. Avec les valeurs de 1998, le sex-ratio tombe à 1 mâle pour 1,55 femelles. Cette différence est due aux captures de 1998 réalisées uniquement au printemps, ainsi qu'au recrutement. Les estimations réalisées par CAPTURE M(t) proposent un nombre de 15 mâles pour 33 femelles soit un sex-ratio très proche de la valeur obtenue lors des captures de 1997, soit de 2,2 femelles par mâle. Il est compréhensible de trouver des valeurs de sex-ratio très proche puisque selon cette estimation, la majorité des animaux a été capturée (44 captures pour une estimation de 48 animaux, soit plus de 90% des animaux ont été capturés). Néanmoins, comme vu sous le chapitre 5.1.2, les mâles sont capturés aussi fréquemment que les femelles (gestantes ou non) uniquement durant le printemps; passé mi-mai, ils sont très discrets car de taille nettement plus faible que celles-ci. Saint Girons (1952) qui a étudié une petite population de vipère aspic, trouve un sex-ratio proche de 1, avec 16 mâles pour 17 femelles. Tout comme cette étude, il trouve de fortes différences de capturabilité pour les mâles durant l'année avec une proportion de 2,8 captures de mâles pour 1 femelle entre avril à mai, alors que durant le reste de l'année, cette proportion n'est que de 0,75 mâle pour 1 femelle capturés. La proportion de mâles sur le site étudié est nettement plus faible, mais la différence provient principalement de la différence de taille et de poids (donc de capturabilité) entre les mâles et les femelles: celle-ci est quasi nulle pour *V. aspis* (Naulleau, 1987; Monney, 1990), alors qu'elle est fortement marquée chez *V. berus* (chap. 4; Neumeyer, 1992; Monney, 1996). Bien qu'influencé par le recrutement, le sex-ratio issu des observations conjointes de 97 et 98 montre une proportion de femelles plus faible, mais toujours supérieure à un sex-ratio équilibré. La population de femelles est donc plus importante que celle des mâles sur le site étudié, avec un rapport proche de 2 femelles pour 1 mâle.

Avec les estimations réalisées par CAPTURE M(t) et les surfaces calculées au chapitre 3.2, la densité des péliades sur le site est de 1 péliade adulte par hectare en considérant l'ensemble de la zone étudiée; en considérant seulement les zones les plus favorables, elle est par contre de 8,8 animaux/ha. En comparaison, Neumeyer (1987) dans une zone favorable des Alpes suisses observe une densité de 3 péliades adultes par hectare. Pour sa part, Luiselli (1993) constate une densité très importante (11,1 animaux/ha) sur un site globalement favorable dans les Alpes sud-orientales. Dans les Préalpes suisses, Monney (1996) a déterminé une densité de vipères (*V. berus* et *V. aspis*) de 5,3 et 5,5 suivant les sites. Globalement, dans les sites favorables aux serpents, la densité de vipères est comprise entre 3 et 10 animaux adultes par hectare. L'estimation de la densité sur la zone étudiée laisse donc penser que le site comporte une densité importante dans les zones les plus favorables, mais que l'ensemble du site n'est pas suffisamment accueillant pour héberger une densité générale importante.

6. Estimation du risque d'extinction

Le chapitre précédent a permis d'estimer le nombre d'animaux adultes et de connaître le nombre de naissances de 1997. Comme discuté ci-dessus, seules les estimations d'effectif basées sur les captures réalisées en 1997 seront utilisées dans cette section.

Afin d'évaluer le risque d'extinction de la population, plusieurs paramètres supplémentaires doivent être évalués. Il faut connaître, entre autres, le profil démographique de la population actuelle et estimer les taux de survie des adultes et des juvéniles. Seules les femelles seront utilisées dans les différents modèles de population, les mâles n'étant pas directement impliqués dans le taux de fécondité et dans les autres variables utilisés pour la survie de la population.

6.1 Profil démographique

6.1.1 Méthode de séparation en classes d'âge

Afin de séparer différents groupes d'âge chez les femelles, la taille totale de celles-ci a été utilisée; en effet, la taille est directement liée à l'âge de l'animal chez les amphibiens et les reptiles (Duellman & Trueb, 1985; Halliday & Verrell, 1988). De plus, les femelles ne grandissent pas ou peu lorsqu'elles sont gestantes, alors que leur croissance est plus élevée lorsqu'elles ne le sont pas (Prestit, 1971). La croissance se fait donc plus ou moins par palier et il est possible de retrouver ces étapes. Il n'est par contre pas possible de faire de même pour les mâles car leur croissance, après leur maturité, n'est plus régulière; leur taille n'est donc pas directement fonction de leur âge (Luiselli, 1995). Les séparations en classes d'âges permettront de concevoir une structure d'âge. Par contre, elles ne permettent pas d'estimer avec précision l'âge de l'animal (Gibbons, 1976; Duellman & Trueb, 1985) puisque le taux de croissance est variable d'un individu à l'autre.

Pour extraire plusieurs classes de tailles différentes, le test d'homogénéité de Möls a été utilisé. Il permet de séparer deux groupes dans un ensemble de données, en attribuant la limite entre ces deux groupes, ou de confirmer l'homogénéité de l'échantillon (Möls, 1987). Un programme informatique réalisé en BASIC (Neet, 1993) donne le critère α , probabilité que les deux groupes soient séparés, et la valeur de séparation des deux groupes si α est inférieur ou égal à 0,05 (seuil de probabilité fixé par le programme). Le nombre minimal d'observation est de 5 pour que le test puisse être utilisé.

6.1.2 Séparation en classes d'âge

5 groupes différents de femelles ont pu être constitués à partir des 30 femelles capturées en 1997 (cf. tableau 8). 3 des 4 séparations sont significatives, la dernière étant très proche du seuil de probabilité ($\alpha = 0.056$, NS). Par contre, cette séparation entre la Classe 1 et la Classe 2 est significative en tenant compte de la taille SVL ($\alpha = 0.026^*$). La Classe 2, le groupe le plus important, montre une tendance non significative à former 2 groupes comprenant 5 et 6 animaux chacun. Les différentes classes comprennent des animaux possédant des différences de tailles de maximum 1,5 à 2 cm; seule la Classe 2 possède des différences de tailles nettement plus importantes, jusqu'à 4,5 cm. La séparation entre toutes les classes est d'au moins 1 cm. Graphiquement, on peut observer les écarts entre les classes sur la figure 15.

La séparation par taille totale est la méthode qui, dans cette étude, permet d'obtenir un maximum de classes avec des différences significatives entre elles. La taille SVL propose 3 séparations significatives très proche des séparations réalisées par la taille totale. Même le groupement de plusieurs facteurs (taille, poids, SVL, queue, ...) ne donne pas autant de classes significativement différentes que la taille totale.

Bien que la taille ne soit pas une indication de l'âge chez les mâles, une tentative de formation de classes différentes par la technique de Möls a été réalisée avec ces animaux. Un seul groupe se distingue clairement du reste des mâles, comprenant les 3 plus grands mâles. Ce groupe se dégage de manière significative ($p=0.042^*$) en tenant compte de la taille totale, mais aussi de manière non significative avec d'autres paramètres seuls ou groupés.

Tableau 8: Différentes Classes de taille des femelles adultes (séparée par le test de Möls) avec les limites de chaque Classe et le seuil de probabilité de séparation des classes + séparation significative en utilisant la longueur du corps (SVL), $p=0.026^*$.

	Classe 1		Classe 2		Classe 3		Classe 4		Classe 5
taille de séparation	49-51	0.056 +	54-58.5	0.018*	59.5-61	0.009*	62-63.5	0.032*	65
nb animaux	3		11		6		7		3

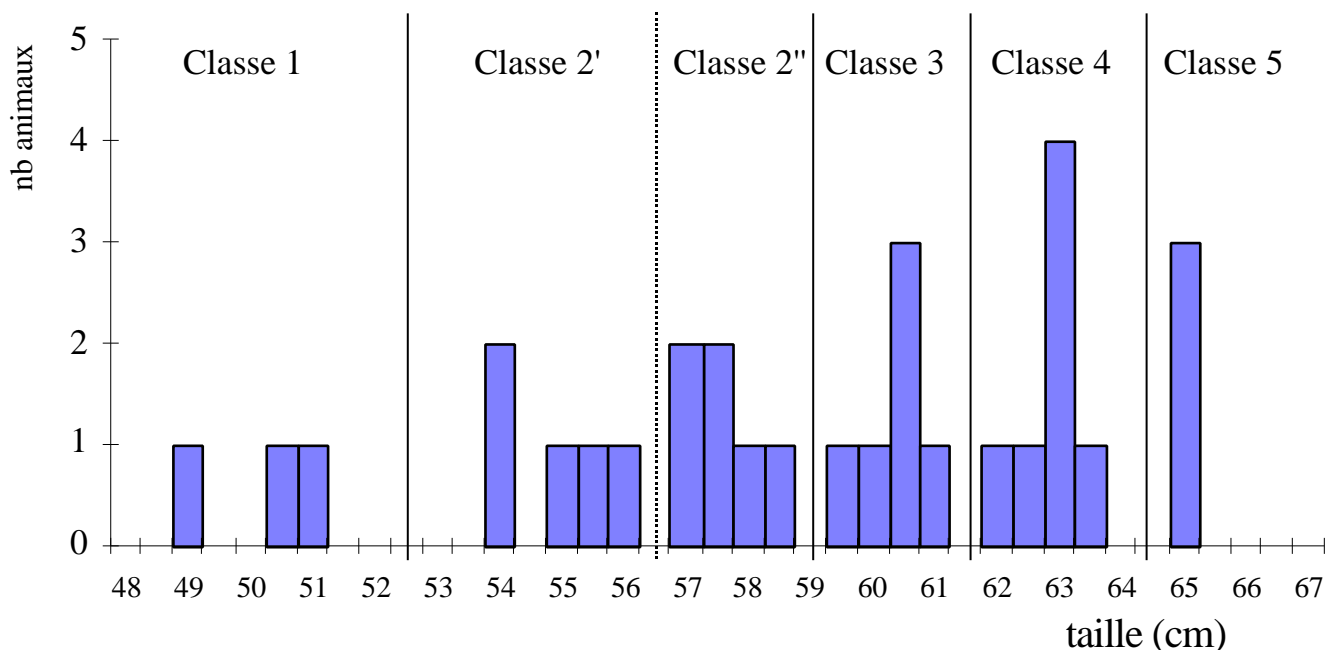


Figure 15: Histogramme de taille des femelles avec séparation des différentes Classes calculées par le test de Möls.

6.1.3 Discussion

Au vu des résultats obtenus avec le test de Möls, il apparaît que la taille totale est le paramètre permettant de former le plus de groupes significativement différents. Le choix de la taille totale s'avère donc judicieux comme moyen de séparation de groupes d'âges chez les serpents. Pour les populations de vipères qui ne se reproduisent pas toutes les années, il est évident que la croissance se réalise plus ou moins par palier avec une très faible croissance durant les années destinées à la gestation, l'investissement énergétique étant employé à la reproduction (Prestit, 1971). Au contraire, la croissance de l'animal est nettement plus forte durant les années destinées à la prise de poids. L'étude des péliades dans le Jura vaudois peut difficilement montrer ces paliers puisqu'elle a été réalisée durant une saison uniquement. Néanmoins, les femelles non gestantes 24 et 47 ont grandi de respectivement 0,5 cm en 54 jours et 1 cm en 35 jours, alors qu'aucune croissance n'a été mesurée sur les 13 femelles gestantes. Il paraît donc évident que la taille est fonction de l'âge. Cependant, des animaux d'une même taille peuvent avoir un âge légèrement différent à cause d'un investissement dans la reproduction dissemblable. Au contraire, le poids ne peut pas être utilisé comme moyen de séparation des différentes classes d'âge bien qu'il soit fonction de la taille; en effet, il est trop sujet aux fluctuations journalières et annuelles par l'ingestion de proies et l'état reproducteur de l'animal.

Les différentes classes seront utilisées dans le chapitre 6.3 pour l'évaluation des risques d'extinction de la population. Pour une telle étude, les mâles ne sont pas nécessaires si on considère qu'ils sont suffisamment nombreux pour féconder toutes les femelles reproductrices. Dans ce cas, l'effet Allee n'est pas envisagé (voir aussi chap. 6.4.1.2).

La Classe 2 comprend le plus grand nombre d'individus, avec certainement des animaux d'âges plus variés que les 3 classes suivantes. En effet, on constate dans ce groupe une tendance à former 2 classes distinctes (2' avec 5 péliades dans l'intervalle 54-56 cm et 2'' avec 6 animaux dans l'intervalle 57-58,5 cm). De plus, l'intervalle de taille de ce groupe est deux fois plus important que pour les intervalles des autres groupes. Il est donc plus réaliste de considérer la Classe 2 comme regroupant 2 classes de taille différentes; ces 2 classes seront donc nommées Classe 2' et Classe 2''. En considérant la séparation de la Classe 2 en deux groupes distincts, on constate une légère augmentation du nombre d'animaux avec l'augmentation de leur taille, (cf. tableau 8) sauf pour la classe des très grandes femelles (Classe 5). Dans une population stable, le nombre d'animaux devrait au contraire diminuer avec l'augmentation de l'âge. Ainsi, en considérant que chaque classe (avec 2' et 2'') comprend des animaux nés dans un même intervalle de temps, cette augmentation indiquerait que la population est en diminution, avec un recrutement d'adultes insuffisant pour maintenir à long terme la population.

Malgré la séparation des serpents en classes de taille, correspondant approximativement à un âge commun des animaux, il est difficile de donner un âge exact à des reptiles adultes sans réaliser une squelettochronologie, celle-ci nécessite la mort du serpent (Halliday & Verrell, 1988). Néanmoins, en considérant que chaque

Tableau 9: Ages approximatifs et tailles des femelles des différentes Classes

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5
taille de séparation [cm]	49-51	54-58.5	59.5-61	62-63.5	65
âge approximatif des animaux de cette classe [ans]	5	6-12	11-15	14-18	18

femelle passe d'une classe d'âge à l'autre pendant la période non reproductrice, que la fréquence de reproduction est de 2,5 ans (cf. chap. 4.2.2.2) et que les animaux de Classe 1 ont 5 ans (première année considérée comme adulte), les animaux de 65 cm doivent avoir environ 18 ans. Il est probable que certains animaux restent plus longtemps dans certaines classes d'âge et que l'âge des plus grandes femelles soit proche ou supérieur à 20 ans. Les autres classes doivent comprendre des animaux de 6 à environ 10-12 ans pour la classe 2, de 11-15 ans pour la classe 3, de 14-18 ans pour la classe 4 et de 18 ans et plus pour la dernière classe d'âge (cf. tableau 9).

6.2 Taux de survie

Le taux de survie est une donnée primordiale pour estimer les risques d'extinction d'une population.

6.2.1 Méthodes d'estimation de la survie

Deux approches principales sont utilisées pour estimer la survie d'un animal:

- Méthode directe: elle consiste à suivre des animaux (cohorte) durant toute leur vie ou une partie de celle-ci et d'observer la proportion d'animaux qui disparaissent en fonction du temps écoulé.
- Méthode indirecte: cette méthode consiste à prendre une population à un instant donné et à observer la diminution des effectifs entre chaque groupe d'âge.

La première méthode est d'une plus grande précision, mais pose problème pour des études réalisées dans un temps réduit avec des animaux à durée de vie importante.

6.2.1.1 Adultes

Dans cette étude, il est impossible d'utiliser la méthode d'estimation directe de la survie annuelle, puisque l'étude a duré que 14 mois. De plus, comme vu dans le chapitre 6.1.3, il n'est pas possible de donner un âge à un animal adulte avec précision. Ainsi, la survie sera calculée par décroissance du nombre d'animaux dans chaque classe d'âge. Pour des classes ayant entre elles une même durée, la survie annuelle peut être calculée par:

$$s = \sqrt[t]{\frac{\text{nb animaux}_{\text{classe}(x)}}{\text{nb animaux}_{\text{classe}(x-1)}}} \quad \text{où } t = \text{durée en année d'une classe d'âge (Tanner, 1978)}$$

En considérant que la population est stable, on peut émettre l'hypothèse que le recrutement annuel en nouveaux adultes compense la mortalité annuelle des pelliades adultes. A partir de cette hypothèse, il est aussi possible d'estimer la survie annuelle.

La survie des adultes sera calculée uniquement pour les femelles puisque les mâles n'interviendront pas dans l'estimation de la survie de la population (cf. chap. 6). De plus, les estimateurs de populations ouvertes telles que Jolly-Seber et Fisher-Ford, utilisés pour l'estimation de la taille de la population (cf. chap. 5), indiquent les taux de survie des animaux. Pour la méthode de Jolly-Seber, la survie est évaluée entre chaque séance. Afin d'obtenir la survie annuelle, la survie moyenne entre chaque séance sera multipliée autant de fois qu'il y a de séances de captures (survie annuelle = (survie moyenne entre chaque séance)^{nb séances de captures}). Au contraire, Fisher-Ford estime la survie depuis le début à la fin des séances de captures, soit durant une saison entière dans cette étude. Néanmoins, les données de survie fournies par ces méthodes seront considérées avec de grandes précautions suite aux problèmes inhérents à ces procédés (cf. chap. 5.4).

6.2.1.2 Juvéniles

La proportion de juvéniles capturés étant très faible et variant en fonction de leur âge (les animaux les plus grands et plus âgés sont les plus capturés), il n'est pas possible d'estimer la survie des juvéniles par la décroissance du nombre d'animaux capturés pour chaque année. Ainsi, l'estimation de la survie des juvéniles se basera aussi sur l'hypothèse qu'une population stable comprend un recrutement annuel connu (nombre de nouveau-nés femelles) et un nombre connu d'animaux adulte à un âge donné (nombre de jeunes femelles de 5 ans). Il est de plus possible, dans un tableur, d'introduire un facteur fonction de l'âge de l'animal (poids ou taille) influençant la survie pour estimer une survie annuelle différente pour chaque âge. Ainsi, la survie évaluée ne sera pas identique entre tous les âges, mais pourra s'accroître avec l'augmentation de l'âge des serpents.

6.2.2 Estimation des taux de survie

6.2.2.1 Adultes

En séparant la Classe 2 en deux groupes (cf. chap. 6.1), on constate dans le tableau 8 que le nombre d'animaux croît dans chaque classe, à l'exception de la Classe 5 (3, puis 5, 6, 6, 7 et finalement 3 femelles). La méthode d'estimation de survie par décroissance du nombre d'animaux donne donc des survies supérieures ou égales à 1.

Par recrutement, la mortalité est estimée à 10% avec 3 nouvelles femelles adultes capturées en 1997 pour 30 femelles capturées.

La méthode de Jolly-Seber calcule une estimation de survie entre chaque séance. La moyenne de ces survies pour les captures de 1997 uniquement (de la deuxième à l'avant-dernière séance) est de 0,929 pour les femelles gestantes (écart-type: 0,361), de 0,833 (0,530) pour les femelles non gestantes et de 0,817 (0,457) pour les mâles. Ainsi, la survie annuelle moyenne calculée par cette méthode est inférieure à 0,5 pour tous les groupes (cf. tableau 10). La méthode de Fisher-Ford donne une estimation de la survie sur toute la série de captures (donc toute la saison 1997); les valeurs sont de 0,761 pour les femelles gestantes, de 0,214 pour les femelles non gestantes et de 0,254 pour les mâles (cf. tableau 10).

Tableau 10: Survies annuelles estimées par décroissance du nombre d'animaux dans les différentes classes d'âges, par recrutement et par les méthodes de Jolly-Seber et de Fisher-Ford (cf. chap. 6.2.1.1); en gras: méthode retenue.

	décroissance	recrutement	Jolly-Seber	Fisher-Ford
femelles gestantes	1	0,90	0,479	0,761
femelles non gestantes			0,161	0,214
mâles			0,133	0,254

6.2.2.2 Juvéniles

Durant l'année 1997, 47 femelles sont nées et 3 femelles de 5 ans ont été capturées. Il faut apporter un facteur de correction au nombre de femelles de 5 ans, puisque, selon l'estimation réalisée par CAPTURE (cf. chap. 5.3), toutes les femelles n'ont pas été capturées. 30 des 33 femelles estimées ont été capturées. On peut donc considérer que 90,9% des femelles de 5 ans ont été capturées; il y a donc statistiquement 3,3 femelles de 5 ans en 1997.

Ainsi, le taux de survie entre la naissance et l'âge adulte est de 7,0%. En considérant que le taux de survie est constant entre la naissance et l'âge adulte, il est évalué à 0,588 par année. Mais il est évident que la mortalité est plus importante pour les juvéniles de petite taille, alors que les plus âgés possèdent une survie plus importante. Sur cette base, il est possible d'évaluer le taux de survie des juvéniles en fonction de leur âge et de leur taille. Ainsi, je considère que les animaux de plus grandes tailles ont une survie plus importante (moins de prédateurs). On peut alors estimer une fonction permettant d'obtenir une survie entre 0 et 5 ans de 7% et proportionnel au poids théorique de l'animal (cf. figure 14). L'équation la plus appropriée correspond à:

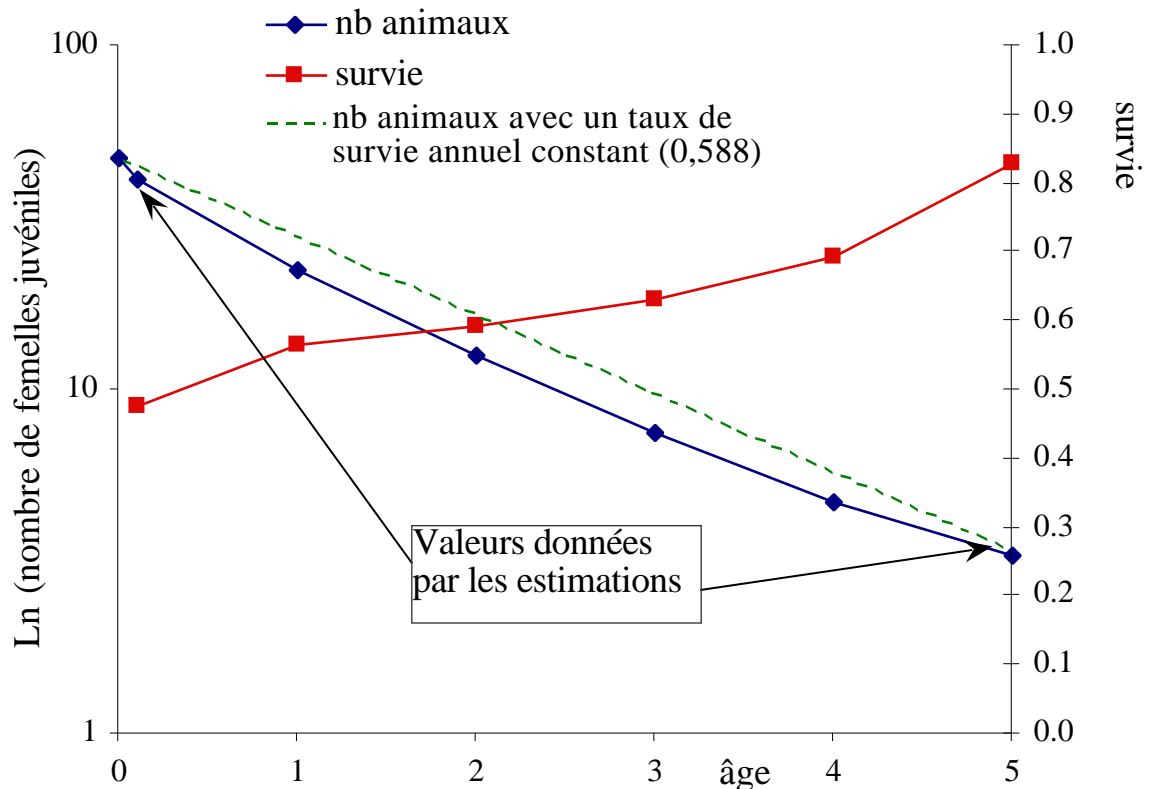


Figure 16: Relation entre la survie et l'âge des juvéniles de *V. berus* dans le Jura vaudois suivant l'équation décrite dans le chapitre 6.2.2.2 et impact sur les évaluations des effectifs des juvéniles.

$$\text{survie} = 0,0042 * \text{poids théorique} + 0,53 \text{ (cf. figure 16)}$$

Les valeurs qui sont ainsi calculées ne sont qu'une indication permettant de réaliser quelques comparaisons. Les taux de survie calculés (cf. tableau 11) varient entre 0.476 pour la première année (avec la mortalité à la naissance de 13,3%) et 0.695 pour les femelles de 4 ans. Avec la fonction du poids, la valeur de survie estimée pour les jeunes femelles adultes (5 ans) est de 0,83.

Tableau 11: Table de survie des juvéniles calculée par recrutement: la survie est fonction du poids moyen théorique des juvéniles (calculé par la fonction de la figure 14); La fonction $y=0,0042x+0,53$ permet d'obtenir des taux de survie juvéniles liés au poids théorique des juvéniles et à une survie de 7% entre 0 et 5 ans (cf. chap. 6.2.2.2). La survie pour la première année tient compte de la mortalité à la naissance et la mortalité de l'année; 0.1 donne le nombre d'animaux après la mortalité à la naissance.

âge 15 sept.	nombre	taille moy.	poids théorique	survie fonction poids $y=0.0042*\text{poids}+0.53$
0	47.00			0.867
0.1	40.75	17	4.66	0.476
1	22.39	24.6	8.75	0.567
2	12.69	30.9	14.72	0.592
3	7.51	37	24.37	0.632
4	4.75	42.8	39.34	0.695
5	3.30	50	71.29	0.829

6.2.3 Discussion

Survie des adultes

Avec la technique du recrutement, l'estimation de la survie des adultes est de 90% pour les femelles (gestantes et non gestantes groupées). Cette approche semble fournir l'évaluation du taux de survie le plus vraisemblable, et la valeur de 0,90 sera retenue comme valeur de survie pour les adultes dans les évaluations du risque d'extinction (chap. 6.3). En effet, la méthode utilisant une décroissance progressive du nombre d'animaux dans les différentes classes d'âges propose des survies égales ou supérieures à 1. Avec les techniques issues des estimations d'effectif, les taux de survie sont tous inférieurs à 0,9. Ces dernières évaluations sont sous-estimées de manière flagrante, avec des taux de survie de 0,48 et 0,76 pour les femelles gestantes, et même inférieur à 0,3 pour les femelles non gestantes et les mâles. Globalement, avec toutes ces méthodes, il n'est pas possible d'évaluer une mortalité éventuellement plus importante des femelles gestantes (Madsen & Shine, 1993) puisque les femelles les plus capturées sont les femelles gestantes; l'estimation de la survie de ce groupe est donc la plus élevée. Mais la mortalité de ce groupe semble être assez faible sur le site étudié puisque aucune des 10 femelles gestantes capturées avant mi-mai n'a disparu à fin août, et que seul un animal capturé le 1er mai, non recapturé par la suite, pouvait aussi être gestant; ainsi, cette première approximation montrerait une survie supérieure à 90% durant l'année de gestation (l'animal non recapturé n'est pas obligatoirement mort), confirmant l'estimation réalisée par la technique du recrutement. Mais la mortalité chez les femelles doit intervenir durant les quelques semaines suivant la parturition. Durant les 6 semaines de suivi au printemps 1998, aucune femelle gestante en 1997 n'a été recapturée. La non-recapture de ces animaux n'indique pas pour autant qu'ils soient morts. En effet, ces animaux sortent d'hibernation tardivement, alors que les séances de captures de 1998 étaient précoces. Il est d'ailleurs probable qu'elles n'étaient pas encore toutes sorties. Pour obtenir une évaluation correcte du taux de survie de ces femelles, une année entière aurait dû être consacrée à la recherche des serpents. Un même effort de recherche qu'en 1997 aurait certainement permis de capturer près de 90% des femelles encore vivantes, donc d'estimer de manière fiable un taux de survie des femelles post-parturientes. Il est évident que l'estimation réalisée ici ne peut que donner un ordre de grandeur du taux de survie, puisqu'elle se base sur une méthode

peu précise et sur un nombre d'animaux réduits (30 femelles). Mais il paraît évident que la survie est plus élevée sur le site étudié que celle observée par Capula *et al.* (1992), lequel propose une mortalité post-partum de 30 à 40%, ainsi que par Madsen & Shine (1993), lesquels présentent une mortalité de 40% pour les femelles reproductrices. Par conséquent, les péliades du Jura vaudois doivent se reproduire en moyenne plusieurs fois dans leur vie et plus de 50% des femelles doivent pondre plus d'une fois. Au contraire, les observations de Madsen & Shine (1992c) et Capula & Luiselli (unpubl.) indiquent l'inverse. La sénescence observée au chapitre 4.3.2 en est une indication (voir aussi chap. 8).

Malheureusement, peu de données précises concernant la survie des péliades sont disponibles; de plus, l'influence des animaux migrants ou non capturés mais encore vivants est difficilement mesurable. Néanmoins, Forsman (1993b) recapture entre 40 et 74% des femelles d'une année à l'autre et 59 à 80% pour les mâles. De plus, il a recapturé 67% des mâles et 63% des femelles 3 ans après leur marquage, soit un taux de survie annuel moyen de respectivement 87,5% et 85,7%. Monney (comm. pers.) évalue la mortalité maximale des femelles post-parturientes à 37% pour les péliades (N=27) et à 31% pour l'aspic (N=42). Ces estimations considèrent les animaux non recapturés comme morts, alors que ce n'est pas obligatoirement le cas. La mortalité estimée dans les Préalpes par Monney est donc certainement inférieure à ces valeurs. A titre de comparaison, Saint Girons (1952) estime la survie à 89% chez des adultes de *V. aspis*, lesquels sont plus massifs et de taille plus importante que *V. berus*. Cette estimation a été réalisée dans un site où la majorité des animaux était visible durant l'année, au contraire des évaluations précédentes (cf. tableau 12). Pour *V. ursinii* en France, le taux de survie des adultes est par contre fortement inférieur à celui des vipères plus grandes, avec environ 71% de survie annuelle (Baron *et al.*, 1996). Cette dernière vipère est morphologiquement proche de *V.*

Tableau 12: Taux de survie chez plusieurs espèces de Viperidae européennes, avec les méthodes d'estimation du taux de survie.

Recrutement: évaluation du taux de survie basée sur la proportion de nouveaux adultes par rapport au nombre total d'adultes; recaptures: évaluation basée sur la proportion d'animaux recapturés (sur plusieurs années); décroissance: évaluation basée sur la décroissance du nombre d'animaux entre deux classes d'âges successives.

F pour femelles, M pour mâles, F p. pour femelles post-parturientes.

		Espèce	Survie	N	Méthode d'estimation	Sexe
Jura vaudois	cette étude (1998)	<i>Vipera berus</i>	0.900	30	recrutement	F
Iles scandinaves	Forsman (1993b)	<i>Vipera berus</i>	0.857	68	recaptures	F
			0.875	87		M
Préalpes bernoises	Monney (comm. pers.)	<i>Vipera berus</i>	0.630	27	recaptures	F p.
		<i>Vipera aspis</i>	0.690	42		F p.
France	Saint Girons (1952)	<i>Vipera aspis</i>	0.886	198	décroissance	M+F
			0.835	41	recaptures	M+F
France	Baron et al. (1996)	<i>Vipera ursinii</i>	0.710		recaptures	F

berus, mais de taille nettement inférieure. De plus, elle est la convoitise des terrariophiles qui provoquent de graves dégâts dans cette population menacée (Baron *et al.*, 1996; Ferrière *et al.*, 1996); ceci augmente considérablement la mortalité des adultes.

Survie des juvéniles

Si peu de données de survie des adultes sont présentes dans la littérature, on rencontre encore moins de données concernant le taux de survie des juvéniles. La valeur de survie des péliades du Jura vaudois durant toute leur période juvénile est de 7,0%, soit 1 seule femelle devenant adulte sur plus de 14 femelles nouveau-nés (cf. chap. 6.2.2.2). Ainsi, la mortalité des juvéniles semble très élevée. De plus, réparti au cours des 5 années du développement de l'animal, les taux annuels de survie varient d'environ 0,5 à 0,7 (cf. tableau 11). En comparaison, Prestt (1971) estime, par recrutement, une survie de 12% durant les 3 premières années de vie d'une péliade. Ses valeurs proposent un recrutement proportionnellement plus élevé uniquement dû à une maturité plus rapide; en effet, un tel taux de survie durant les 3 premières années postule une survie annuelle moyenne inférieure à 0,5, soit plus faible que les valeurs obtenues dans cette étude. De plus, Saint Girons (1952) a calculé de la même manière la survie juvénile pour *V. aspis* et obtient une valeur légèrement inférieure à la valeur trouvée pour les péliades du Jura vaudois (-5%). Finalement, Baron *et al.* (1996) estime un taux de survie des juvéniles de *Vipera ursinii ursinii* nettement supérieur à toutes les valeurs précédentes, variant entre 0,532 et 0,755, avec une survie des juvéniles de 21,4% entre la naissance et l'âge adulte.

Globalement, les taux de survie aussi bien des adultes que des juvéniles semblent raisonnables. Il se peut néanmoins que la survie des adultes soit, avec 10% de mortalité, probablement surestimée, alors que la proportion d'animaux atteignant l'âge adulte pourrait être légèrement supérieur à 7%. Néanmoins, *V. berus* n'a pas une biologie comparable à *V. ursinii*, laquelle possède une survie juvénile plus élevée et une survie des adultes assez faible (cf. valeurs de Baron *et al.*, 1996). *V. aspis* semble avoir des taux de survie comparables à *V. berus*, avec peut-être une survie légèrement plus élevée pour les adultes et légèrement plus faible pour les juvéniles (cf. Saint Girons, 1952). Avec un taux de survie annuel pour les adultes de près de 0,9, il est évident que la majorité des femelles du site étudié peut donner naissance à plus d'une ponte durant leur vie, au contraire des hypothèses défendues par Madsen & Shine (1992c) et Capula & Luiselli (unpubl.).

Méthodes d'estimation du taux de survie

Le principal défaut d'une estimation de survie réalisée sur le recrutement est qu'elle pose comme hypothèse que la population soit stable. Or, il est impossible d'assurer que tel est le cas dans cette population. Généralement, les populations de reptiles sont plutôt en diminution en Suisse et le nombre croissant d'animaux dans les classes successives (cf. tableau 8) laisse plutôt penser que la population décroît. Si tel est le cas, les taux de survie estimés précédemment sont surestimés, alors qu'ils sont sous-estimés si la population est en augmentation. Néanmoins, les taux de survie évalués dans cette étude avoisinant des études précédentes, il est donc probable que la population soit assez stable, avec probablement une légère décroissance. L'évaluation de la survie de la population (cf. chapitre 6.3) permettra d'obtenir une idée de la dynamique de la population.

De plus, les estimations sont basées sur le nombre de nouveau-nés, sur l'estimation des femelles et sur le nombre de femelles à 5 ans (Classe 1). Or, le faible nombre de femelles de la Classe 1 ne procure pas une fiabilité élevée à l'estimation de survie; en effet, si 4 femelles avaient été capturées dans ce groupe, le taux de survie des juvéniles jusqu'à l'âge adulte serait de 9,4%, soit 25% de plus. Pour les femelles adultes, la survie passerait de 0,90 à 0,867, soit une diminution de 3,7% par rapport à la valeur estimée. Ainsi, il sera intéressant d'observer dans quelle mesure les variations de la survie modifieront l'estimation du risque d'extinction de la population à long terme (cf. chap. 6.3).

Par contre, cette méthode a l'avantage de prendre en considération plusieurs saisons différentes; elle est donc indépendante des variations annuelles, lesquelles sont liées aux conditions extérieures. Il est en effet certain que de fortes fluctuations de la survie adviennent chaque année, principalement liées à la disponibilité en proies et aux conditions météorologiques (Andrén, 1982; Forsman, 1993a).

Différentes causes de mortalité dans le Jura vaudois

La mortalité chez les vipères européennes est principalement liée à la prédation des oiseaux, comme la corneille noire (*Corvus corone*), la buse variable (*Buteo buteo*) ou encore le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), tous présents sur le site étudié. Par contre, aucune pie bavarde (*Pica pica*) n'a été aperçue sur la zone d'étude, et aucun circaète jean-le-blanc (*Circaetus gallicus*) n'a été observé régulièrement dans le Jura vaudois (Sermet & Ravussin, 1996). Les espèces présentes sont les principaux prédateurs des péliades, aussi bien adultes que juvéniles. De plus, il est connu que certains renards (*Vulpes vulpes*) puissent manger occasionnellement des serpents; sa présence dans la zone étudiée est fortement probable (aucune observation, mais voir Hausser, 1995). Finalement, La coronelle lisse (*Coronella austriaca*), prédateur des jeunes serpents, est absente des sites parcourus (cf. chap. 5.1.1).

Il est certain que l'homme possède une influence directe sur la survie des animaux. En effet, une personne a été appréhendée en possession de deux péliades gestantes, il y a moins de dix ans; actuellement, ces prélèvements humains sont certainement encore présents, mais difficilement quantifiables.

6.3 *Survie de la population*

6.3.1 Méthodes d'estimation de la survie d'une population

Pour estimer la survie de la population, il est possible de se fier à des évaluations assez globales prenant en compte de nombreux paramètres de la population. Cette méthode, utilisée par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) permet rapidement de classer différentes populations de diverses espèces dans des catégories.

Il est aussi possible de réaliser une estimation plus fine du risque d'extinction en considérant quelques caractères importants de la biologie de l'espèce. La liste des programmes informatiques permettant de telles évaluations est longue (et s'allonge chaque année). Pour l'étude des péliades dans le Jura vaudois, j'utiliserai uniquement le programme RAMAS en version AGE (Ferson & Akçakaya, 1990), une macro réalisée sur EXCEL (version 5.0 pour Macintosh) de base identique à RAMASage et le programme ULM proposé par Legendre & Clobert (1995) et déjà utilisé par Ferrière *et al.* (1996) pour une étude de viabilité sur des serpents.

6.3.1.1 *Indice de l'UICN*

Une première approche a été réalisée par Mace & Lande (1991) qui proposent 3 catégories différentes: Critique, En danger et Vulnérable. Pour ces trois groupes correspond une série de critères se basant sur la taille de la population effective, la fragmentation de la population, les variations des effectifs et les problèmes liés à l'être humain. De plus, à chaque catégorie correspond un risque de disparition quantifié.

Ultérieurement, L'UICN a publié une revue reprenant les propositions précédentes en les modifiant en partie. Ainsi, L'UICN (1994) propose 8 catégories, comprenant 4 classes pour des populations en danger (Gravement menacé d'extinction, Menacé d'extinction, Vulnérable et Faible risque); les 4 autres classes étant utilisées pour des populations éteintes ou insuffisamment documentées (cf. figure 17). Les critères de sélection des différentes classes intègrent des notions de vitesse de réduction de l'effectif, de zone occupée par l'espèce, de taille de population et d'analyse quantitative de la population à long terme.

6.3.1.2 *RAMASage*

RAMASage (Ferson & Akçakaya, 1990) se base sur la matrice de Leslie d'une population, intégrant les paramètres de fécondité, de survie et de migration. Les valeurs utilisées seront donc les estimations de survie du chapitre 6.2, ainsi que la fécondité moyenne des animaux calculée par la fréquence de reproduction et le nombre moyen de jeunes en fonction de la taille de l'animal. La version RAMASage est malheureusement limitée à un âge maximal de 17 ans, soit inférieur à l'âge maximal estimé pour les péliades (chap. 6.1.3).

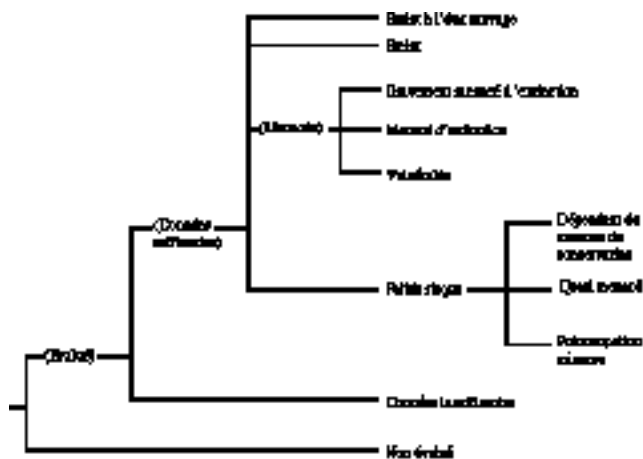


Figure 17: Structure des différentes catégories de menaces des espèces selon l'UICN (1994).

RAMASage permettra ainsi d'estimer la survie de la population; de plus, plusieurs spécifications du programme procureront l'évaluation de la probabilité que la population passe au-dessous d'un nombre donné d'individus. Pour cette procédure, comme pour les méthodes de simulation ci-dessous, seules les femelles seront prises en compte pour faciliter les modèles. Toutes les données de bases sont en annexe 7.

6.3.1.3 Macro d'EXCEL

Cette macro est basée sur la matrice de Leslie de la population, tout comme RAMASage ci-dessus. Par contre, elle a été créée avec un âge maximal de 23 ans. Pour mettre en évidence d'éventuelles différences entre la macro d'EXCEL et le programme RAMASage, la macro a été modifiée pour accepter un âge maximal de 17 ans; les résultats ainsi obtenus avec cette macro seront comparés aux valeurs issues de RAMASage. Les scripts des deux macros sont en annexe 8.

6.3.1.4 ULM

Ce programme, proposé par Legendre & Clobert (1995), ne se base pas sur différents âges d'animaux, comme les modèles ci-dessus, mais sur plusieurs classes liées entre elles par de multiples facteurs. Il permet aussi de tester de manière simple l'influence des différents paramètres entre eux.

Plusieurs modèles de liens ont été réalisées:

Première modèle à 2 groupes

Le première modèle, très simplifié, comprend uniquement 2 groupes: les juvéniles et les adultes (cf. figure 18). Les facteurs retenus sont donc la survie des juvéniles et la fécondité moyenne. Ce modèle est fortement simplifié et possède une réactivité extrême à la modification d'un paramètre, puisqu'il ne possède pas de délai entre le passage de juvénile à adulte.

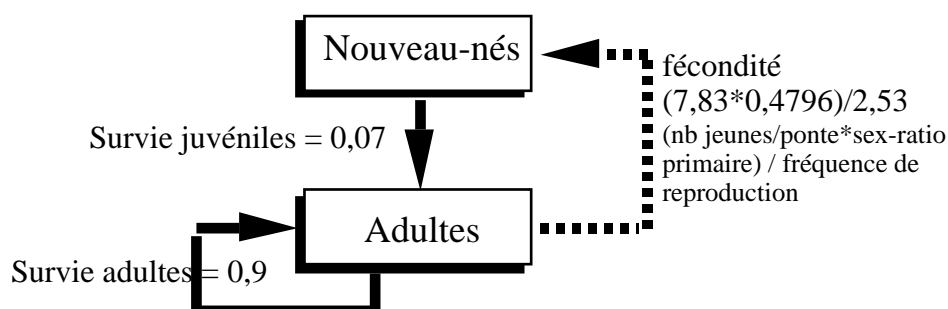


Figure 18: Premier modèle utilisé avec ULM; modèle à 2 groupes.

Deuxième modèle à 8 groupes

Le deuxième modèle possède 8 groupes: il comprend les 5 années de stade juvénile et 3 groupes d'adultes. Les adultes sont séparés entre:

- les animaux reproducteurs au temps t nommé R,
- les animaux qui se sont reproduits au temps $t-1$ et qui ne se reproduiront pas au temps t (individus bisannuels), nommé NR1,
- les animaux qui ne se sont pas reproduits au temps $t-1$ et que ne se reproduiront pas au temps t non plus (trisannuels), nommé NR2.

Pour simplifier le modèle, les animaux du dernier groupe se reproduiront au temps $t+1$, obligeant ainsi les animaux à être bi- ou trisannuels (cf. figure 19).

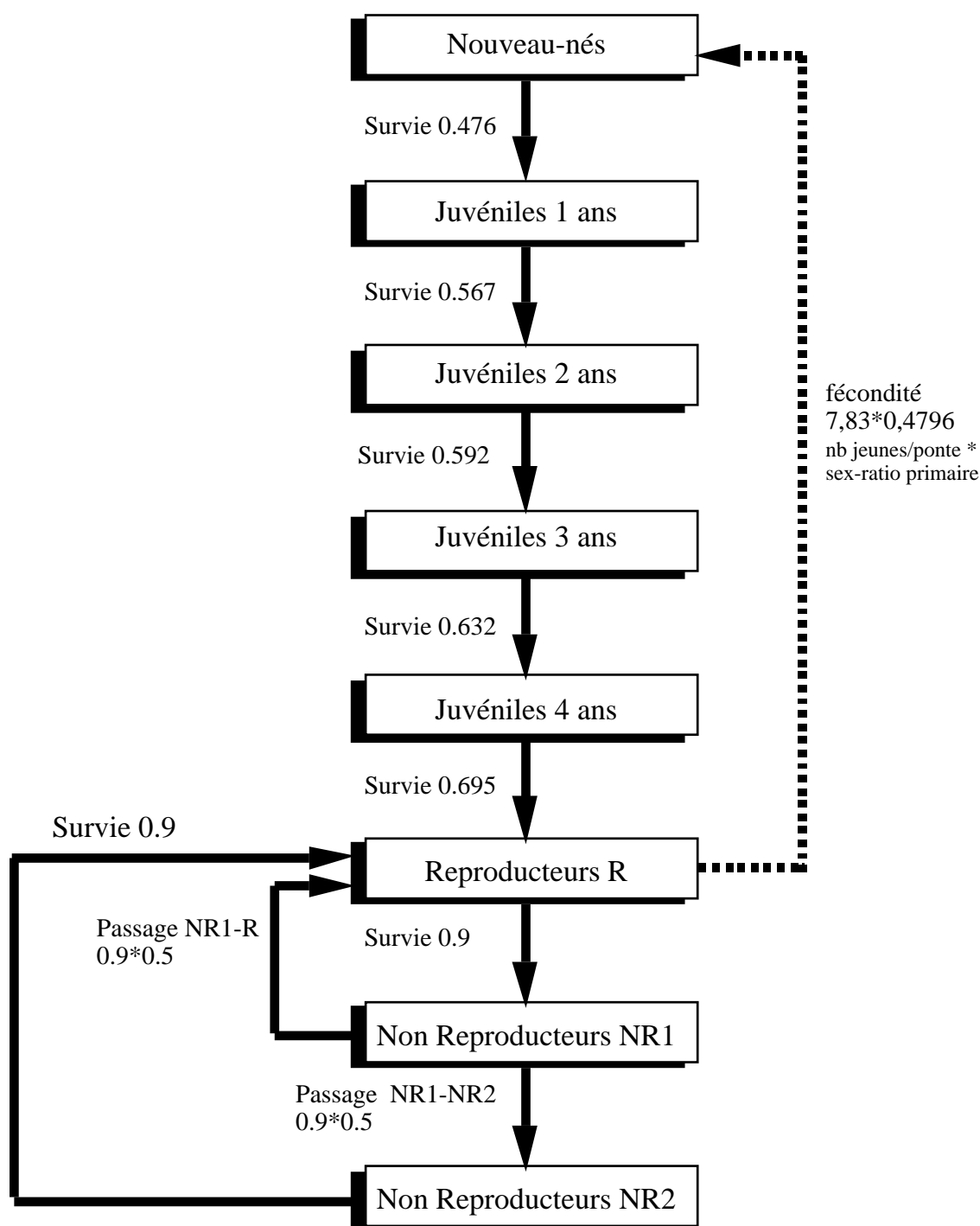


Figure 19: Deuxième modèle utilisé avec ULM; modèle à 8 groupes.

Troisième modèle à 17 groupes et passage automatique

Le troisième modèle est identique au précédent, mais comprend 17 groupes pour les animaux adultes. Ces 17 groupes sont joints en 6 ensembles de 3 groupes (sauf pour le premier ensemble) comprenant les mêmes groupes que le deuxième modèle, soit un groupe R, un groupe NR1 et un groupe NR2. (cf. figure 20). Les groupes comprennent les 5 classes dissociées dans le chapitre 6.1., ainsi que la séparation de la Classe 2 en 2 classes, 2' et 2''. Pour simplifier le modèle et faciliter l'évaluation d'un taux de passage d'une classe à l'autre, le passage d'un ensemble à l'autre est automatique après la reproduction.

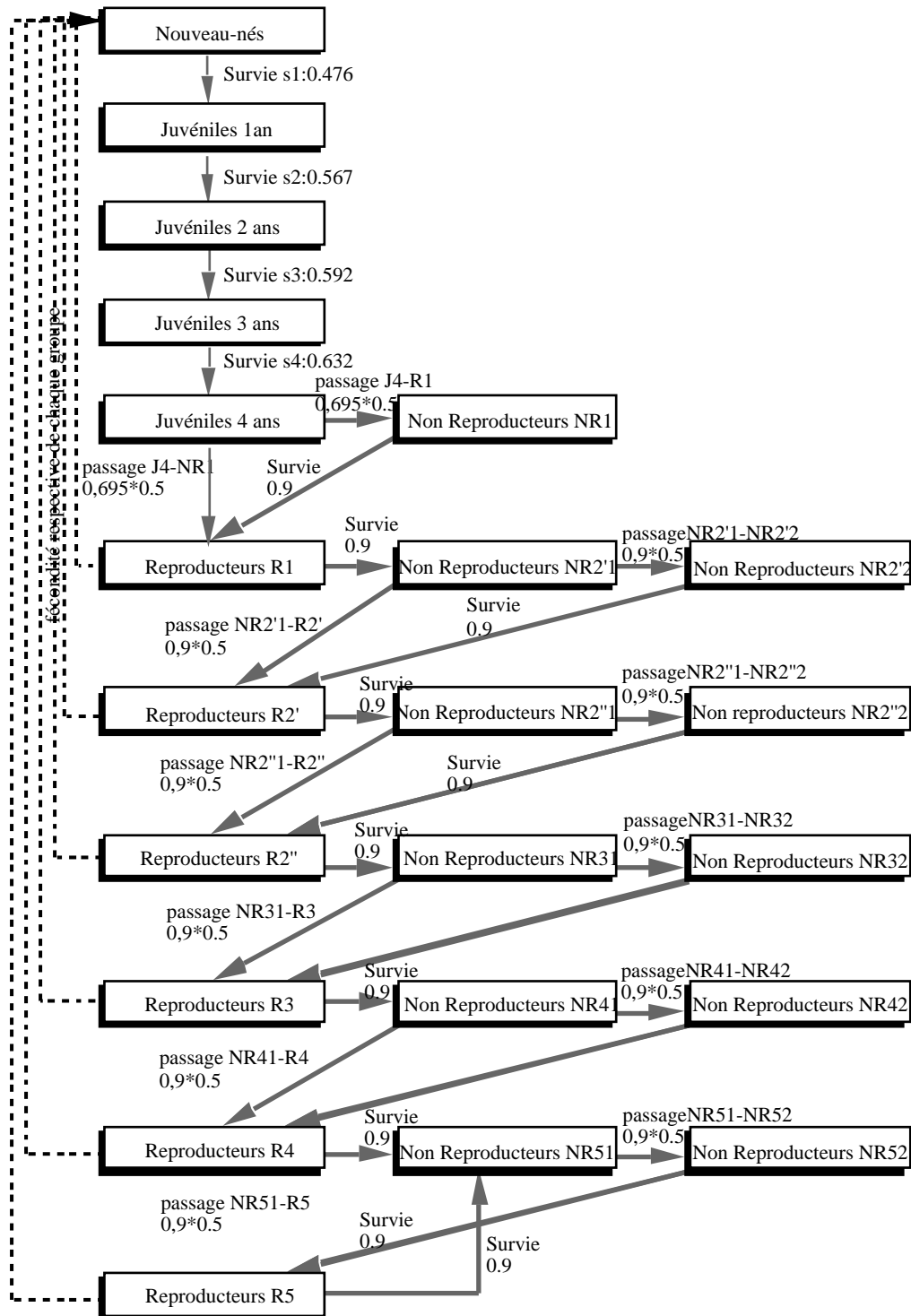


Figure 20: Troisième modèle utilisé avec ULM; Modèle à 17 groupes et passage automatique.

Quatrième modèle à 17 groupes et passage non automatique

Finalement, le quatrième modèle est très proche du précédent, avec aussi 17 groupes; la seule modification est le passage non automatique d'une classe à l'autre après la reproduction (cf. figure 21), mais ce passage est fonction d'un facteur (b). Celui-ci représente la proportion d'animaux qui restent dans la même classe d'âge, au lieu de progresser d'une classe à l'autre de manière régulière (comme pour le 3^{ème} modèle d'ULM).

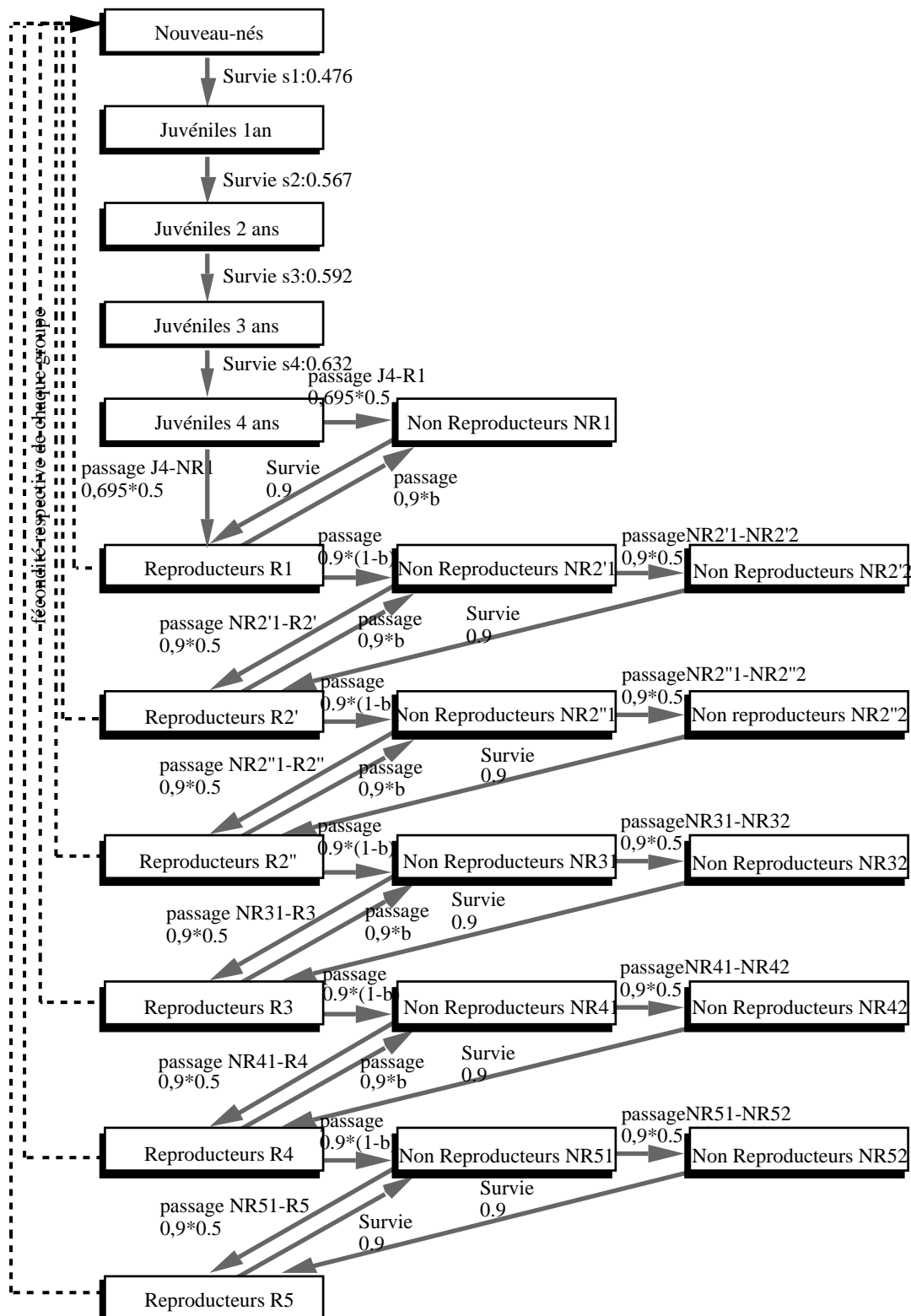


Figure 21: Quatrième modèle utilisé avec ULM; modèle à 17 groupes et passage non automatique.

6.3.2 Estimation de la survie de la population

6.3.2.1 *Indice de l'UICN*

Selon les critères des catégories mis en place par l'UICN, la population des péliades du Jura vaudois est classée dans "Gravement menacé d'extinction", soit la catégorie la plus critique après les catégories d'espèces "éteintes". Pour entrer dans cette catégorie, le taxon doit satisfaire à une des conditions ci-dessous:

- Si une réduction grave constatée, estimée ou supposée d'au moins 80% de la population au cours des 10 dernières années (ou 3 générations si cet intervalle est supérieur à 10 ans), ou projetée dans les dix prochaines années; cette réduction doit être constatée par l'observation directe, par un indice d'abondance, par une réduction de la zone occupée, par le niveau d'exploitation actuel ou par l'effet d'introduction d'espèces concurrentes ou parasites;
- Si l'espèce est présente sur une zone limitée (zone d'occupation estimée à moins de 10 km²), avec une fragmentation importante ou occupant un seul site; si la zone d'occupation est réduite (ou si une réduction est projetée), que le nombre de sous-populations ou d'adultes est extrêmement fluctuant, le danger est encore renforcé;
- Si la population est estimée à moins de 250 individus matures et que celle-ci a fortement diminué (25% en 3 ans ou une génération) ou que la structure est fortement fragmentée (sous-populations comprenant peu d'effectifs);
- Si la population est estimée à moins de 50 adultes.

En effet, plusieurs critères correspondent à cette catégorie pour cette population comme le fait qu'elle est présente que dans un seul site, qu'elle est estimée à moins de 50 animaux matures et occupe une zone de moins de 10 km².

6.3.2.2 *RAMASage*

Avec les valeurs de survie issues du chapitre 6.2 et de la fécondité du chapitre 4.2, les résultats obtenus avec RAMASage montrent une baisse de la population totale des femelles (juvéniles et adultes). En effet, cette dernière diminue de 39,0% après 50 ans (environ 4 générations). De plus, un effet stochastique a été introduit; comme aucune donnée concernant la variance de la survie ou de la fécondité n'est indiquée dans la littérature et que les données de cette étude porte sur une seule année, l'importance de ces variations sera choisie par rapport à des fluctuations vraisemblables. Les valeurs retenues sont de 0,05 pour la survie des adultes, de 0,2 pour la survie des nouveau-nés et de 0,3 pour la fécondité des femelles. La survie des adultes possède une variance très faible, car la mortalité des animaux est faible, et la survie ne doit pas se modifier de manière importante chaque année. La survie des juvéniles, ainsi que la fécondité sont beaucoup plus influencées par les conditions météorologiques. La variance du taux de survie des juvéniles atteint au maximum 40% du taux de survie, alors que la fécondité peut varier de plus de 30%. Ainsi, après 500 itérations, le programme RAMAS propose les courbes les plus extrêmes de la population (min. et max. dans la figure 22), mais aussi les écarts types minimaux et maximaux (lower et upper dans la figure 22). La courbe minimale n'atteint jamais l'extinction totale et parvient à un minimum de 16 animaux.

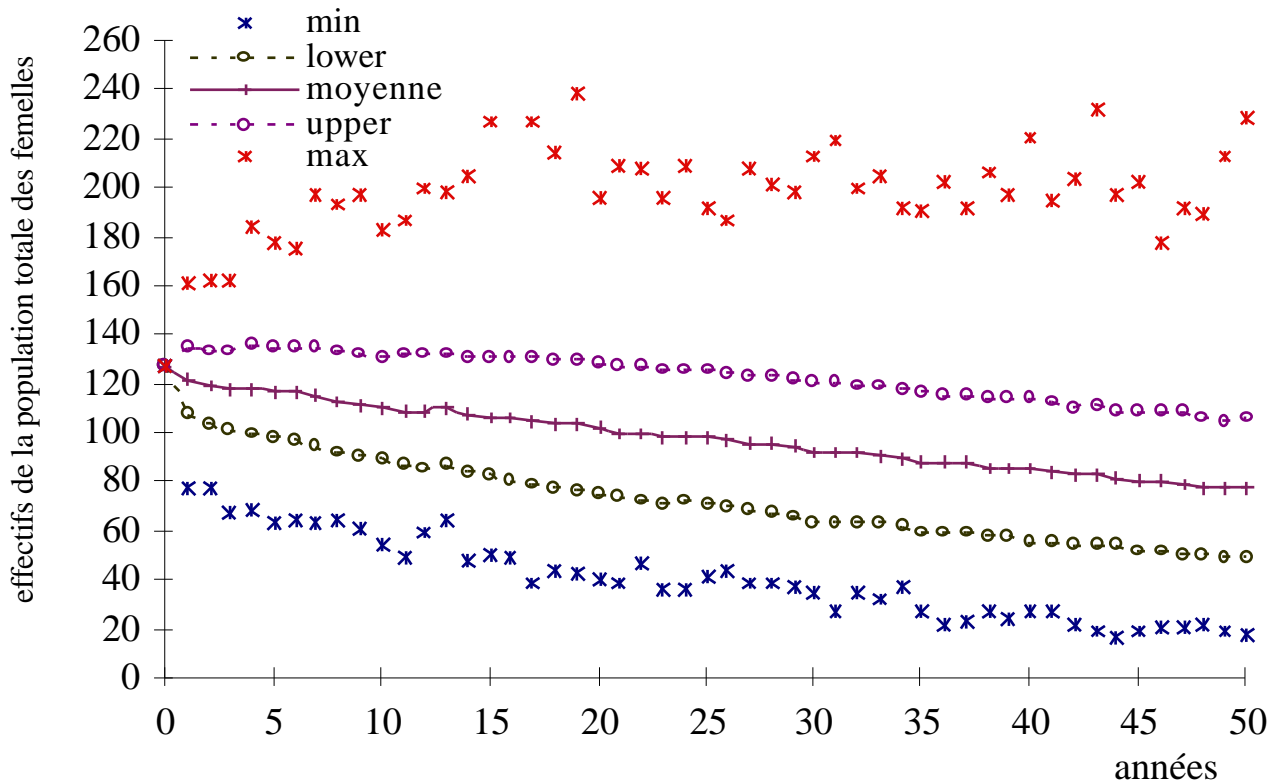


Figure 22: Simulation selon RAMASage de l'évolution de la population totale des femelles de *V. berussur* le site étudié; avec la moyenne, l'écart-type (lower et upper) et les extrêmes (min. et max.) de 500 itérations.

Une fonction de RAMASage permet de calculer la probabilité que la population soit inférieure à un seuil donné après 50 ans. La population étudiée, estimée à environ 127 femelles (juvéniles et nouveau-nés compris) a 96% de chance de diminuer dans les 50 prochaines années (cf. figure 23). Par contre, la probabilité d'avoir moins de 50 femelles après 50 simulations est de seulement 20% environ. On constate aussi que la population ne devrait pas atteindre moins de 30 femelles de tous âges après 50 ans.

Selon RAMASage, la proportion de la majorité des classes d'âge reste relativement stable. Seul le groupe des animaux les plus vieux (17 ans) augmente fortement. En effet, 3 animaux appartenant à ce groupe ont été capturés. Avec le modèle RAMASage, ils seraient 8 à 9 dans dix à quinze ans. Ainsi, la proportion des péliades les plus vieilles augmenterait de 2,6% à près de 9% (cf. figure 24) par rapport à la population totale selon le modèle de RAMASage.

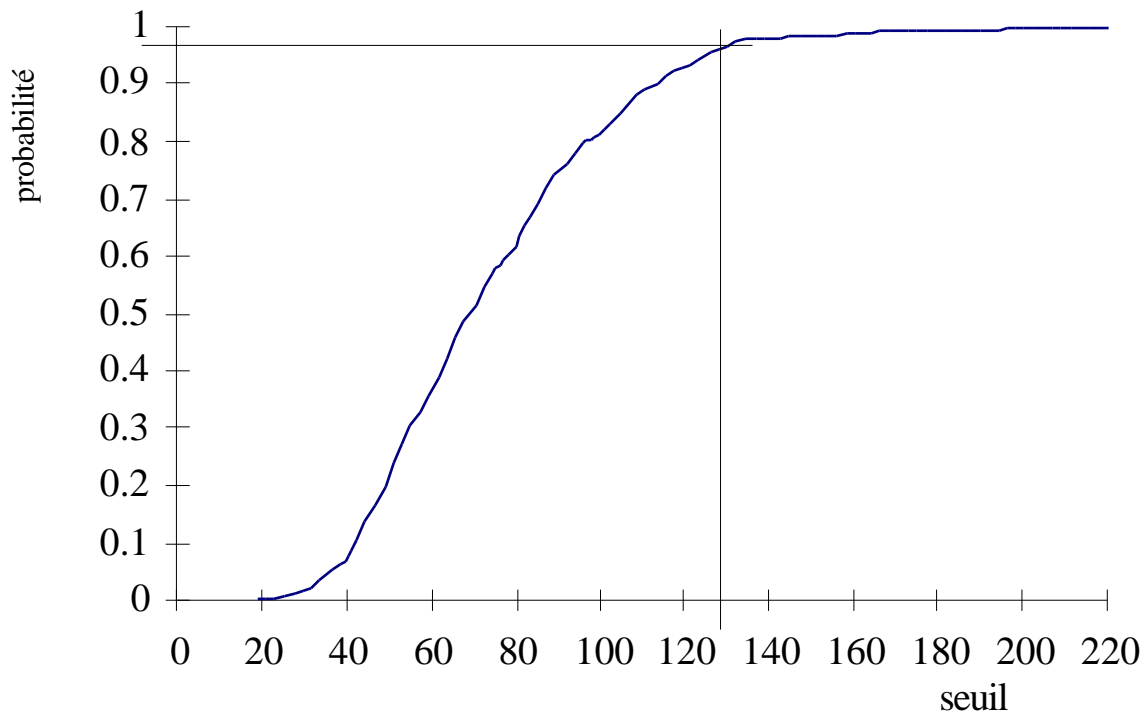


Figure 23: Risque d'obtenir un effectif inférieur à un nombre d'animaux donnés (seuil) après 50 ans selon les simulations de l'évolution de la population totale des femelles de *V. berus* sur le site étudié issues du modèle de RAMASage. Les deux droites montrent une probabilité d'obtenir un nombre inférieur à 127 femelles (nb animaux au temps 0 des simulations) après 50 ans d'environ 96%.

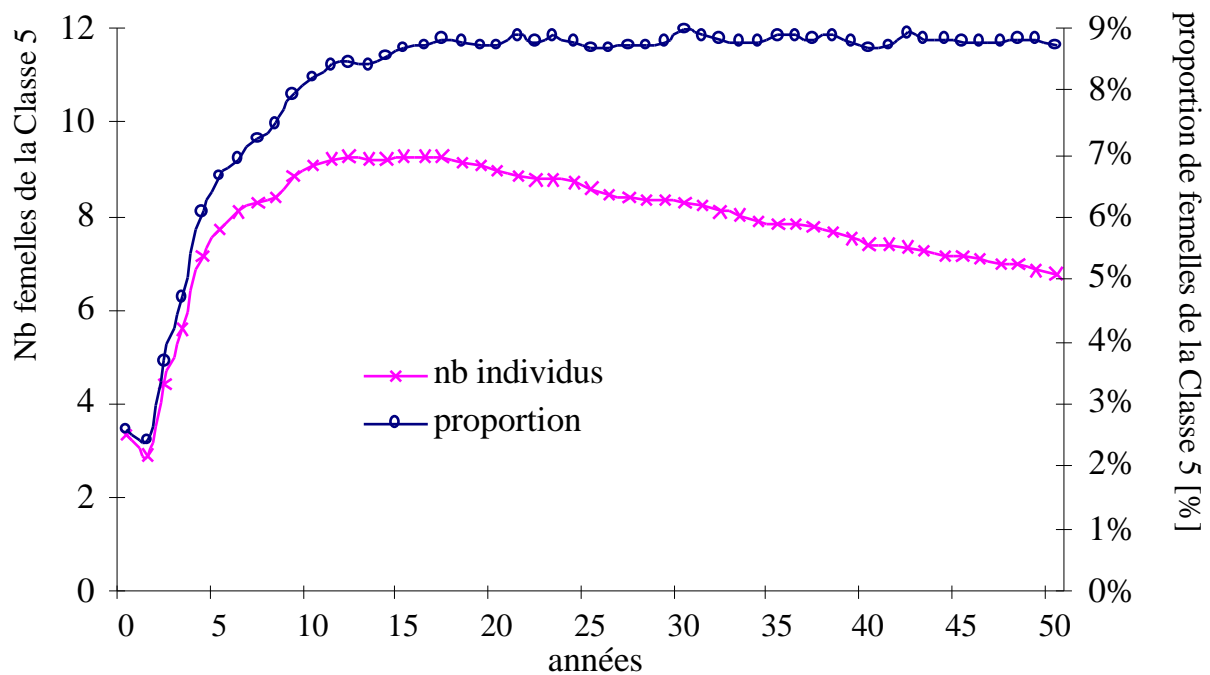


Figure 24: Evolution du nombre et de la proportion des femelles de *V. berus* de la classe d'âge 17 ans (dernière classe d'âge) selon RAMASage; ces données sont les moyennes issues de 500 itérations.

6.3.2.3 Macro d'EXCEL

Macro test d'EXCEL (17 ans)

La macro test d'EXCEL avec un âge maximal de 17 ans permet de constater une réduction de la population totale des femelles de 38,2% après 50 ans et 500 itérations; cette diminution est visible dans la figure 25. La différence entre cette proportion et celle obtenue avec RAMASage (39,0%, cf. chap. 6.3.2.2.) est donc négligeable; les deux méthodes peuvent donc être considérées comme identiques. Ainsi, la macro comprenant 23 groupes est de même type que RAMASage, mais avec un nombre supérieur de classes d'âges.

Avec une macro annexe, il est possible d'observer la proportion de simulations qui obtiennent un nombre d'animaux inférieur à un seuil donné après 50 ans. Sur la figure 26, on constate que pratiquement aucune simulation n'obtient au moins une fois un nombre inférieur à 50 femelles de tous âges. A l'inverse, près de 90% des simulations comportent un nombre d'animaux inférieur à la population de départ après une simulation de 50 années. Il semble que ces résultats soient plus optimistes que ceux qui sont proposés par RAMASage (cf. figure 23). En effet, la probabilité d'obtenir un nombre faible d'animaux est plus importante avec RAMASage.

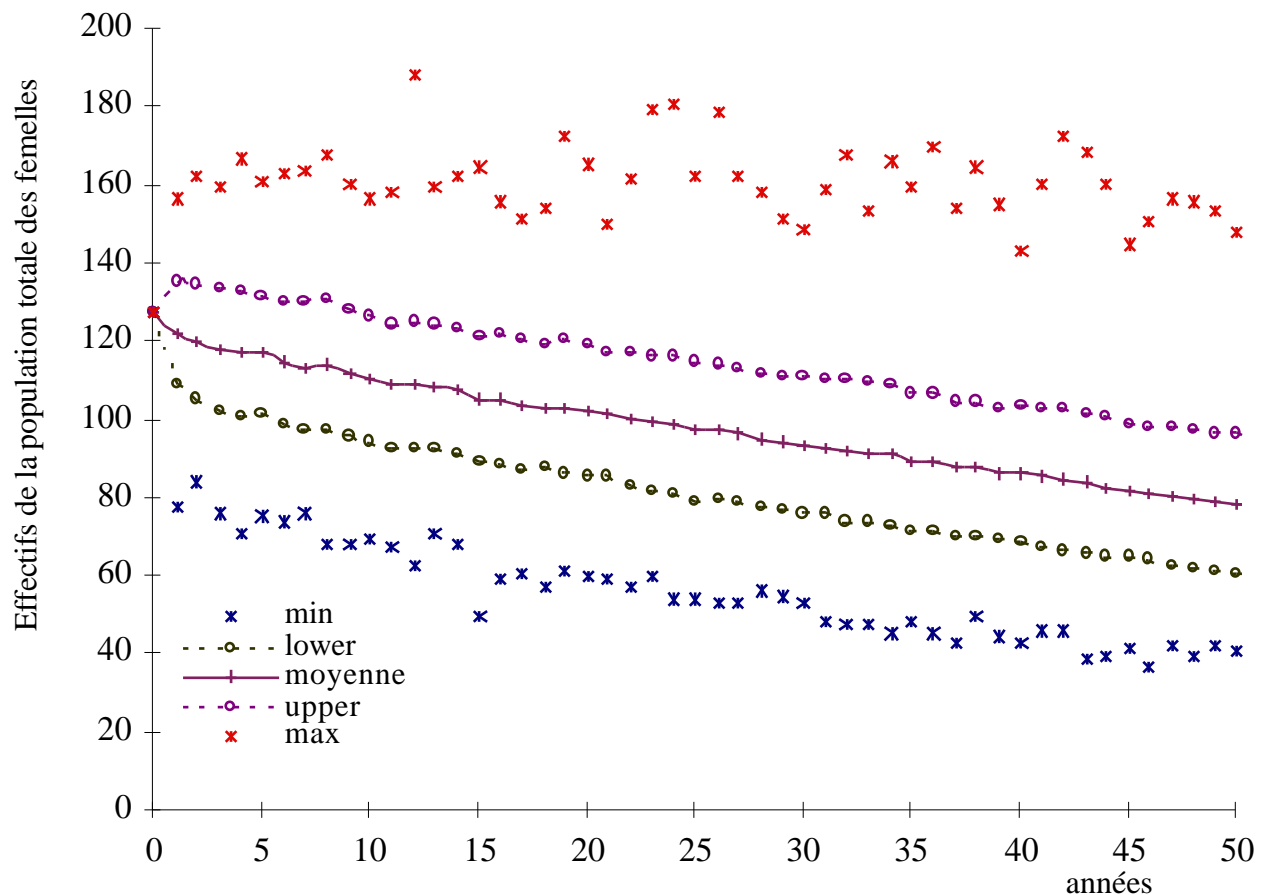


Figure 25: Simulation selon la macro test d'EXCEL (17 ans) de l'évolution de la population totale des femelles de *V. berussur* le site étudié; avec la moyenne, l'écart-type (lower et upper) et les extrêmes (min. et max.) de 500 itérations.

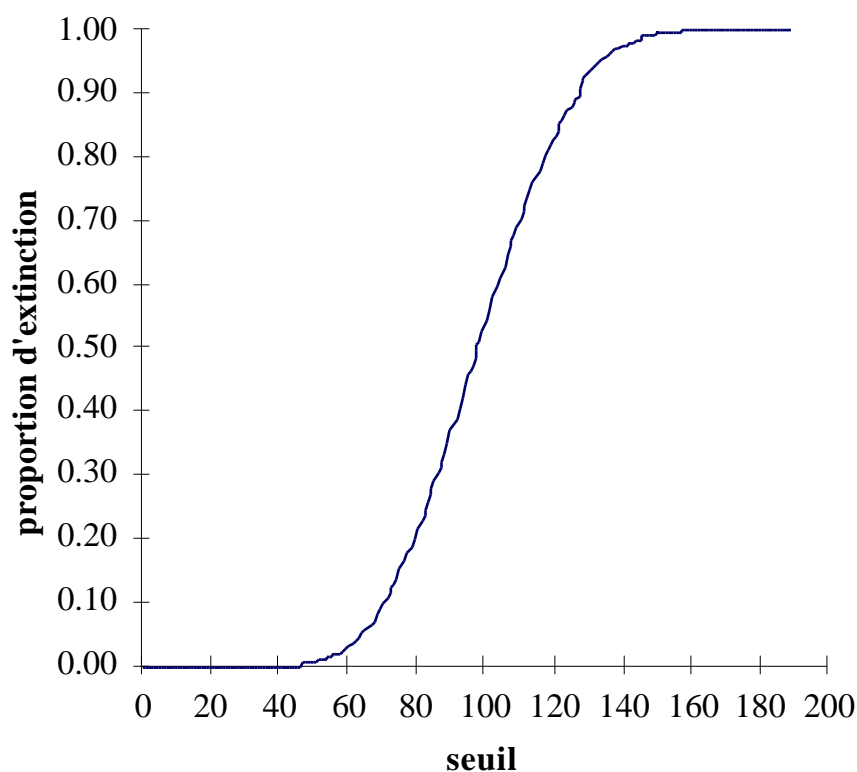


Figure 26: Risque d'obtenir un effectif inférieur à un nombre d'animaux donnés (seuil) après 50 ans selon les simulations de l'évolution de la population totale des femelles de *V. berus* sur le site étudié issues de la macro test d'EXCEL (17 ans).

Macro d'EXCEL (23 ans)

La macro d'EXCEL comprenant 23 classes d'âge permet de répartir les animaux dans un nombre de groupes supérieurs. Ainsi, la proportion d'animaux dans le dernier groupe devient moins élevée (maximum 4,8% de la population totale au lieu des 9% trouvé avec la macro test d'EXCEL (17 ans) et avec RAMASage); de plus, les animaux restent plus longtemps dans des classes d'âges possédant les fécondités les plus élevées. Il en résulte une plus faible diminution de la population totale des femelles, comparativement à la macro test d'EXCEL, après cinquante années simulées 500 fois. La réduction moyenne de la population totale des femelles est de 34,62% après 50 ans, soit un nombre de 85,7 animaux. (cf. figure 27). A nouveau, aucune simulation n'atteint une extinction totale de la population à la fin de la simulation.

La même macro, permettant d'estimer la proportion de simulations étant en dessous d'un seuil, peut être utilisée pour le modèle à l'âge maximal de 23 ans. Le graphe qui en résulte (cf. figure 28) permet de constater que la majorité des simulations possèdent un nombre total de femelles de plus de 80 animaux. Par contre, très peu d'itérations ont un nombre d'animaux au-dessus de 140, et seulement 10% des simulations proposent une augmentation de la population. Globalement, la macro d'EXCEL (23 ans) propose une diminution plus faible de l'effectif qu'avec la macro test d'EXCEL (17 ans).

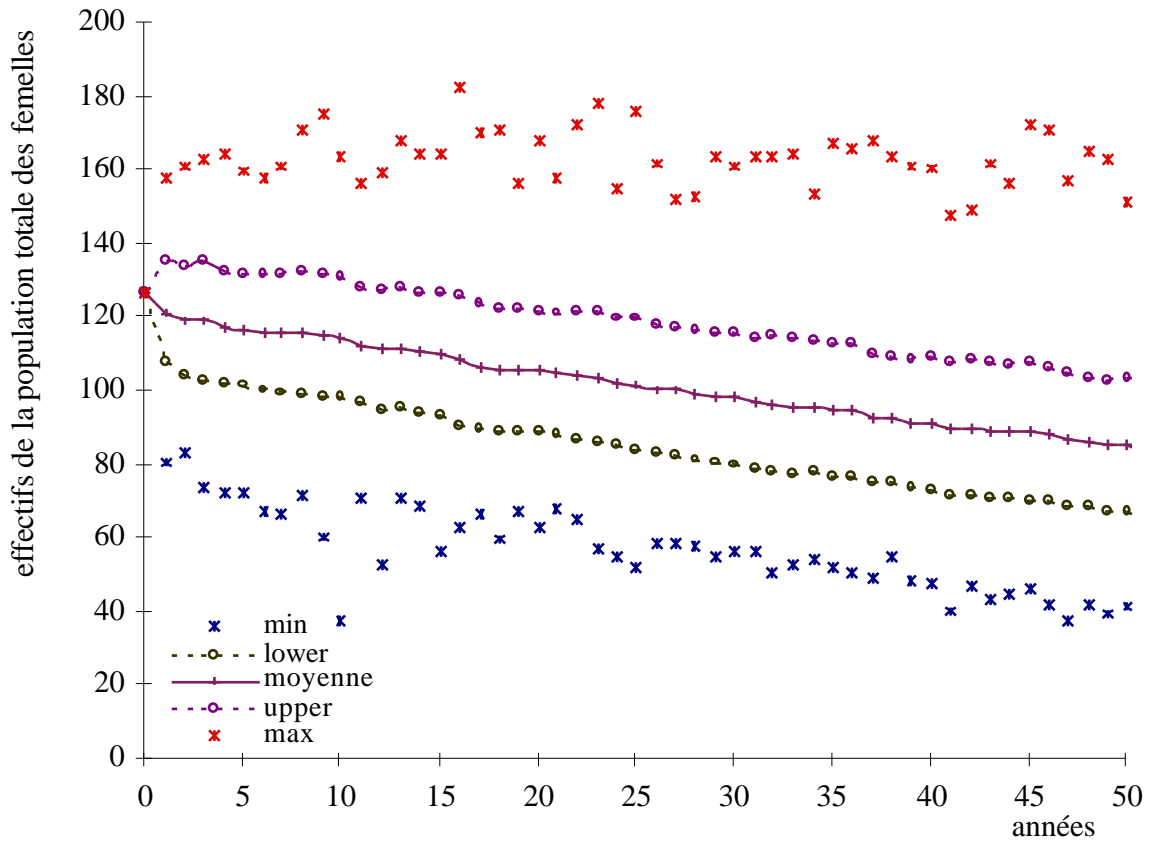


Figure 27: Simulation selon la macro d'EXCEL (23 ans) de l'évolution de la population totale des femelles de *V. berus* sur le site étudié; avec la moyenne, l'écart-type (lower et upper) et les extrêmes (min. et max.) de 500 itérations.

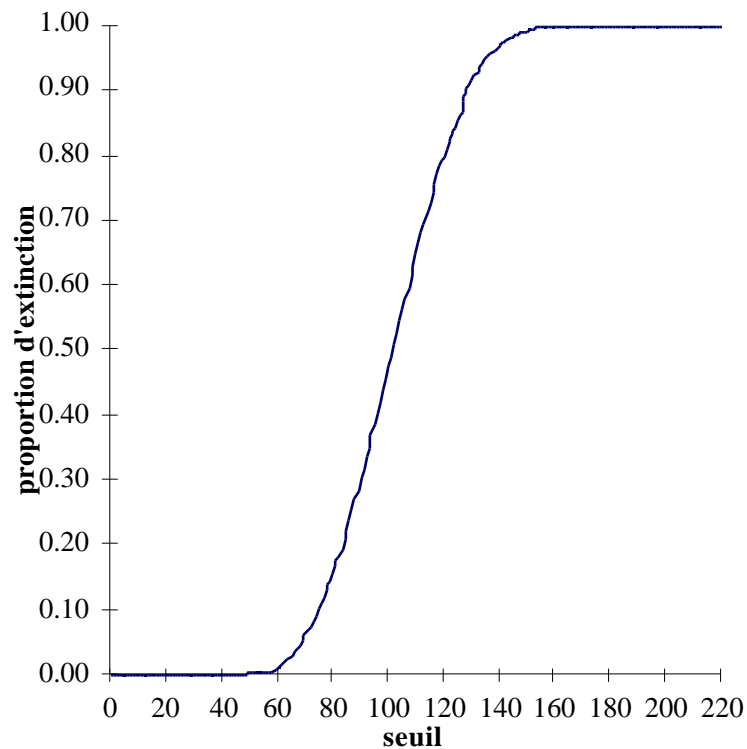


Figure 28: Risque d'obtenir un effectif inférieur à un nombre d'animaux donnés (seuil) après 50 ans selon les simulations de l'évolution de la population totale des femelles de *V. berus* sur le site étudié issues de la macro d'EXCEL (23 ans).

6.3.2.4 ULM

Premier modèle à 2 groupes

Avec le modèle de population le plus simple, comprenant 2 groupes (les femelles adultes et les nouveau-nés femelles) et les taux de survie et de fécondité décrit aux chapitres 6.2 et 4.2, le programme ULM calcule un taux de croissance de la population supérieur à 1 ($\lambda = 1,0035$). Ainsi, selon ce modèle, la population devrait croître pour atteindre un nombre de femelles adultes de 39 après 50 ans, soit une augmentation de 18% de la population (cf. figure 29).

Le programme ULM permet d'évaluer la dominance des différents paramètres entre eux. Ainsi, avec le modèle à 2 groupes, l'importance de la survie des adultes est le facteur influençant le plus le taux de croissance de la population (cf. figure 30). En effet, l'augmentation de la survie des juvéniles de 0,01 (soit 14%) a une influence identique à une augmentation de la survie des adultes de 0,013, soit 1,4% de la survie estimée (traits grisés sur la figure 30). L'influence de la survie des adultes est donc approximativement dix fois plus élevée que la survie des juvéniles.

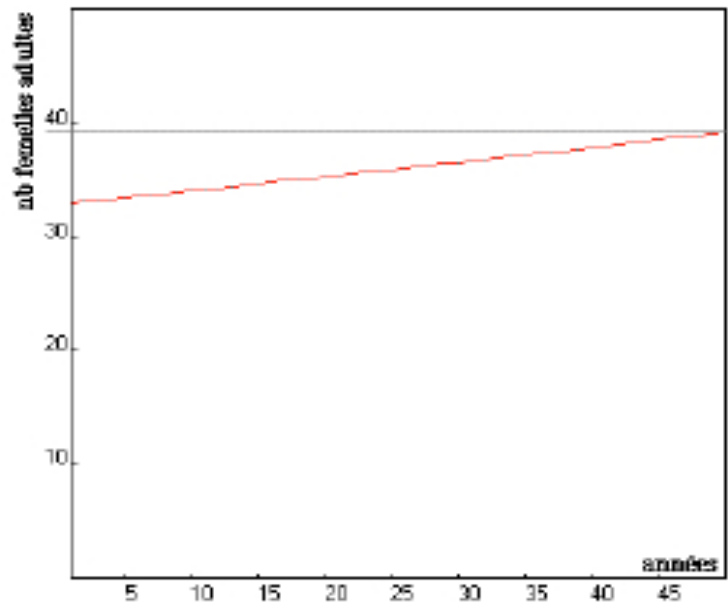


Figure 29: Simulation selon le premier modèle d'ULM à 2 groupes de l'évolution de l'effectif des femelles adultes de *V. berussur* le site étudié; la droite grise montre le nombre de femelles adultes après 50 années simulées.

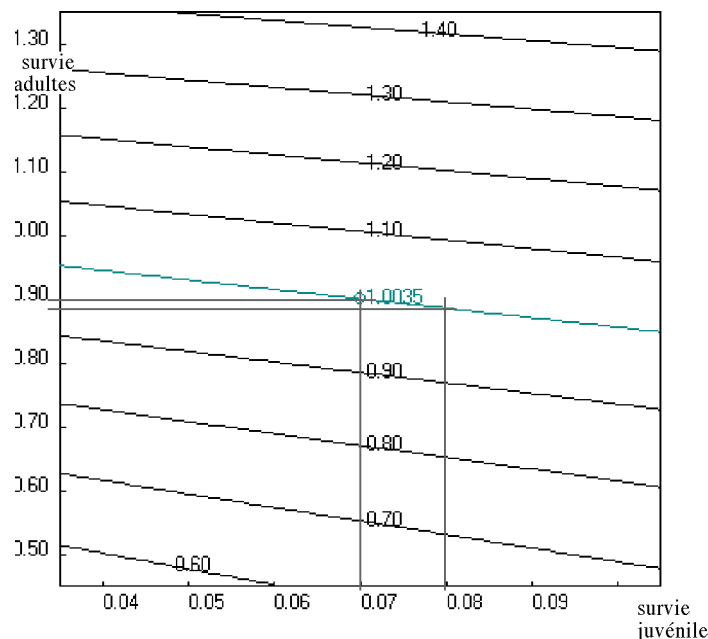


Figure 30: Relation entre le taux de survie des adultes et des juvéniles selon le premier modèle d'ULM à 2 groupes. Les droites grises montrent qu'une augmentation de la survie des juvéniles de 0,07 à 0,08 (+14%) a la même influence sur le taux de croissance de la population (λ) qu'une diminution de 0,02 (-2,2%) de la survie des femelles adultes de *V. berus* sur le site étudié.

Deuxième modèle à 8 groupes

Le deuxième modèle utilisant le programme ULM propose une forte augmentation de la population totale des femelles adultes, avec 51 animaux après 50 ans, (+55%). La croissance rapide de la population se traduit par un λ élevé, de 1,0097, soit une augmentation de près de 1% de la population par année; avec un tel taux de croissance, la population doublerait tous les 72 ans.

La population totale des femelles, atteignant environ 217 animaux (+70%) après 50 ans (cf. figure 31), montre que l'augmentation est effective surtout chez les jeunes animaux. En effet, la différence de 15% entre l'ensemble des femelles et les femelles adultes, en faveur des premières, est imputable à une plus grande proportion de juvéniles après 50 années.

Avec le second modèle, il est possible de tester l'importance de la survie des adultes par rapport à la survie des juvéniles à une classe d'âge donnée. Il apparaît clairement sur la figure 32 que le taux de croissance λ dépend principalement du taux de survie des adultes par rapport à celui des juvéniles de 4 ans (sub-adultes). De plus, l'influence de la survie sur le taux de croissance augmente avec l'augmentation de l'âge des juvéniles. Ainsi, une augmentation de 10% de la survie durant la première année revêt une moins grande importance qu'une augmentation du même ordre pour la survie des juvéniles de 2 ans, et ainsi de suite jusqu'au groupe des adultes (cf. figure 33). Néanmoins, les différences entre toutes les classes de juvéniles est faible, alors que cet écart est très marqué avec les adultes (cf. figure 33).

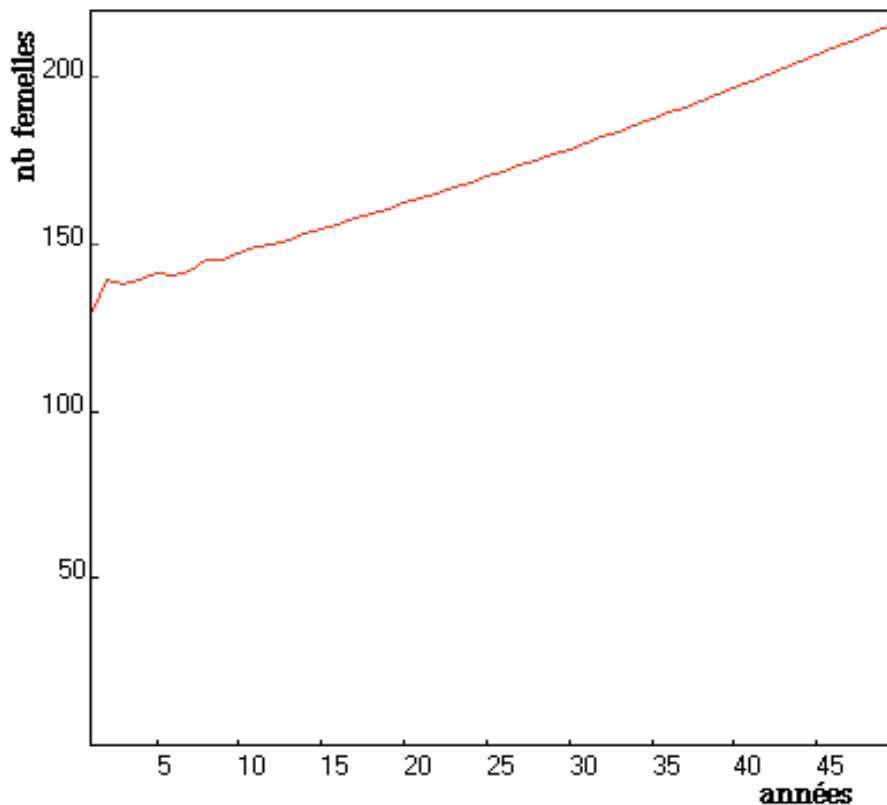


Figure 31: Simulation selon le deuxième modèle d'ULM à 8 groupes de l'évolution de l'effectif des femelles de *V. berus* sur le site étudié.

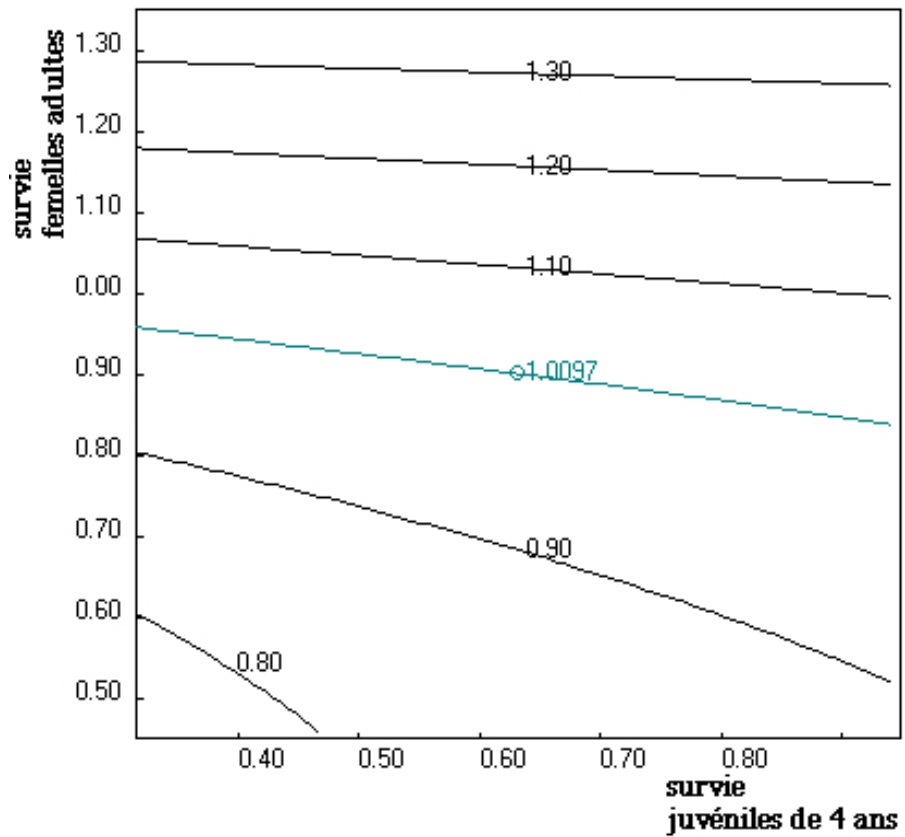


Figure 32: Relation entre le taux de survie des adultes et des juvéniles de 2 ans de *V. berus* sur le site étudié selon le deuxième modèle d'ULM à 8 groupes.

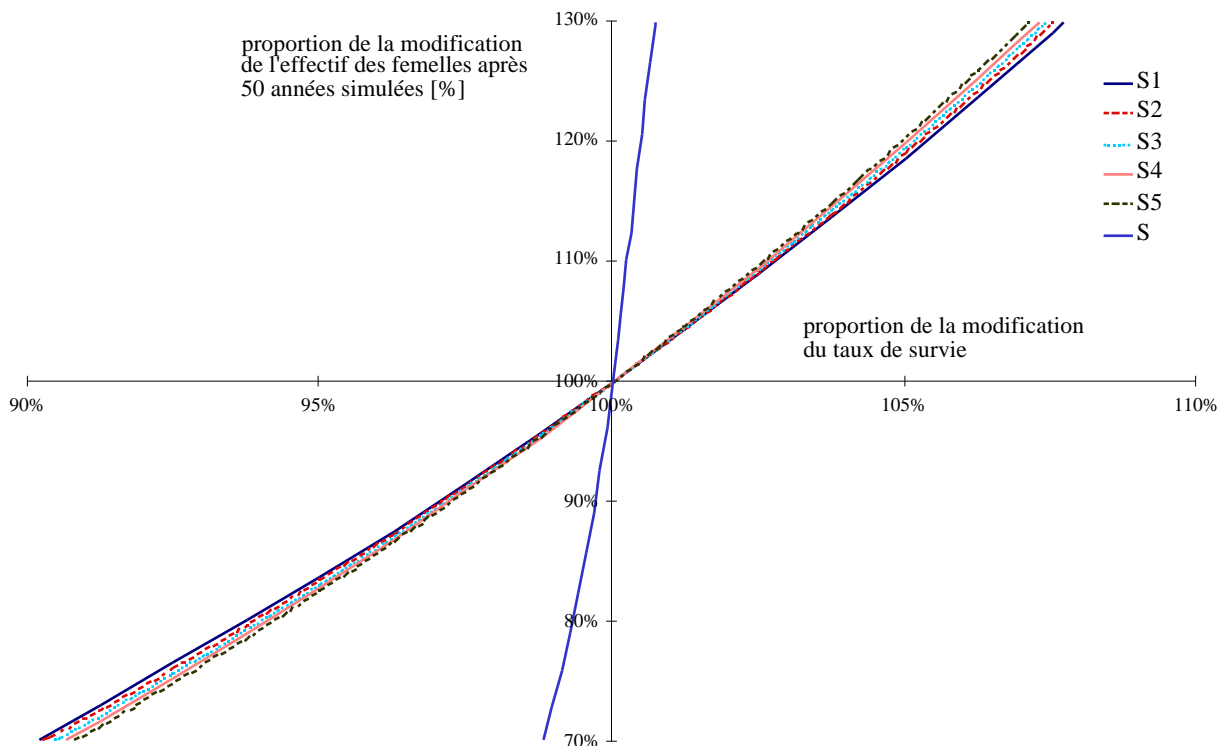


Figure 33: Relation entre la croissance de la population et la modification en % du taux de survie des juvéniles (S1 pour la première année à S5 pour la cinquième année) et des femelles adultes (S) de *V. berus* sur le site étudié, selon le deuxième modèle d'ULM à 8 groupes.

Troisième modèle à 17 groupes et passage automatique

Le troisième modèle, réalisé avec 17 groupes différents (cf. figure 20), propose une diminution très forte (plus de 70% après 50 ans) de la population totale des femelles (cf. figure 34). Le taux de croissance de la population est égal à 0,9768, soit nettement en dessous de 1.

Mais ce modèle comporte le même problème que le programme RAMASage; en effet, on constate une augmentation très importante de la population des animaux au dernier groupe (Reproducteur et Non Reproducteur 5). Cette classe d'âge atteint plus de 10% de la population totale après 50 simulations (cf. figure 35), alors que cette proportion n'est que d'environ 3% en 1997. Les autres catégories de femelles reproductrices diminuent toutes après la phase de stabilisation (les cinq à six premières années).

Comparativement au précédemment modèle, la prépondérance de la survie des adultes par rapport à la survie des juvéniles et des nouveau-nés est encore plus marquée pour ce modèle. En effet, une augmentation de 0,04 de la survie des adultes (4,4%) comporte le même effet sur la survie de la population qu'une augmentation de 0,35 (augmentation de 45%) de la survie des juvéniles de 4 ans (cf. figure 36).

Pour mettre en évidence l'importance de la survie des femelles adultes, le programme ULM permet de réaliser des simulations avec un taux de survie variable, par exemple entre 0,80 et 0,95, par pas de 0,01. Ainsi, la figure 37 montre qu'un taux de survie de 0,93 permet à la population de femelles de rester stable à une valeur proche du nombre actuel d'animaux. Avec une valeur de survie de 0,95, la population atteint un nombre proche de 235 femelles après 50 ans (augmentation de 85% par rapport aux données de base), soit près de 6,5 fois plus que la simulation réalisée avec la valeur de survie estimée. Par contre, avec un taux de 0,88, valeur légèrement inférieure à la survie estimée des adultes (-2,2%), le nombre de femelles est de 5,5 après 50 ans, soit 6,5 fois plus faible que pour l'estimation réalisée avec la valeur de survie de 0,90.

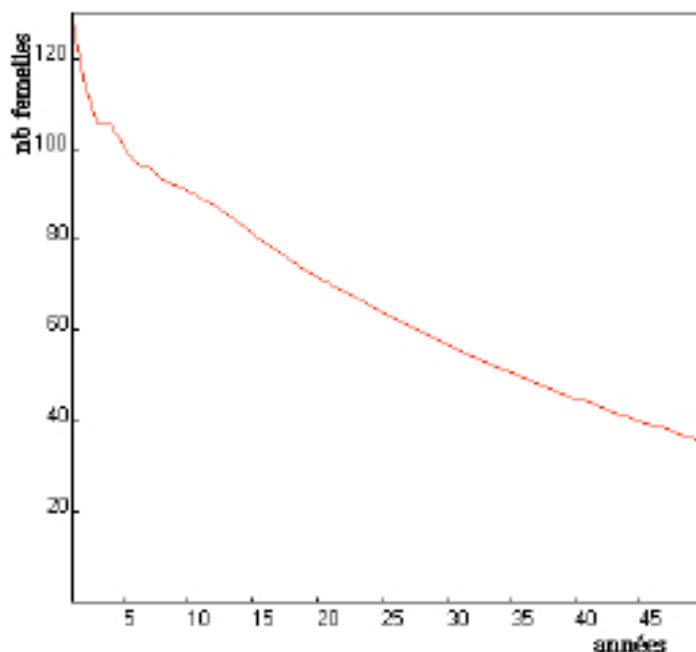


Figure 34: Simulation selon le troisième modèle d'ULM à 17 groupes et passage automatique de l'évolution de l'effectif des femelles de *V. berussur* le site étudié.

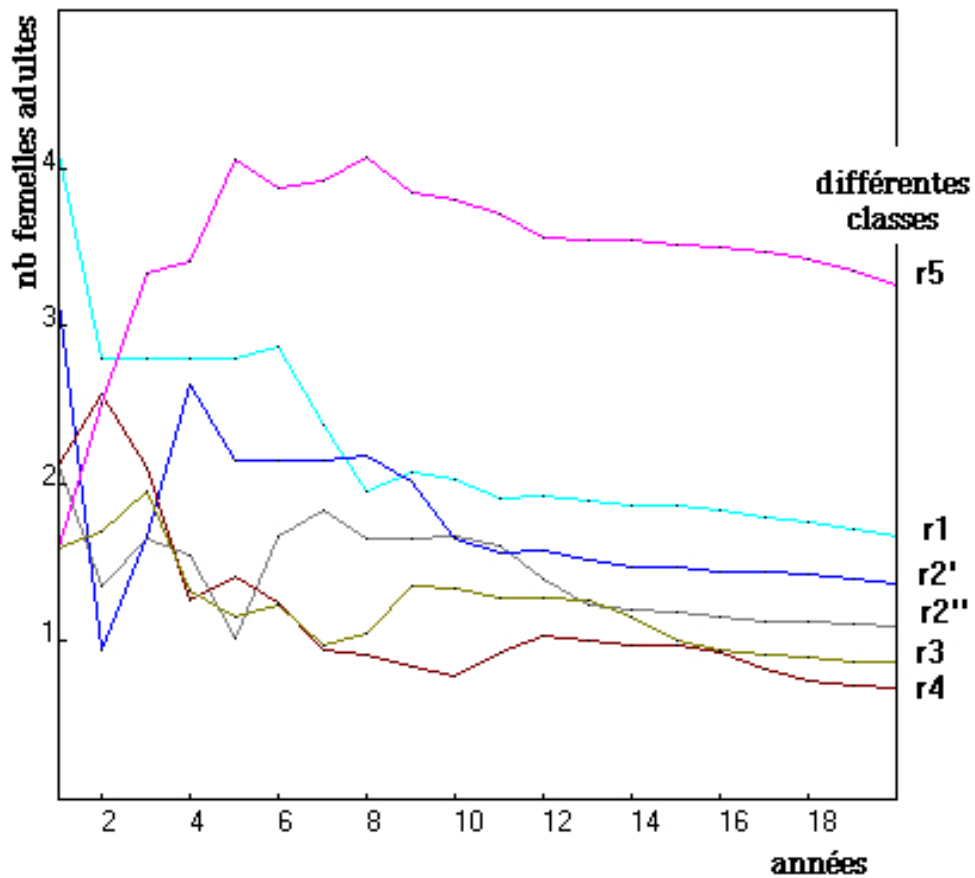


Figure 35: Simulation de l'évolution du nombre de femelles reproductrices de chaque Classe de *V. berus* (cf. chap. 6.1) sur le site étudié selon le troisième modèle d'ULM à 17 groupes et passage automatique.

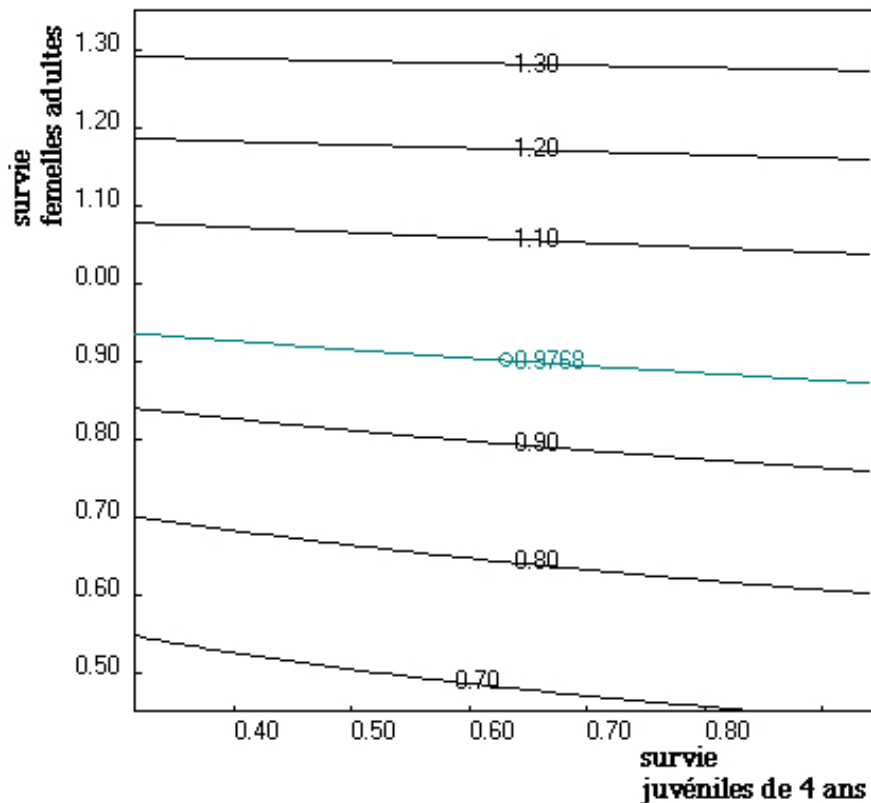


Figure 36: Relation entre le taux de survie des adultes et des juvéniles de 4 ans de *V. berus* sur le site étudié selon le troisième modèle d'ULM à 17 groupes et passage automatique.

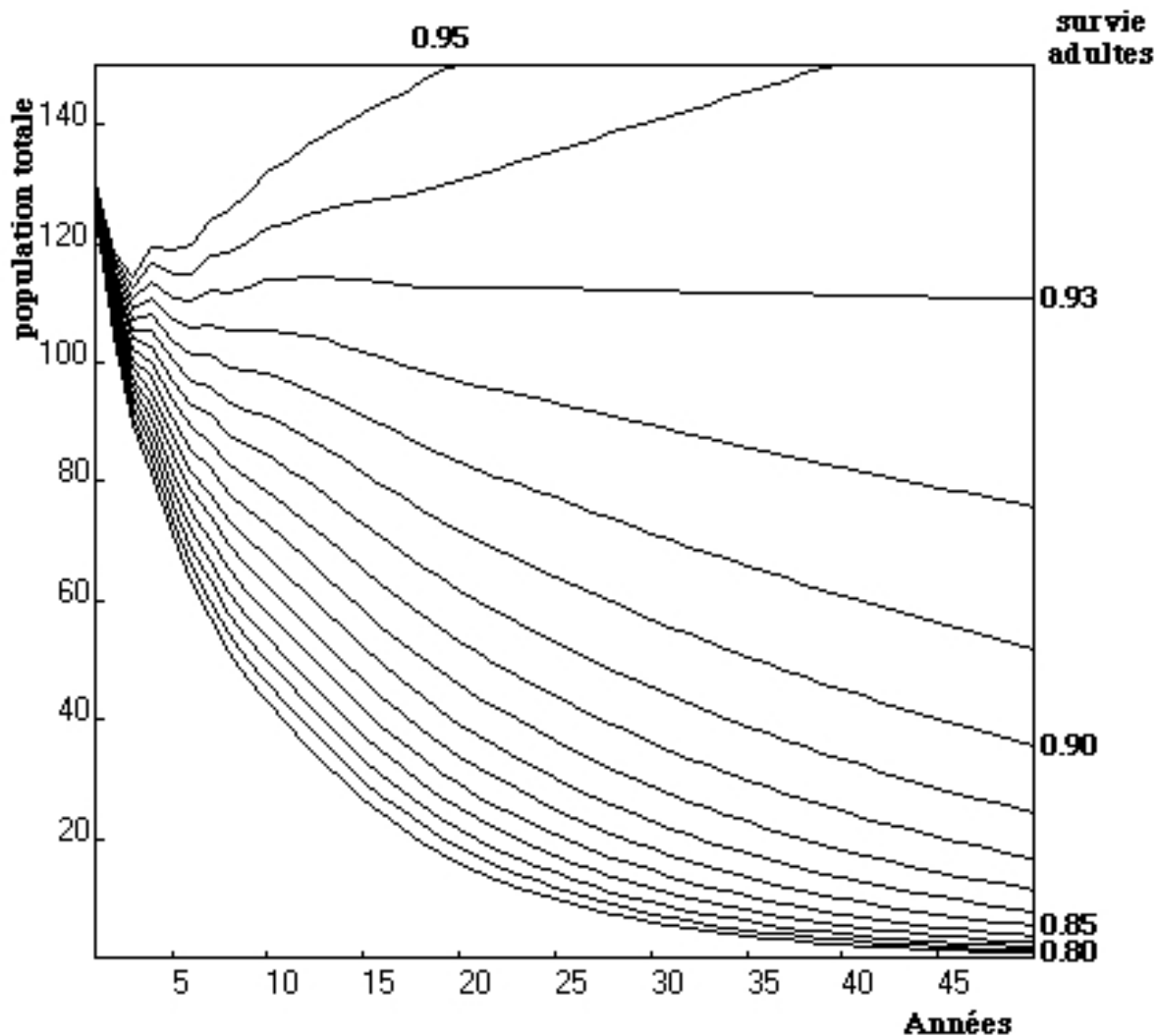


Figure 37: Simulations selon le troisième modèle d'ULM à 17 groupes et passage automatique de l'évolution de l'effectif totale des femelles de *V. berus* sur le site étudié avec des taux variables de survie des femelles adultes.

Quatrième modèle à 17 groupes à passage non automatique

Le dernier modèle d'ULM permet d'évaluer l'importance, pour le maintien à long terme de la population, du passage direct d'une classe d'âge à une autre; en effet, en faisant varier b (la proportion d'animaux qui restent dans leur classe de taille, ne grandissent donc pas avant leur prochaine reproduction), on constate que l'estimation de la population totale diminue lorsque b augmente. Ainsi, le passage direct d'une classe d'âge à l'autre après la reproduction permet d'obtenir un maximum d'animaux (cf. figure 38). Au contraire, avec une valeur de b élevée (0,5), les animaux vieillissent sans passer dans les classes suivantes. Avec cette valeur, l'effectif après 50 années simulées est le plus faible.

Par contre, l'augmentation du facteur b permet une diminution de la proportion de femelles dans le dernier groupe (Classe 5, reproducteurs et non reproducteurs); ainsi, cette proportion est proche de 12% après 50 ans avec un b égal à 0. Cette proportion diminue pour atteindre seulement 7% environ si le b est plus important (0,5) (cf. figure 39); L'apport de ce facteur b permet donc d'éviter une accumulation d'animaux dans la dernière classe, comme le produit le troisième modèle utilisé par ULM et le modèle réalisé avec RAMASage; par contre, il provoque, dans ce cas, une diminution de l'effectif total.

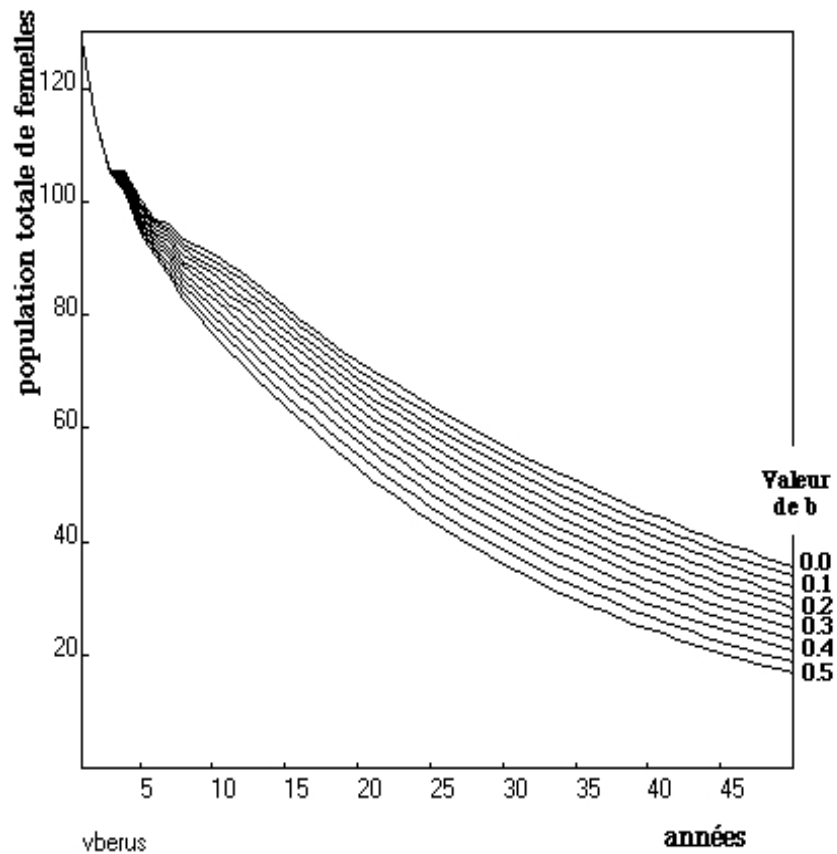


Figure 38: Simulations selon le quatrième modèle d’ULM à 17 groupes et passage non automatique de l’évolution de l’effectif totale des femelles de *V. berus* sur le site étudié avec des taux b de passage d’une classe à l’autre variables.

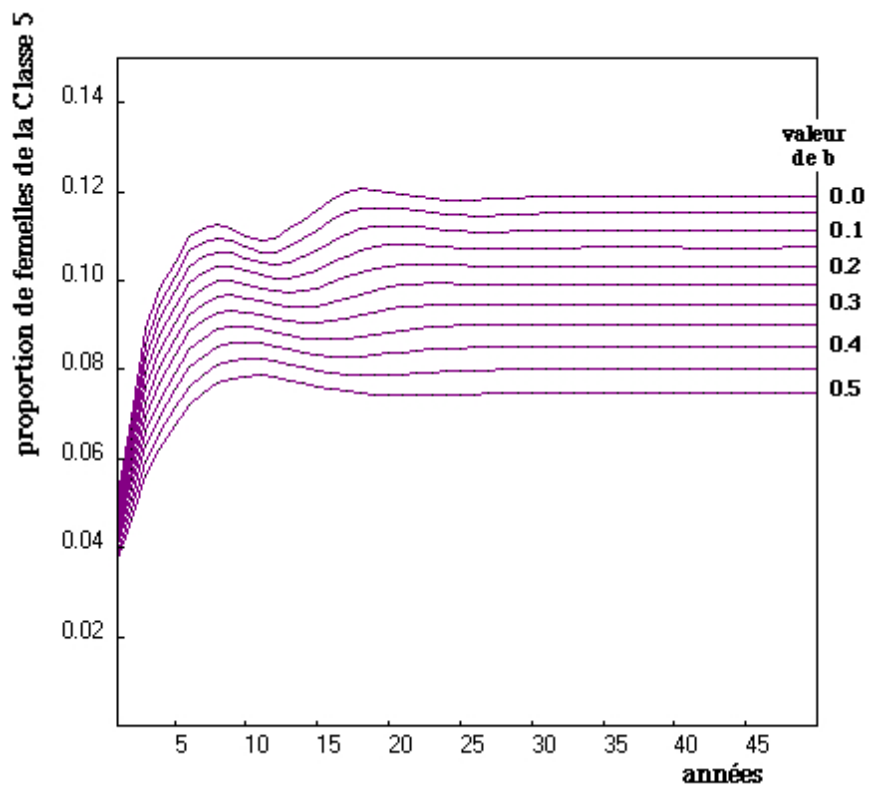


Figure 39: Simulations de l’évolution de la proportion de femelles reproductrices de la Classe 5 (cf. chap. 6.1) de *V. berus* sur le site étudié selon le quatrième modèle d’ULM à 17 groupes et passage non automatique, avec des taux b de passage d’une classe à l’autre variables.

6.3.3 Discussion

Au vu des résultats issus de l'évolution de la population des différents modèles de simulation, on constate que les modèles les plus simples, c'est-à-dire le premier et second utilisé par ULM, sont les seuls proposant une augmentation de la population. Les autres modèles, comprenant au moins une dizaine de groupes différents, présentent tous une nette diminution de la population totale des femelles. Cette réduction varie de 32 à 70% selon les modèles (cf. tableau 13). De plus, ils indiquent tous un accroissement du pourcentage d'animaux appartenant au groupe le plus âgé. Avec le modèle utilisé par RAMASage ou la macro test d'EXCEL (17 ans max.), Cette proportion augmente jusqu'à 9% environ, alors que celle-ci était de 3% environ au début de la simulation. Cette croissance de l'effectif des vieux animaux démontre que ces modèles ne sont pas particulièrement représentatifs de la population. Avec ces deux modèles, les animaux deviennent trop rapidement à grande taille. Comme la fécondité diminue à partir d'une certaine taille, ces modèles perdent trop vite des animaux

Tableau 13: Résumé des simulations de l'évolution des effectifs de *V. berus* femelles dans le Jura vaudois selon diverses méthodes, avec les avantages et inconvénients pour chaque méthode.

Méthode	Modification de l'effectif total des femelles après 50 années simulées	Avantages	Inconvénients
UICN	Espèce gravement menacée d'extinction	<ul style="list-style-type: none"> classification rapide 	<ul style="list-style-type: none"> trop généraliste pas de quantification du risque d'extinction
RAMASage	-39,0%	<ul style="list-style-type: none"> simulations rapidement réalisées 	<ul style="list-style-type: none"> 17 classes d'âge maximum âge maximal trop faible
Macro test d'EXCEL (17 ans)	-38,2%	<ul style="list-style-type: none"> flexibilité de la méthode 	<ul style="list-style-type: none"> âge maximal trop faible programme spécifique à mettre en place pour chaque espèce
Macro test d'EXCEL (23 ans)	-34,6%	<ul style="list-style-type: none"> flexibilité de la méthode âge maximal suffisamment élevé 	<ul style="list-style-type: none"> programme spécifique à mettre en place pour chaque espèce
1 ^{er} modèle d'ULM	+18%	<ul style="list-style-type: none"> flexibilité de la méthode 	<ul style="list-style-type: none"> réactivité trop importante (2 classes seulement)
2 ^{ème} modèle d'ULM	+55%	<ul style="list-style-type: none"> flexibilité de la méthode 	<ul style="list-style-type: none"> pas de structure d'âge, fécondité identique pour toutes les femelles
3 ^{ème} modèle d'ULM	-70%	<ul style="list-style-type: none"> flexibilité de la méthode proche du cycle vital de l'animal 	<ul style="list-style-type: none"> modèle complexe (22 groupes, 32 liens)
4 ^{ème} modèle d'ULM	Entre -70 et -86% (suivant la valeur de b, cf. chap. 6.3.2.4)	<ul style="list-style-type: none"> flexibilité de la méthode 	<ul style="list-style-type: none"> modèle très complexe (22 groupes, 38 liens)

dans les classes les plus productives pour les accumuler dans la dernière classe, nettement moins productif (fécondité inférieure à la moyenne). Ainsi, la population totale diminue plus rapidement avec ces deux modèles. En comparaison, la macro d'EXCEL (23 ans), laquelle possède 5 années supplémentaires à la macro test d'EXCEL (17 ans), permet aux péliades d'atteindre la dernière classe moins rapidement. De cette manière, le pourcentage d'animaux présent dans ce groupe d'âge est plus faible et les animaux restent plus longtemps dans les classes les plus fécondes. Ainsi, la population totale des femelles diminue moins rapidement avec ce modèle qu'avec les modèles précédents cités. Malgré tout, la population totale des femelles diminue de plus de 30% après 50 ans (environ 4 générations). Il faut malgré tout émettre des réserves sur les résultats des estimations de l'effectif dans 50 ans. En effet, ces simulations sont basées sur des taux de survie et de fécondation estimés sur une seule année seulement. De plus, la méthode d'évaluation du taux de survie n'est pas d'une grande précision (cf. chap. 6.2.3). On peut donc considérer probable que la population étudiée régresse de manière importante dans les prochaines décennies.

Les modèles réalisés pour ULM ne sont pas basés sur l'âge, au contraire de RAMASage et des macros d'EXCEL, mais sur des groupements d'animaux reproducteurs ou non appartenant à une même classe de taille. Ce modèle comporte toutefois le même défaut que décrit pour les modèles de RAMASage et d'EXCEL (17 ans), soit une augmentation trop importante de la proportion d'animaux dans le dernier groupe (cf. figure 35). De plus, ce modèle permet d'avoir des animaux appartenant au dernier groupe avec un âge minimal de 15 ans (âge moyen: 18 ans). Les animaux arrivent donc dans le dernier groupe en moyenne aussi rapidement qu'avec RAMASage et la macro test d'EXCEL. La population totale des femelles diminue donc aussi de manière très nette, avec une réduction encore plus marquée (-70%) qu'avec les modèles basés sur l'âge. En introduisant un facteur (b) exprimant la proportion d'animaux qui restent dans le même groupe après une reproduction, le quatrième modèle d'ULM permet de diminuer la proportion d'animaux arrivant au dernier groupe. Ainsi, les animaux restent plus longtemps dans les groupes les plus prolifiques (groupes 3 et 4), mais ils restent aussi plus longtemps dans les groupes 1, 2' et 2'' qui ont une fécondité encore inférieure au dernier groupe (5). Ainsi, en faisant augmenter la proportion (b), le nombre total d'animaux après 50 ans diminue encore plus vite qu'avec une valeur de b égale à 0 (passage direct, troisième modèle). Ainsi, le modèle le plus probable semble être la macro d'EXCEL (23 ans) car il permet d'éviter une accumulation d'animaux dans le dernier groupe, sans pour autant conserver trop longtemps les animaux dans les premières classes d'âge. Néanmoins, toutes les simulations sont réalisées sur des estimations de taux de survie et de fécondité basé uniquement sur des données récoltées durant une seule année. De plus, la méthode d'estimation de la survie n'est pas d'une grande précision. Or, la précision de cette variable est d'une importance considérable sur l'évolution des effectifs au cours du temps. Les résultats des simulations doivent être considérés comme des indications de l'évolution probable des effectifs, et non pas comme l'évolution future de cette population.

Avec les différents modèles d'ULM, il est facile de constater l'importance de la survie des adultes pour la survie à long terme de la population. En effet, quel que soit le modèle utilisé par ULM, une faible modification de la survie des adultes a un effet identique sur l'indice de croissance de la population () à une modification de la survie des juvéniles environ 10 fois supérieure. De plus, l'impact de la survie des juvéniles s'accroît avec l'augmentation de l'âge; la fécondité a donc une importance inférieure à la survie des juvéniles. Comme l'ont montré Lebreton & Clobert (1991),

les animaux à temps de génération élevé possèdent une sensibilité plus importante à la survie des adultes par rapport à la fécondité.

Globalement, aucune des simulations, quel que soit le modèle, n'atteint une population de 0 animaux après 50 ans. Ainsi, la population ne devrait pas disparaître dans les 50 prochaines années si les paramètres de survie et de fécondité ne varient pas. Cependant, de nombreuses simulations réalisées avec les macros d'EXCEL atteignent un nombre total de femelles de moins de 90 individus. De plus, RAMASage et les différentes macros d'EXCEL proposent une diminution des effectifs dans 96% des simulations. Ainsi, il semble donc que la population ne soit pas menacée de disparition dans les 50 prochaines années, mais elle devrait fortement diminuer durant les prochaines années.

6.4 Discussion générale du risque d'extinction de la population et autres problèmes potentiels

Comme vu ci-dessus, il semble que la population devrait pouvoir se maintenir dans les 50 prochaines années, si les paramètres de survie et de fécondité ne changent pas. Par contre, les modèles les plus vraisemblables donnent tous une diminution marquée de la population. En effet, les simulations réalisées avec des macros d'EXCEL et avec RAMASage proposent une diminution de 30 à 40% de la population totale des femelles. Ainsi, il est pratiquement certain que la population va diminuer durant les prochaines années si les paramètres estimés ne se modifient pas.

Mais d'autres paramètres que les seules survies et fécondités peuvent intervenir sur la survie à long terme de cette petite population, comme:

- les risques de consanguinité
- l'Effet Allee
- les prélèvements humains.

6.4.1.1 Risques de consanguinité

Comme discuté dans le chapitre 5.1.1, il semblerait que la population de *V. berus* étudiée soit isolée. En effet, aucune population n'est connue dans la proche périphérie. Or, les croisements entre individus génétiquement proches sont augmentés dans les petites populations isolées. Il en résulte une consanguinité permettant l'expression de gènes délétères récessifs (cf. Burgman & Neet, 1989; Hunter, 1996). Celle-ci peut mettre en danger une population.

La théorie prédit qu'une population de moins de 50 individus risque des problèmes de consanguinité (Franklin, 1980; Soulé, 1980); or l'effectif des péliades sur le site étudié est estimé à environ 50 animaux. La population semble donc potentiellement affectée par la consanguinité. Celle-ci peut entraîner, entre autres, une diminution de la fécondité et une augmentation de la mortalité à la naissance (Ralls & Ballou, 1983). L'impact de la consanguinité a été démontré en captivité, sur des populations contrôlées, mais aussi récemment sur une population sauvage de papillons par Saccheri *et al.* (1998). Ils ont montré que, après suppression de l'influence des paramètres démographiques, écologiques et environnementaux, la consanguinité explique 26% des extinctions de population. Aucune mesure génétique n'a été réalisée pour l'heure sur les péliades dans le Jura vaudois. Néanmoins, la mortalité à la naissance peut être considéré comme un indice de consanguinité comme montré par Madsen *et al.* (1996). Ainsi, on peut évaluer la mortalité moyenne à la naissance chez les *V. berus* étudiées à 13,3%, en ne tenant pas compte de l'éventuelle influence des cages. Cette valeur est légèrement plus élevée que pour la population de péliade scandinaves ne souffrant pas de

consanguinité. Dans ce cas, la faible différence ne peut pas être considérée comme un indice de consanguinité. Par contre, l'impact de la mise en cages n'est pas certain, l'augmentation de la mortalité à la naissance chez les femelles ayant pondu plus tard pouvant être réel dans la nature. En considérant cette hypothèse, le taux de mortalité à la naissance est de 15,96%, soit significativement plus élevé que les valeurs recueillies par Madsen *et al.* avec des *V. berus* ne subissant aucune consanguinité. Il n'est donc pas improbable que la population subisse déjà des retombées de la consanguinité. Par contre, si celle-ci est confirmée par des mesures génétiques, il est incontestablement plus faible que pour la population isolée étudiée par Madsen *et al.* (population inférieure à 40 animaux adultes); en effet, la mortalité dans cette population est proche de 31%. Il est donc difficile d'assurer que la population étudiée subit actuellement les effets de la consanguinité sans mesures complémentaires (utilisation d'autres types de cage, cf. annexe 1, mesures génétiques). Néanmoins, si elle est présente, elle n'est pas encore marquée de manière importante.

Mais il est admis actuellement que la consanguinité n'est pas le facteur prédominant permettant d'expliquer les extinctions de population. Il semble en effet que les problèmes génétiques interviennent seulement après les dangers démographiques et environnementaux (Lande, 1988; Caughley & Sinclair, 1994; Frankham & Ralls, 1998). Pour la survie de la population, il est donc plus fructueux de travailler sur les aspects environnementaux et démographiques que d'augmenter la variabilité génétique (Caughley & Sinclair, 1994).

6.4.1.2 Effet Allee

L'effet Allee intervient lorsque la probabilité qu'un mâle rencontre une femelle et que l'accouplement ait lieu devient critique (Allee, 1931; voir aussi Hunter, 1996). Ce problème pourrait intervenir dans la zone étudiée; bien que les mâles se déplacent fortement pour s'accoupler avec un nombre maximal de femelles, il est possible que certaines d'entre elles ne puissent être fécondées car étant en dehors de la zone principale de localisation des mâles. Ainsi, certaines femelles ont été observées à plus de 300 m du mâle capturé le plus proche. Cette distance peut être parcourue par un mâle, pour autant qu'il trouve divers refuges le long de ce trajet. Or, il arrive fréquemment que ces zones soient peu favorables au déplacement des reptiles. Le meilleur exemple est donné par la femelle 25; en 1997, les mâles les plus proches se trouvaient à une distance à vol d'oiseau de 350 m. Cette étendue n'est pas énorme, mais la présence de grandes zones défavorables entre les animaux permet d'imaginer un passage difficile pour les mâles voulant aller féconder la femelle 25. D'autres femelles étaient en périphérie des localisations principales (femelles 39 et 46), et ont tout de même été fécondées. Toutefois, il semble que le nombre de fécondation influence la proportion de nouveau-nés vivants (Madsen *et al.*, 1992); Ainsi, l'effet Allee serait renforcé. En effet, si la probabilité qu'un mâle rencontre une femelle isolée existe, la probabilité que plusieurs mâles rencontre cette même femelle diminue fortement. Ainsi, l'effet Allee pourrait se traduire, sur le site étudié, pas uniquement par une potentielle non fécondation des femelles les plus isolées, mais surtout par une perte de fécondité. Pour les deux femelles relativement isolées, mais tout de même fécondées, le taux de mortalité à la naissance est de 14% pour la femelle 46 et de 33% pour la femelle 39. La première valeur est donc proche de la moyenne, alors que la seconde est nettement plus élevée. Il est par contre difficile d'apprécier cette éventuelle perte de fécondité, à cause de l'éventuel impact des cages sur le taux de mortalité des nouveau-nés (cf. chap. 4.2.2.3). En définitive, l'effet Allee ne doit pas intervenir directement par non fécondation sur le terrain d'étude, mais plutôt par diminution de la fécondité à cause d'un nombre

insuffisant d'accouplements. L'utilisation des cages proposées en annexe 1 permettrait peut-être de confirmer cette hypothèse.

6.4.1.3 Prélèvements humains

Les serpents ont été persécutés de manière importante durant de nombreuses années. Les vipères ont fait grands frais de ces persécutions. A titre d'exemple, Kaufmann (1893) indique que près de 300'000 vipères ont été tuées entre 1864 et 1890 dans le département de la Haute-Saône. En Suisse, la destruction de ces serpents a aussi été importante durant le siècle dernier et le début de celui-ci. L'introduction dans ces périodes d'une prime par vipères tuées a été la principale raison de cet acharnement.

Actuellement, les destructions massives n'ont plus cours, mais des prélèvements illégaux sont effectués par des herpétologues amateurs. Il est connu que plusieurs d'entre eux ont prélevé des péliades adultes dans la zone étudiée. Actuellement, cette habitude tend à diminuer. Pourtant, il est possible que des prélèvements occasionnels puissent encore survenir sur la zone étudiée, bien qu'aucune présence suspecte n'ait été remarquée durant mes observations.

En insérant un prélèvement annuel sur les animaux adultes dans un modèle utilisé pour la survie de la population, on peut constater que la population totale va rapidement chuter avec le prélèvement d'une femelle adulte (du groupe NR31 du troisième modèle d'ULM cf. chap. 6.3.1.4) tous les deux ans (cf. figure 40). Avec le prélèvement d'au moins un animal par an, la population disparaît avant 50 ans.

Avec le modèle utilisant une macro d'EXCEL (23 ans), il est aussi possible de simuler un prélèvement extérieur annuel. Les résultats (cf. figure 41) sont légèrement différents des valeurs proposées par le troisième modèle d'ULM; en effet, ils montrent aussi une forte diminution de la population. Cependant,

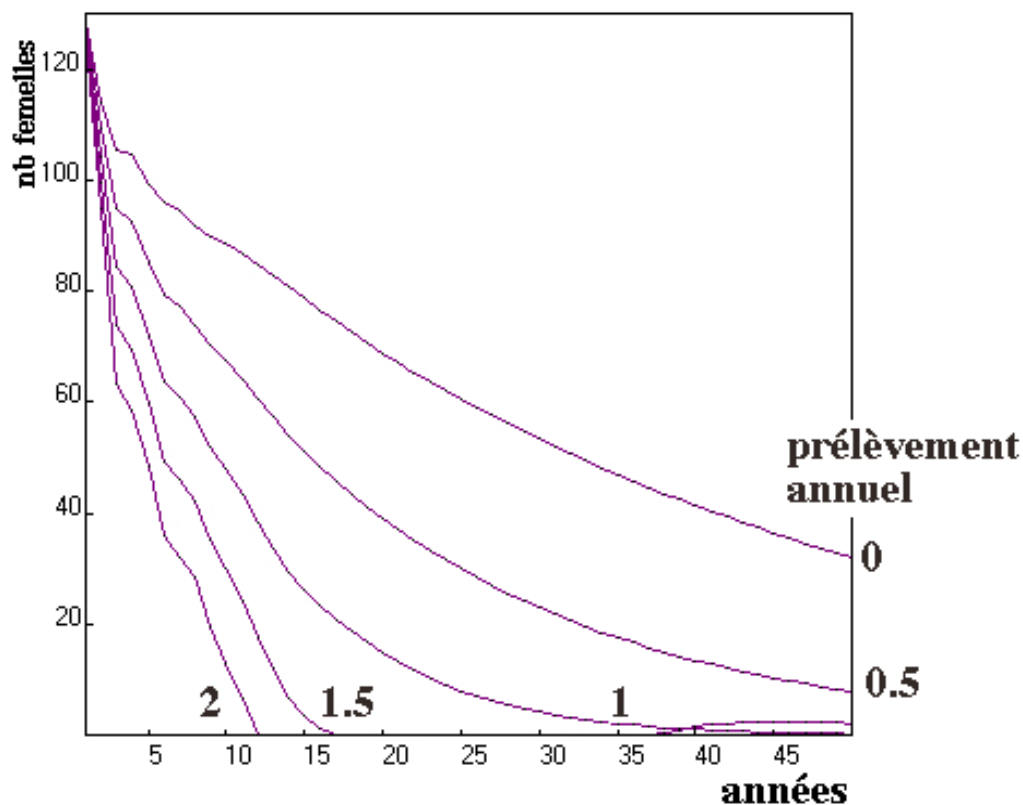


Figure 40: Simulations selon le troisième modèle d'ULM à 17 groupes et passage automatique de l'évolution de la population totale des femelles de *V. berus* sur le site étudié avec des taux de prélèvements humains variables (compris entre 0 et 2 femelles gestantes par an).

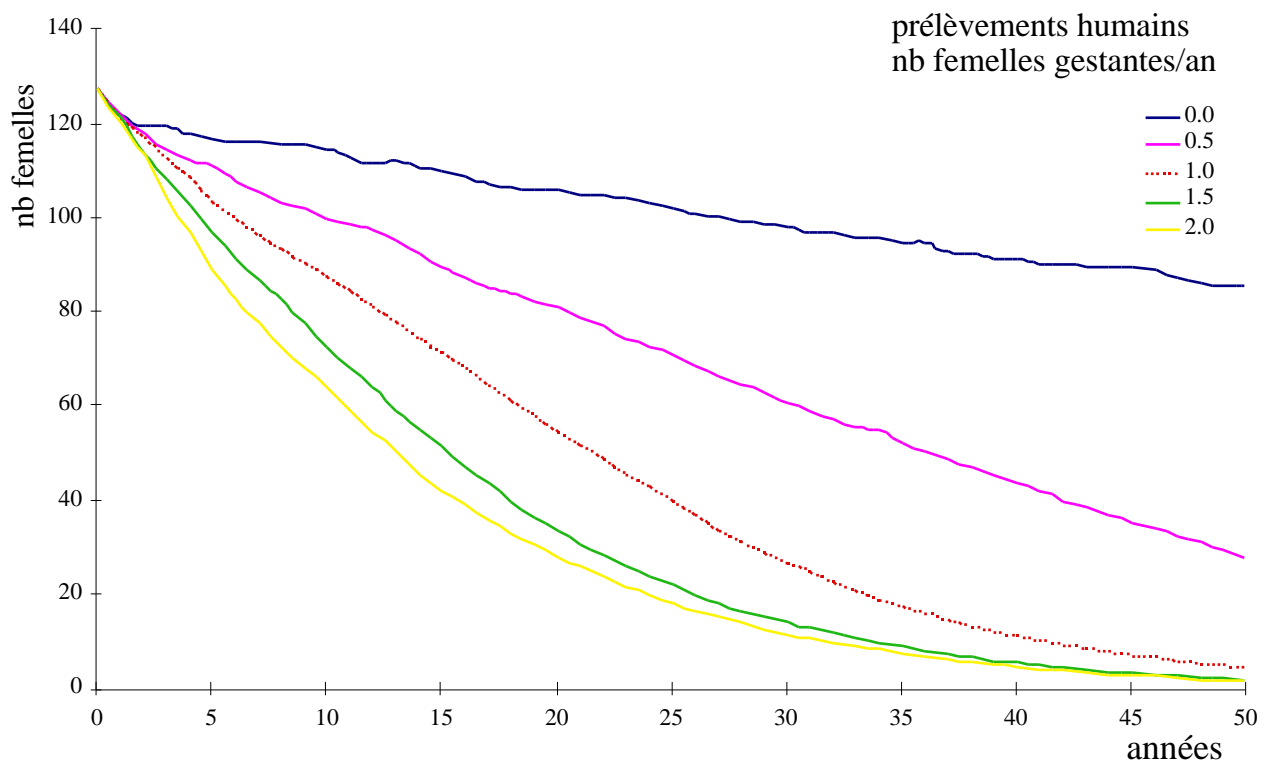


Figure 41: Simulations selon la macro d'EXCEL (23 ans) de l'évolution de l'effectif totale des femelles de *V. berus* sur le site étudié avec des taux de prélèvements humains variables (compris entre 0 et 2 femelles gestantes par an).

avec un prélèvement d'une femelle du troisième groupe (60 cm environ) tous les deux ans, le nombre total de femelles après 50 ans est supérieur à la simulation réalisée par ULM avec un prélèvement comparable; de plus, les prélèvements plus importants estiment un nombre plus important de femelles après environ 30 ans avec le modèle issu de la macro d'EXCEL. Cependant, la population simulée après 50 ans est à un niveau tellement faible (moins de 10 femelles de tous âges) qu'elle peut être considérée comme disparue, tout comme le proposent les simulations réalisées avec ULM (cf. figure 40).

Globalement, les deux modèles montrent le même phénomène: la population est fortement affectée par un prélèvement sur des femelles adultes. Ainsi, une ponction d'animaux adultes, même en nombre très faible, augmente de manière très marquée les risques d'extinction de cette population.

Ainsi, sans problème particulier, les simulations de l'évolution de la population proposent une forte baisse de la population des péliades étudiée (cf. chap. 6.3.3). En plus du manque de fécondité ou d'une mortalité trop importante pour que l'effectif reste stable, plusieurs faits risquent encore d'accentuer la diminution des péliades: l'effet Allee risque de diminuer la fécondité de certaines femelles et d'éventuels prélèvements humains condamneraient la population. Concernant les sensibilités des différents paramètres, les modèles issus d'ULM montrent de manière flagrante l'importance capitale de la survie des adultes. Finalement, comme la figure 37 le montre, une très faible variation dans l'estimation de la survie de la population peut faire varier de manière considérable l'évolution future de la population. Néanmoins, pour prédire de manière exacte l'évolution de l'effectif des *V. berus* sur le site étudié, une plus grande précision de l'estimation de la survie des animaux adultes serait nécessaire.

7. Milieux de captures et amélioration du milieu

Pour pouvoir proposer des améliorations propices aux péliades jurassiennes, il faut tout d'abord connaître leur comportement et leurs habitudes. En observant les milieux où les captures sont réalisées, de nombreuses informations peuvent être assimilées sur les zones principalement utilisées par les péliades. Ces observations pourront être utilisées à la création ou à l'amélioration de différents sites.

7.1 Milieux de captures

Bien que toute la zone étudiée ait été parcourue de manière homogène, certaines zones regroupent un nombre nettement plus important de captures. Ces zones sont souvent caractérisées par un nombre important de pierres et de fissures dans le terrain. De plus, celles-ci abritent souvent une végétation haute car elles ne sont pas pâturées par le bétail. En effet, peu de captures ont été réalisées dans les zones fréquemment broutées, alors que les zones moins favorables au bétail (nombreuses pierres, couche de terre plus faible, donc végétation moins dense, voire buissons) sont souvent les endroits où l'on découvre le plus fréquemment des péliades.

Afin de définir l'habitat ordinaire de *V. berus* dans la zone étudiée, des relevés minimaux du proche environnement de la capture ont été effectués. Ainsi, la présence ou l'absence de quelques critères simples comme les pierres, l'herbe, la mousse, le bois mort, les feuilles mortes et autres ont été soigneusement notées. Ainsi, il apparaît évident que les péliades sont liées à la présence de pierres, mais surtout à une présence végétale (cf. figure 42). En effet, *V. berus* demande un terrain riche en végétation, alors que la *V. aspis* préfère des milieux plus caillouteux et plus sec (Naulleau, 1987). On constate aussi que les alentours des buissons et des murets abritent fréquemment des vipères (cf. figure 42). Les premiers offrent une bonne protection, tout en permettant une excellente thermorégulation; les seconds permettent aux animaux de trouver des sites riches en pierres, donc chauds, et autorisant le passage entre différents sites. Ils servent aussi de lieux de résidence

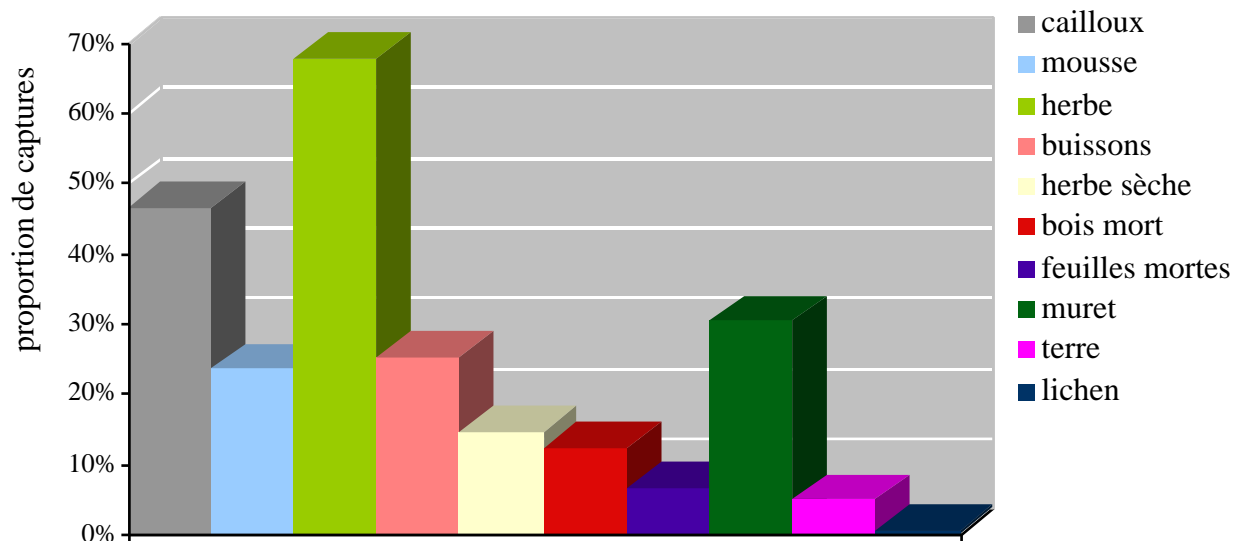


Figure 42: Types de milieux où les *V. berus* ont été capturées.

estivale pour les animaux qui chassent. Quelques animaux ont été capturés dans du bois mort, ou sur un lit de feuilles mortes; ces deux éléments sont typiques des lisières de forêt comprenant des buissons. En effet, plusieurs lisières sont utilisées par les reptiles.

Sur le site étudié, on trouve les péliades principalement dans quelques zones (70% des captures). Ces endroits ont, comme dénominateur commun, un nombre important de roches affleurantes, de nombreuses ouvertures dans le terrain (interstice entre les pierres ou trous de micromammifères). De plus, les buissons de taille réduite (jusqu'à 1 mètre de hauteur) y sont fréquents; la végétation y est typique des milieux ayant un sol de faible profondeur, donc pauvre en herbe fourragère. La strate herbacée est donc haute, puisque non broutée par le bétail. Ces grandes herbes augmentent l'humidité au sol et favorisent la présence de certaines proies de *V. berus* (lézard vivipare et grenouilles). Finalement, on trouve fréquemment des animaux le long des murets abandonnés ou entretenus.

7.2 Améliorations du milieu

Comme observé ci-dessus, les péliades sont localisées principalement dans quelques zones. Ainsi, avec quelques aménagements, il serait possible d'augmenter la surface des endroits les plus favorables. Pour cela, il faudrait par exemple modifier certaines lisières. La majorité des lisières actuelles sont formées par la fin brutale de la forêt d'épicéas, sans aucune présence de buissons (cf. figure 43).

De telles zones ne sont pas favorables à la faune de manière générale, ni aux reptiles plus particulièrement. Aucune capture de péliade n'a été effectuée dans de tels sites. Au contraire, sur une petite partie de lisière comportant de nombreux buissons (cf. figure 44), 6 captures ont été réalisées durant les années 1997 et 1998.

L'aménagement qui serait à réaliser dans ces lisières peu favorables pour augmenter les buissons peut avoir deux directions:

- en laissant une zone non pâturée de 5 m en lisière de forêt, les buissons ne tarderaient pas à se développer dans cette portion de terrain.
- l'autre approche consiste à couper les grands épicéas de la lisière et laisser se développer divers buissons dans la zone ainsi créée.

Cette approche a déjà été utilisée sur quelques



Figure 44: Lisière favorable aux reptiles: six captures de *V. berus* durant cette étude.



Figure 43: Lisière non favorable aux reptiles: aucune capture de *V. berus* durant cette étude.

tronçons de lisières en 1998, mais le développement de ces milieux favorables demande plusieurs années.

- Ainsi, en augmentant ces surfaces, il est fort probable d'augmenter les chances de maintien de la population par accroissement de la survie des vipères et par croissance des ressources alimentaires.

Certaines dispositions amélioreraient encore les zones les plus fréquentées:

1. l'interdiction de pâturer sur les zones extrêmement favorables permettrait d'éviter d'éventuels écrasements (des jeunes serpents principalement), d'augmenter le nombre de buissons et ainsi de favoriser le camouflage des péliades dans ces zones;
2. au vu de l'importance des murets pour le séjour et les déplacements des vipères, il est primordial de conserver les murets actuels et d'éviter leur destruction ou leur atterrissement par l'agriculture. Une augmentation des murets favoriserait aussi le déplacement des animaux et diminuerait l'exposition aux prédateurs;
3. la création de passages entre les différents sites les plus fréquentés assurerait un déplacement plus aisé et moins risqué pour les serpents. Les déplacements entre les sites favorables sont possibles actuellement, bien qu'ils soient complexes. Ces mouvements pourraient être améliorés en augmentant le nombre de murets et de zones caillouteuses entre les sites les plus peuplés.

En plus de l'accroissement et de l'amélioration des surfaces favorables du site étudié, il serait extrêmement bénéfique aux péliades que l'entretien des zones avoisinantes suive aussi les recommandations ci-dessus. En effet, ces sites abritaient encore des péliades dans les années cinquante, et ces zones sont encore potentiellement favorables. De plus, quelques aménagements parviendraient certainement à fixer de jeunes migrants. En laissant une partie de quelques mètres non pâturée autour des murets, la végétation se développerait rapidement et offrirait ainsi un couvert plus étendu pour les *V. berus* et certaines de leurs proies.

Au vu du chapitre 6.4.1.3, la survie à long terme de la population est extrêmement sensible à l'impact des prélèvements humains. Ainsi, il est certain que la population disparaîtra dans moins de 35 ans avec le prélèvement d'une seule femelle gestante par année. Il est donc primordial que ces agissements illégaux cessent. Pour cela, une surveillance accrue du site étudié par les gardes-faunes et par les douaniers permettrait d'éviter les captures illégales.

Globalement, le développement des broussailles est fortement bénéfique à la péliade; cependant, il devra être limitée dans les prochaines années. Si par manque d'entretien, les buissons augmentent de manière trop importante, les milieux redeviendront peu accueillants pour les reptiles. Jäggi & Baur (*sous presse*) ont montré que les disparitions locales de *V. aspis* sont corrélées à une augmentation de la strate arborée. Ainsi, l'homme devrait, à long, terme continuer d'intervenir sur les lisières et les pâturages pour favoriser les vipères.

8. Discussion générale et conclusions

Dimorphisme sexuel

Concernant le dimorphisme sexuel, Forsman (1991a) montre une relation entre la taille des mâles et la différence de grandeur entre les mâles et les femelles. Par contre, ni mes données, ni les données de Madsen (1988) ou de Monney (1996) ne renforcent cette hypothèse; au contraire, ces valeurs tendent à montrer une indépendance entre ces deux paramètres. En effet, il semble que la différence de taille soit relativement stable, proche de 6,7 cm (cf. figure 45). Néanmoins, un plus grand nombre de données

est indispensable pour évoquer une différence de taille constante entre les deux sexes chez les péliades. Il est de plus probable que le dimorphisme sexuel soit fonction de nombreux paramètres, comme la densité des mâles par exemple; en effet, plus le nombre de mâles est important, plus il est

avanta-geux pour eux d'être de grande taille pour s'accoupler un nombre maximal de fois (cf. Madsen, 1988). Une telle hypothèse est aussi avancée par Stamps *et al.* (1997) avec le lézard *Anolis aeneus*. Ainsi, la taille des mâles devrait augmenter et le dimorphisme sexuel se réduire sur un terrain plus densément peuplé; ce n'est pas le cas sur le site étudié, puisque la densité des mâles n'est pas très importante et que le dimorphisme est plus faible qu'estimé par Forsman. Les différentes espèces de proies peuvent aussi influencer la taille des mâles et des femelles, modifiant la proportion du dimorphisme sexuel. Les travaux de Forsman (1991a), par exemple, semblent montrer une influence du nombre d'espèces de proies potentielles. Tous ces paramètres peuvent donc faire varier le rapport de taille entre les deux sexes et en déduire une règle globale serait peut-être trop audacieux.

Mélanisme

Le mélanisme intervient aussi sur la mortalité des femelles post-parturientes (Luiselli, 1992). Cependant, près de 80 animaux ont été capturés dans la zone étudiée et aucune péliade mélanique n'a été observée. Au contraire, de nombreuses populations jurassiennes ont un taux de mélanisme élevé (Monney *et al.*, 1996; Kery, comm. pers.). L'absence de mélanisme de la population étudiée provient certainement de la couverture forestière quasi absente dans les zones de recherche. Monney *et al.* (1996) observent un faible taux de mélanisme (9,5%) dans une station dépourvue d'arbre, alors que cette proportion est de 66% en milieu forestier. Au-dessus de la forêt, le taux de mélanisme est à nouveau faible (17%). Mes

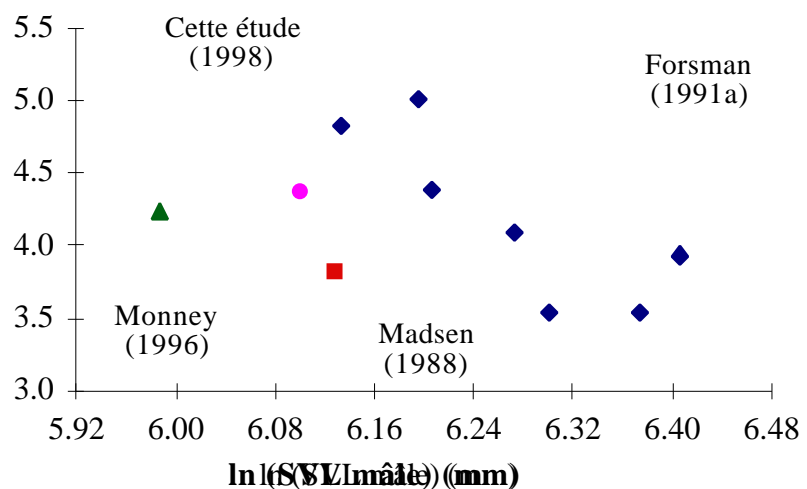


Figure 45: Relation entre la taille et le dimorphisme sexuel chez *V. berus* issue des travaux de Forsman (1991a), augmentée des valeurs de Madsen (1988), de Monney (1996) et de cette étude.

observations confortent donc celles de Kjaergaard (1981), Reinert (1984) et Monney *et al.* (1996) qui estiment que le mélanisme est lié à des populations forestières, où les reptiles mélaniques profitent d'une meilleure thermorégulation et sont moins exposés aux prédateurs aériens (Andrén & Nilson, 1981).

Croissance des animaux

Comme il a été discuté dans le chapitre 4, les péliades du Jura vaudois sont de taille relativement petite comparativement à la majorité des populations de *V. berus* étudiées. Néanmoins, leur taille n'est pas aussi réduite que dans les Préalpes (Monney, 1996) et les Grisons (Neumeyer, 1984). La dimension des serpents, et plus particulièrement des vipères est plus ou moins liée à diverses conditions extérieures comme la compétition, la prédation (Forsman, 1991b), mais aussi le mélanisme (Madsen & Stille, 1988; Monney *et al.*, 1996) et le nombre d'espèces de proies potentielles (Forsman, 1991a). Finalement, il semble que la plus grande influence sur la taille des adultes soit la vitesse de croissance des juvéniles (Madsen & Stille, 1988; Monney *et al.*, 1996). De plus, cette vitesse de croissance est directement liée à la masse ingérée par ceux-ci (Ford & Seigel, 1994). Ainsi, la croissance de *V. berus* dans le Jura est plus lente que dans de nombreux autres sites (cf. chap. 4.2.3.2). Cette faible vitesse de croissance peut provenir de plusieurs paramètres: une faible concentration de proies réduit la quantité de masse ingérée; la taille des proies est aussi un facteur important. Il est donc probable que les péliades étudiées trouvent des proies de faible taille et en nombre peu important, comme la faible concentration de lézards vivipares le laisse penser. Ainsi, avec une croissance lente, l'âge adulte est atteint plus tardivement, comme pour les animaux de montagne (Neumeyer, 1992); au contraire, les péliades anglaises (Prestit, 1971) sont matures à 3 (mâles) et 4 ans (femelles), soit 1 an avant les animaux du Jura vaudois. La température moyenne et le nombre de jours utilisables (sans pluie) sont aussi des facteurs agissant sur le développement. Les données climatiques, comme le nombre de jours de végétation (lequel témoigne approximativement du nombre de jours utilisables par des reptiles) et la pluviométrie (cf. chap. 3.2) indiquent que, dans le Jura vaudois, les conditions ne sont pas idéales pour des reptiles. Le climat est même considéré comme rude. En comparaison, les populations des Préalpes étudiées par Monney et du Dischmatal (Neumeyer) ont des conditions météorologiques encore plus rudes, et sont aussi de tailles plus faibles. Finalement, un nombre d'espèces de proies potentielles assez élevé (cf. chap. 4.3.1) semble favoriser des vipères de petites tailles (Forsman, 1991a; Monney *et al.*, 1996); la densité et la taille des proies agit aussi sur la taille des serpents (Völkl, 1989; Forsman, 1991a; Lindell & Forsman, 1996). Mais aucune capture de micromammifères n'a été réalisée sur le terrain d'étude.

Investissement maternel dans la reproduction

L'investissement dans les nouveau-nés semble proportionnel au poids de la femelle avant la reproduction dans tous les sites où *V. berus* a été étudiée (cf. chap. 4.3.2). Cet investissement constant n'est pas dirigé sur la ponte (avec les diverses pertes), mais directement sur les nouveau-nés (poids de la portée). Ceci implique une connaissance du rendement (poids de la portée/poids perdu à la ponte) par les femelles. Les animaux peuvent alors diminuer la masse allouée à la reproduction tout en maintenant l'investissement direct (poids des nouveau-nés) constant uniquement en augmentant le rendement de la reproduction. Les péliades des Préalpes en concurrence avec *V. aspis* (Monney, 1996) ont privilégié une telle stratégie pour pouvoir utiliser des zones les moins favorables (où l'enneigement est la plus important). Au contraire, les péliades scandinaves de grandes tailles doivent engager une proportion plus élevée dans la reproduction, puisque leur rendement est

beaucoup plus faible (cf. tableau 6). Cet investissement plus important provoque peut-être une augmentation de la mortalité des femelles post-parturientes. En effet, Capula *et al.* (1992) montrent que, dans les Alpes orientales italiennes, les femelles qui investissent plus de 54% de leur poids dans la reproduction n'ont pas survécu à moyen terme. Ses animaux investissent en moyenne 48% de leur masse dans la reproduction, avec un taux de mortalité chez les femelles post-parturientes de 30 et 40%. En comparaison, les péliades du Jura vaudois investissent un peu moins de leur masse avant la reproduction et leur survie est certainement plus importante. En effet, une diminution de la fécondité pour les plus vieilles femelles a été démontrée dans ce travail. Or cette diminution laisse supposer qu'il y a sénescence se traduisant par une diminution de la fécondité. Au contraire, les observations d'Andrén & Nilson (1981), Madsen & Shine (1992c) et Capula *et al.* (1992) ne montrent pas de réduction de fécondité pour les femelles les plus âgées. La mortalité des femelles reproductrices est donc certainement plus importante dans ces populations, puisque les femelles n'atteignent pas un âge suffisamment important pour subir la sénescence. Dans le même ordre d'idée, les péliades des Préalpes (Monney, 1996) montrent un rendement excellent et investissent alors une masse inférieure dans la reproduction (37,2%). Ce taux plus faible devrait entraîner une mortalité post-partum inférieure; les observations de Monney (comm. pers.) ne confirment pas une mortalité plus faible, puisqu'il n'a pas recapturé 37% des femelles après leur mise-bas. Néanmoins, ces femelles ne sont pas forcément mortes. Cette tendance à investir de manière identique dans les nouveau-nés directement pour toutes les *V. berus* peut être supposée, bien que les variations annuelles et individuelles provoquent de fortes différences. Des mesures sur plusieurs années sur les péliades jurassiennes, scandinaves et des Préalpes permettraient certainement de confirmer cette relation entre l'investissement et la survie des femelles post-parturientes, ainsi que la stabilité dans l'investissement direct.

Stratégies reproductrices des Viperidae européennes

Les stratégies reproductrices de 8 espèces de vipères européennes ont été comparées par Saint Girons & Naulleau (1981). Par la suite, d'autres travaux sur la reproduction de *V. berus* et de *V. aspis* ont été réalisés entre autres par Andrén & Nilson (1981), Capula *et al.* (1992), Madsen & Shine (1993) et Monney (1996). Avec toutes ces données, augmentées de cette étude, les mêmes graphiques que proposé par Saint Girons & Naulleau ont été réalisés et sont présentés dans les figures 46 et 47. Ainsi, il sera possible de comparer les stratégies reproductrices des différentes populations de péliade par rapport à d'autres vipères européennes. Globalement, on constate sur la figure 46 que les péliades italiennes (Capula *et al.*) et scandinaves (Andrén & Nilson) sont assez proches. Les *V. berus* des Préalpes, dites "forme naine", sont les animaux qui se rapprochent le plus des petites vipères européennes, soit *V. ursinii* et *V. latastei monticola*. La population étudiée par Madsen & Shine (Suède) sont elles plus proches de *V. aspis* et *V. seoanei*. Finalement, les individus du Jura vaudois s'approche plutôt de *V. l. latastei* et *V. aspis zinnikeri*.

Sur la figure 47 montrant le poids de la portée en fonction du poids de l'animal (soit l'investissement maternel), on discerne une droite de régression significative ($r=0.979$, $r^2=95.8\%$, $\text{prob}<0.001^*$) issus de toutes les Viperidae. Néanmoins, certaines populations de *V. berus* ont un investissement plus important (populations étudiées par Andrén & Nilson et Capula *et al.*). En séparant les péliades des autres espèces de Viperidae, on observe une tendance significative ($r=0.913$, $r^2=83.4\%$, $\text{prob}=0.012^*$) à un investissement plus marqué chez les grosses péliades (population de Andrén & Nilson et Capula *et al.*) que chez les autres gros Viperidae; à l'inverse,

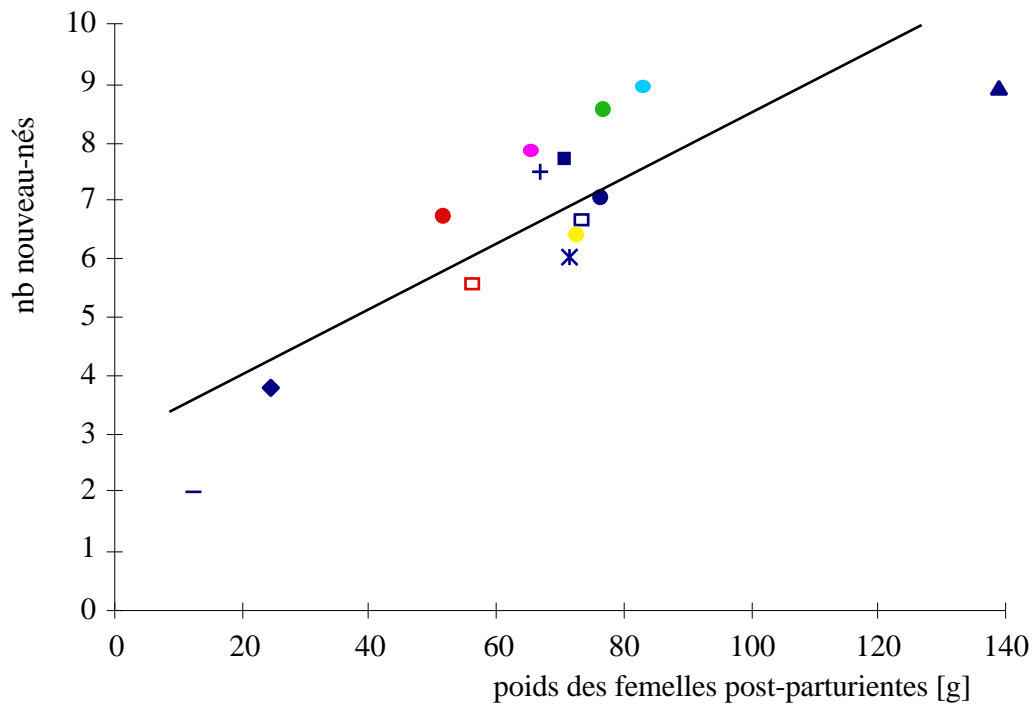


Figure 46: Nombre de nouveau-nés par femelle en fonction du poids de la mère chez diverses espèces de Viperidae; en **bleu marine**: données de Saint Girons & Naulleau (1981); en **cyan**: Andrén & Nilson (1981); en **vert**: Capula *et al.* (1992); en **jaune**: Madsen & Shine (1993); en **rouge**: Monney (1996); en **magenta**: cette étude.

V. ammodytes: ▲ *V. a. aspis*: □ *V. a. zinnikeri*: ■ *V. berus*: ●
V. l. latastei: + *V. l. monticola*: - *V. ursinii*: ◆ *V. seoanei*: □
 $r^2=0.6924$, $y=0.0555x+2.979$, $prob<0.01^*$.

les *V. berus* "naine" décrites par Monney investissent proportionnellement moins de masse dans la reproduction que l'ensemble des Viperidae (courbe noire). La tendance générale pour les péliades (droite verte sur la figure 47) est donc à un investissement proportionnellement plus élevé pour les grosses femelles comparativement aux autres espèces de vipères européennes et à l'inverse pour les petites péliades.

Comme il a été remarqué ci-dessus, la péliade (*V. berus*, sous-espèce *berus*) possède des variations morphométriques et reproductrices assez importantes, certainement dues à sa grande aire de répartition. Des différences encore plus importantes pour plusieurs autres espèces présentes en Europe ont conduit à la formation de plusieurs sous-espèces, particulièrement chez *V. aspis* et *V. latastei*. Ainsi, en réalisant un dendrogramme de distances entre les différentes populations et sous-espèces de Viperidae européennes retenant les critères du poids de la ponte et du poids de la mère, on peut montrer une tendance à la formation de plusieurs groupes à stratégies différentes (cf. figure 48). On constate alors que *V. ammodytes* est le Viperidae le plus différent des autres espèces européennes étudiées. À l'autre extrême, on rencontre les Viperidae de petites tailles, comme *V. ursinii* et *V. l. monticola*. D'autres groupes se séparent de manière flagrante, comme les *V. aspis* et *V. berus* des Préalpes étudiées par Monney, ainsi que les *V. berus* scandinaves de Andrén & Nilson et celles des Alpes italiennes (Capula *et al.*). Les premières ont des conditions climatiques extrêmes, alors que les secondes ont une alimentation particulière (proies de grosse taille). Quant aux autres populations ou espèces, elles semblent avoir des stratégies assez similaires. L'étude plus approfondie de la stratégie reproductrice des différentes populations de péliades jurassiennes, présentant des proportions d'animaux mélaniques, serait certainement instructive pour mettre en évidence l'impact du mélanisme sur la stratégie reproductrice.

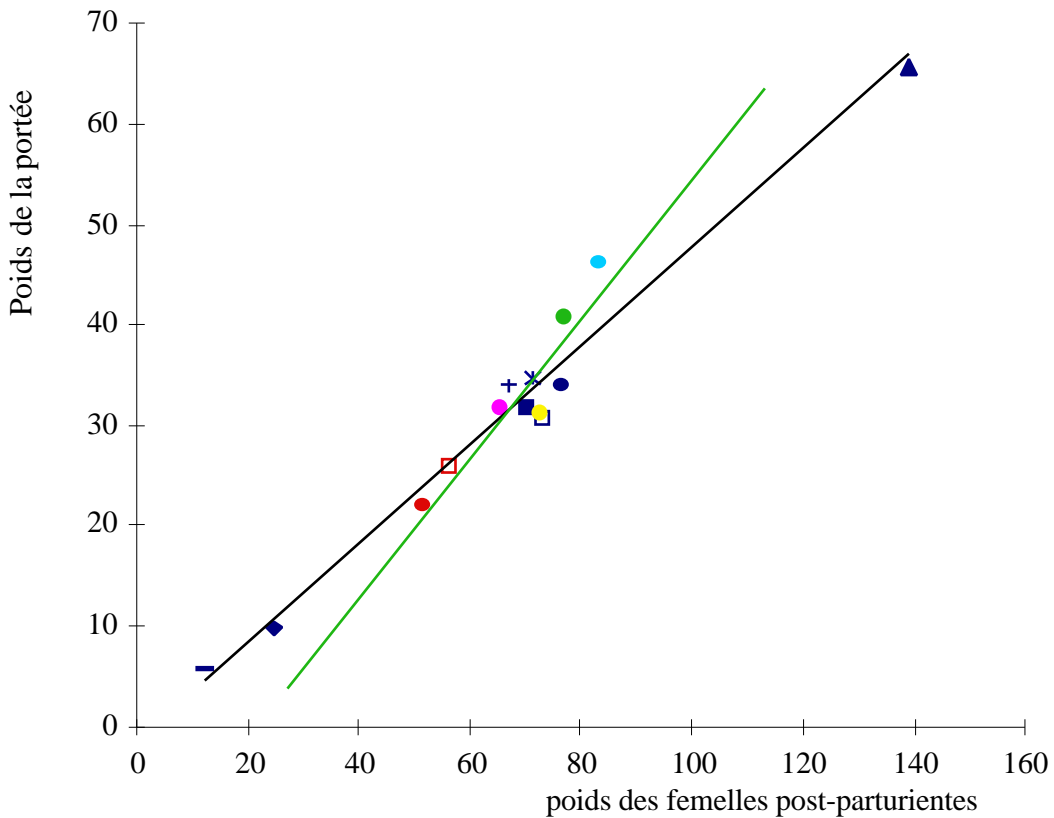


Figure 47: Poids de la portée en fonction du poids post-partum de la mère chez diverses espèces de Viperidae; en **bleu marine**: données de Saint Girons & Naulleau (1981); en **cyan**: Andrén & Nilson (1981); en **vert**: Capula *et al.* (1992); en **jaune**: Madsen & Shine (1993); en **rouge**: Monney (1996); en **magenta**: cette étude.

V. ammodytes: ▲ *V. a. aspis*: □ *V. a. zinnikeri*: ■ *V. berus*: ●
V. l. latastei: + *V. l. monticola*: - *V. ursinii*: ◆ *V. seoanei*: ◻
pour l'ensemble des Viperidae, droite noire: $r^2=0.9576$, $y=0.492x-1.07$, $prob<0.01^*$.
pour *V. berus* uniquement, droite verte: $r^2=0.8336$, $y=0.688x-14.37$, $prob=0.012^*$.

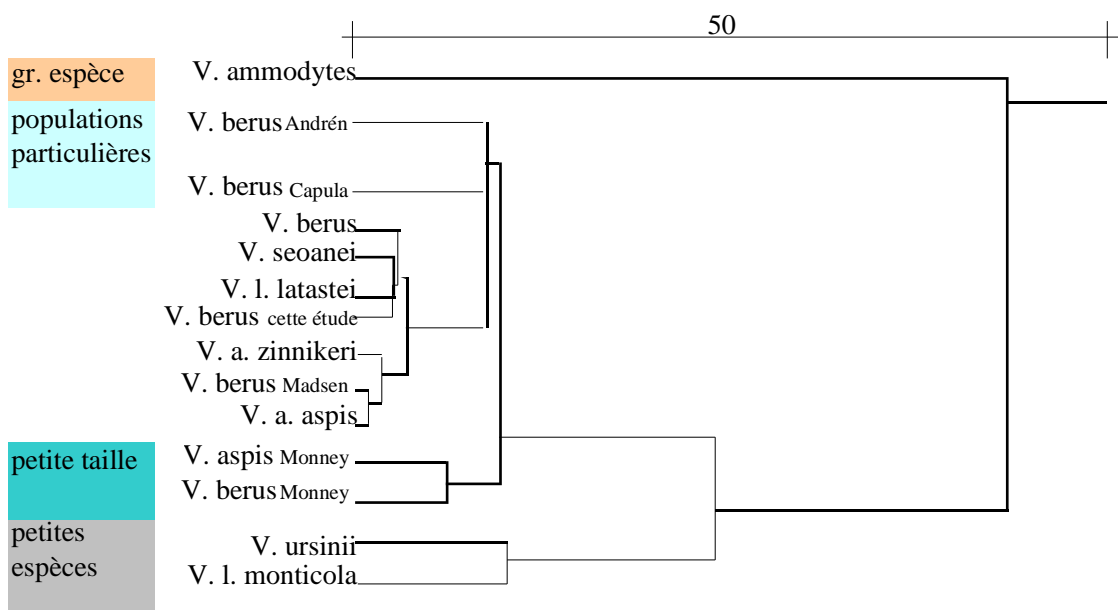


Figure 48: Distance entre différentes espèces et populations de Viperidae issue du poids de la ponte et du poids post-partum de la mère (distance euclidienne, association moyenne (UPGMA)). Données tirées des mêmes publications que pour la figure 46.

Taux de survie des adultes et risque d'extinction de la population

Quant au taux de survie des adultes, l'estimation réalisée par recrutement semble la plus vraisemblable. Néanmoins, une très faible différence de taux de survie des adultes modifie complètement l'estimation du risque d'extinction de la population. Ainsi, une différence de 3,3% dans la survie des adultes (0,93 au lieu de 0,90) permet à la population de se maintenir au lieu de décroître (cf. figure 37). Or, l'estimation de la survie des femelles adultes est fortement influencée par le nombre de femelles capturées de 5 ans. Trois animaux ont été capturés, pour 30 femelles au total, estimant ainsi la survie à 0,90. Si seulement 2 femelles de 5 ans avaient été capturées, l'estimation du taux de survie de la population serait alors de 0,93, soit permettant à la population de ne pas diminuer (cf. figure 37). Ainsi, il est évident que les diverses simulations ne donnent qu'un ordre d'idée de l'évolution probable des effectifs de péliades sur le site étudié. Leur trop forte sensibilité à la survie des adultes demanderait une très grande robustesse de cette estimation. Or, mes approximations ont été réalisées durant une seule année. Pour atteindre une grande précision dans l'évaluation des principaux paramètres de la population, une étude de longue haleine devrait être réalisée. Cependant, tous les modèles les plus probables proposent une diminution de la population dans les prochaines années. Cette diminution est relativement importante puisqu'elle concerne environ 30 à 40% de l'effectif total dans les 50 prochaines années.

Cependant, toutes les simulations restent suffisamment optimistes pour ne pas prédire une disparition totale de la population dans les 50 prochaines années. Seules les simulations avec des prélèvements humains (ou mortalité dues à l'homme) présentent une disparition des péliades, ou une diminution à moins de 10 femelles adultes. En outre, il est difficile d'estimer l'impact de l'effet Allee et autres problèmes de consanguinité sur l'évolution future de la population sans études génétiques. Ces problèmes risquent pourtant d'intervenir dans un avenir assez proche. Il paraît donc important que la population des péliades étudiée soit suivie régulièrement afin de contrôler l'évolution du nombre d'individus et des taux de survie des adultes et des nouveau-nés.

Améliorations proposées

De plus, plusieurs améliorations proposées dans le chapitre 7.2 pourraient être réalisées à des frais minimes. Il est cependant difficile de quantifier l'apport direct de ces améliorations, bien qu'il soit certain que ces aménagements augmenteraient à long terme les chances de survie de la population. Par contre, certains problèmes, comme la mortalité liée à la route, ne peuvent pas être résolus. En effet, en évitant le passage sur la route, on élimine l'éventuelle liaison entre les deux principales zones; la population serait alors fragilisée par scission en 2 sous-populations isolées. L'impact lié au prélèvement est lui aussi difficile à quantifier et à juguler. En effet, il suffit qu'une seule personne dérobe régulièrement des péliades sur cette zone pour provoquer une extinction quasi certaine de la population dans les prochaines décennies. Cette menace est donc la plus importante à solutionner en premier lieu. Les autres améliorations proposées devraient par la suite permettre d'éviter une décroissance future des effectifs de cette population. L'aménagement à moindre frais des zones avoisinantes serait aussi un avantage indéniable pour le maintien des péliades sur le site étudié.

Avenir de l'espèce dans le Jura

Actuellement, il ne reste que 3 sites de péliades connus dans le Jura vaudois. De plus, 33 sites sont pour l'heure répertoriés en Franche-Comté (Montadert, *sous presse*). Or, la population jurassienne franco-suisse est totalement isolée des

populations nord-alpine et du nord-ouest de la France. L'aire de répartition de cette espèce dans le Jura est centrée sur le complexe humide du Dugeon (département du Doubs, Sud-ouest de Pontarlier), et les autres stations semblent isolées entre elles. Cette forte diminution des péliades dans le Jura provient entre autres des aménagements réalisés dans les pâturages, les forêts et les zones humides. La destruction massive des péliades au siècle dernier et au début de celui-ci y a aussi fortement contribué (cf. chap. 6.4.1.3). Il est par contre difficile de savoir pourquoi certains sites renferment des serpents, alors que d'autres sites, à priori, tout aussi favorables en sont dépourvus. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ces disparitions locales des péliades: un entretien plus ou moins appliqué des pâturages et de leurs lisières par certains amodiateurs, ainsi que leur attrait à détruire les reptiles. L'effet stochastique est aussi certainement intervenu et pourrait expliquer la présence des vipères dans le site étudié, alors qu'elles ont disparu à quelques kilomètres. Comme le site étudié possède actuellement l'effectif le plus important du Jura vaudois, il est impératif de maintenir cette population. Pour l'ensemble jurassien franco-suisse, le faible nombre de stations riches en péliades confirme l'importance de cette population. Elle pourrait, dans l'avenir, servir à la réintroduction de péliades dans des sites favorables, pour autant que le maintien de cette population ne soit pas mis en danger par le prélèvement de quelques animaux. Ceci n'est pas le cas actuellement.

Globalement, les effectifs des péliades adultes (environ 50) semblent pour l'instant suffisant pour maintenir l'espèce dans cette zone durant les prochaines années. Mais la survie de cette population n'est pas assurée pour une période plus longue, puisque les simulations montrent une diminution de 30 à 40% des effectifs dans 50 ans. Cette population étant l'une des plus ample du Jura suisse, elle possède donc un intérêt majeur pour la faune helvétique, mais aussi pour la faune du Jura. Renforçant cet aspect de maintien de la faune actuelle, il semble de plus que les péliades étudiées possèdent ni les caractères morphologiques des péliades alpines, ni des grandes *V. berus* scandinaves ou italiennes. Un suivi régulier de cette population s'impose pour plusieurs raisons: 1° l'évaluation du taux de survie des adultes doit être affiné pour réaliser des estimations du risque d'extinction plus fiable; 2° des mesures génétiques permettraient de connaître le taux de consanguinité de la population. La comparaison génétique avec les autres populations jurassiennes et alpines pourrait donner des informations sur la progression de l'isolement des différentes populations jurassiennes; Finalement, il est impératif que les prélèvements d'animaux cessent, sous peine de voir rapidement diminuer, puis disparaître, la population étudiée.

9. Bibliographie

Allee, W. C. (1931). *Animal aggregations*. The University of Chicago Press, Chicago.

Andr n, C. (1982). Effect of prey density on Reproduction, Foraging and other Activities in the adder, *Vipera berus* (L.). *Amphibia-Reptilia*, **3**, 81-96.

Andr n, C. & Nilson, G. (1981). Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **15**, 235-46.

Andr n, C. & Nilson, G. (1983). Reproductive tactics in an island population of adders with fluctuating resource. *Amphib.-Reptilia*, **4**, 63-79.

Barker, M. A. & Hobson, D. D. (1996). Artificial refuges with transects as a possible reptile survey methodology. *British Herpetological Society Bulletin* , **55**, 8-14.

Baron, J.-P., Ferri re, R., Clobert, J. & Saint Girons, H. (1996). Life history of *Vipera ursinii ursinii* at Mont-Ventoux (France). *C.R. Acad. Sc. Paris, Life sciences*, **319**, 57-69.

Biella, H. J. (1980). Untersuchungen zur Forplanzungsbiologie der Kreuzotter (*Vipera b. berus* (L.)) (Reptilia, Serpentes, Viperidae). *Zool. Abhandl., Staat. Mus. Tierkunde Dresden*, **36**, 117-25.

Bonnet, X. & Naulleau, G. (1994). Utilisation d'un indice de condition corporelle (BCI) pour l' tude de la reproduction chez les serpents. *C.R. Acad. Sci. Sr III Sci. Vie*, **317**, 34-41.

Bonnet, X. & Naulleau, G. (1996). Catchability in snakes: consequences for estimates of breeding frequency. *Canadian Journal of Zoology*, **74**, 233-9.

Burgman M. A. & Neet C. R. (1989). Analyse des risques d'extinction des populations naturelles. *Acta Oecologica*, **10 (3)**, 233-43.

Capula, M. & Luiselli, L. (1994). Reproductive strategies in alpine adders, *Vipera berus*. The black females bear more often. *Acta Oecologica*, **15(2)**, 207-14.

Capula, M., Luiselli, L. & Anibaldi, C. (1992). Complementary study on the reproductive biology in the female adder, *Vipera berus* (L.) from eastern Italian Alps. *Vie Milieu*, **42**, 327-36.

Caughley, G. & Sinclair A. R. E. (1994). *Wildlife Ecology and Management*. Blackwell Science, Cambridge, Massachusetts, USA.

Cavin, L. (1992). *Ecologie et structure d'une population subalpine de lézards vivipares (Lacerta vivipara, Jacquin 1787)*. Travail de licence, non publié, Université de Neuchâtel.

Charland, M. B & Gregory, P. T. (1990). The influence of female reproductive status on thermoregulation in a viviparous snake, *Crotalus viridis*. *Copeia*, **1990**, 1089-98.

Duelli, P. (1994). *Liste rouge des espèces animales menacées de Suisse*. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage (OFEFP).

Duellman, W. E. & Trueb, L. (1985). *Biology of amphibians*. McGraw-Hill, New York.

Ferrière, R., Sarrazin, F., Legendre, S. & Baron, J. P. (1996). Matrix population models applied to viability analysis and conservation: theory and practice using the ULM software. *Acta Oecologia*, **17 (6)**, 629-56.

Person, S. & Akçakaya, H. R. (1990). *RAMASage*. Applied Biomathematics, New York.
programme sous système DOS.

Ford, N. B. & Seigel, R. A. (1994). An experimental study of trade-offs between age and size at maturity: effects of energy availability, *Funct. Ecol.*, **8**, 91-6.

Forsman, A. (1991a). Variation in sexual size dimorphism and maximum body size among adder populations: effects of prey size. *J. Anim. Ecol.*, **60**, 253-267.

Forsman, A. (1991b). Adaptive variation in head size in *Vipera berus* L. population. *Biological Journal of the Linnean Society*, **43**, 281-96.

Forsman, A. (1993a). Growth rate in different colour morphs of the adder, *Vipera berus*, in relation to yearly weather variation. *Oikos*, **66**, 279-85.

Forsman, A. (1993b). Survival in relation to body size and growth rate in the adder, *Vipera berus*. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 647-55.

Frankham, R. & Ralls, K. (1998). Inbreeding leads to extinction. *Nature*, **392**, 441-2.

Franklin, I. R. (1980). Evolutionary change in small populations. In *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*, ed. M. E. Soulé & B. A. Wilcox. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 135-50.

Gibbons, J. W. (1976). Ageing phenomena in reptile. In *Special review of experimental ageing research*, ed. M. F. Elias, B. E. Eleftheriou & P. K. Elias. EAR, Inc, Maine, pp. 454-75.

Gruber, U. (1992). *Guide des serpents d'Europe d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient*. Delachaux et Niestlé S.A., Neuchâtel, Paris; édition française.

Halliday, T. R. & Verrell, P. A. (1988). Body Size and Age in Amphibians and Reptiles. *J. Herpetol.* **22**(3), 253-65.

Hausser, J. (1995). *Atlas des Mammifères de Suisse*. Birkhäuser, Basel.

Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R. W., Hayek, L. A. & Foster, M. S. (1994). *Measuring and Monitoring Biological Diversity, standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, London.

Hofer, U. & Dusej, G. (1995). Distribution and status of the Reptiles in Switzerland, a preliminary report. *Scientia Herpetologica*, **1996**, 297-302.

Hunter, M. L. Jr. (1996). *Fundamentals of Conservation Biology*. Blackwell Science, Cambridge, USA.

Jäggi, C. & Baur, B. (1997). Overgrowing forest causes local extinction of the snake *Vipera aspis* in the Swiss Jura mountains. *in Press*.

Kaufmann, M. (1893). *Les Vipères de France, morsures – traitement*. Asselin et Houzeau, Paris.

Kirchhofer, W. (1982, 1984). *Atlas climatologique de Suisse*. Service hydrologique et géologique national, Berne.

Kjaergaard, J. (1981). Udbredelsen af sort Hugorm i Danmark. *Flora och Fauna*, **87**, 27-9.

Kramer, E. & Stemmler, O. (1986). Schematische Verbreitungskarten der Schweizer Reptilien. *Revue Suisse de Zoologie*, **93**, 779-802.

Kramer, E. & Stemmler, O. (1992). *Nos Reptiles*. Muséum d'Histoire Naturelle, Bâle, version française.

Krebs, C. J. (1989). *Ecological Methodology*. Harper & Row, Publishers, New York.

Lande, R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science*, **241**, 1455-60.

- Lebreton, J.-D. & Clobert, J. (1991). Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modelling. In *Bird Population Studies, relevance to conservation and management*, ed. C. M Perrins, J.-D Lebreton & G. J. M. Hirons. Oxford University Press, Oxford, pp. 105-25.
- Legendre, S. & Clobert, J. (1995). ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics* **22**, 817-34.
Il est possible d'obtenir ce programme sur le web, via: <http://www.snv.jussieu.fr>.
- Leslie, P. H. (1952). The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method. II. The estimation of total numbers. *Biometrika*, **39**, 363-88.
- Lincoln, F. C. (1930). Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. *U.S. Dept. Agric. Circ.*, **118**, 1-4.
- Lindell, L. E. & Forsman, A. (1996). Density effects and snake predation: prey limitation and reduced growth rate of adders at high density of conspecifics. *Canadian Journal of Zoology*, **74**, 1000-7.
- Luiselli, L. (1992). Reproductive success in melanistic adders: a new hypothesis and some considerations on Andrén and Nilson's (1981) suggestions. *Oikos*, **64** (3), 601-4.
- Luiselli, L. (1993). Are sperm storage and within season multiple mating important components of the adder reproductive biology?. *Acta Oecologica*, **14**, 705-10.
- Luiselli, L. (1995). The mating strategy of the European adder, *Vipera berus*. *Acta Oecologica*, **16**, 375-88.
- Mace, G. M. & Lande, R. (1991). Assessing Extinction Threats: Toward a Reevaluation of IUCN Threatened Species Categories. *Conservation Biology*, **5** (2), 148-57.
- Madsen, T. (1988). Reproductive success, mortality and sexual size dimorphism in the adder, *Vipera berus*. *Holarctic Ecology*, **11**, 77-80.
- Madsen, T. & Shine, R. (1992a). A rapid, sexually selected shift in mean body size in a population of snakes. *Evolution*, **46**, 1220-4.
- Madsen, T. & Shine, R. (1992b). Sexual competition among brothers may influence offspring sex ratio in snakes. *Evolution*, **46**, 1549-52.
- Madsen, T. & Shine, R. (1992c). Determinants of reproductive success in female adders, *Vipera berus*. *Oecologia (Berl.)*, **92**, 40-7.

- Madsen, T. & Shine, R. (1993). Costs of reproduction in a population of European adders. *Oecologia (Berl.)*, **94**, 488-95.
- Madsen, T. & Stille, B. (1988). The effect of size dependant mortality on colour morphs in male adders, *Vipera berus*. *Oikos*, **52**, 73-8.
- Madsen, T., Shine, R., Loman, J. & Hakansson, T. (1992). Why do females adders copulate so frequently?. *Nature*, **355**, 440-1.
- Madsen, T., Stille, B. & Shine, R. (1996). Inbreeding depression in an isolated population of adders *Vipera berus*. *Biological Conservation*, **75**, 113-8.
- Möls, T. (1987). Testing of the Population Homogeneity, In *Variation of the basidiospores in the Hymenomycetes and its significance of their taxonomy*, ed. E. Parmasto & L. Parmasto. *Bibliotheca Mycologica*, **115**, pp. 141-7.
- Monney, J.-C. (1988). *Ecoéthologie d'une population de vipères (Vipera aspis L.) dans les Préalpes fribourgeoises*. Travail de licence, non publié, Université de Neuchâtel.
- Monney, J.-C. (1990). Habitat, morphométrie et cycles annuels d'activités de la vipère aspic, *Vipera aspis* (L.), dans une station de l'Intyamon (Préalpes fribourgeoises). *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.*, **79** (1/2), 185-211.
- Monney, J.-C. (1994). Note sur la reproduction et la taille des nouveau-nés chez la vipère aspic (*Vipera aspis*) et la vipère péliade (*Vipera berus*) dans l'Oberland bernois. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.*, **83**, 61-74.
- Monney, J.-C. (1995). Comparaison du régime alimentaire de *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans l'Oberland bernois. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.*, **84** (1/2), 105-41.
- Monney, J.-C. (1996). *Biologie comparée de Vipera aspis L. et de Vipera berus L. (Reptilia, Ophidia, Viperidae) dans une station des Préalpes bernoises*. Travail de thèse, non publié, Université de Neuchâtel.
- Monney, J.-C., Luiselli, L. & Capula, M. (1996). Taille et mélanisme chez *Vipera aspis* dans les Préalpes suisses et en Italie et comparaison avec différentes population alpines de *Vipera berus*. *Revue Suisse de Zoologie*, **103**, 81-100.
- Montadert, M. (*in press*). Vipère péliade, In *Atlas Herpétologique de Franche-Comté*, à paraître.
- Moser, A. (1988). *Untersuchung einer Population der Kreuzotter (Vipera berus L.) mit Hilfe des Radio-Telemetrie*. Travail de thèse, non publié, Université de Bâle.

Naulleau, G. (1987). Les Serpents de France. *Revue française d'aquariologie, herpétologie*, **11** (3-4), 1-55.

Neet, C. (1993). Contribution à la méthode biométrique de détermination du nombre de mues au cours du développement des araignées: séparation statistique des stades par le test de Möls. *Revue Arachnologique*, **10** (1), 9-20.

Neumeyer, R. (1984). *Ökologische Untersuchungen an Kreuzotzen (Vipera berus) im Dischmatal*. Travail de thèse, non publié, Université de Zürich.

Neumeyer, R. (1987). Density and seasonal movements of the adder (*Vipera berus* L.) on a subalpine environment. *Amphibia-Reptilia*, **2**, 63-82.

Neumeyer, R. (1992). *La vipère péliade, Biologie et Protection*. Centre de coordination pour la protection des Amphibiens et des Reptiles de Suisse (KARCH).

Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C. & Anderson, D. R. (1978). Statistical inference from capture data on closed animal population. *Wildlife Monographs*, **62**, 7-135.

programme CAPTURE en freeware sur le web:
<http://www.cnr.colostate.edu/~gwhite/software.html>.

Pillet, J.-M. (1996). L'herpétofaune des Follatères et du Rosel Dorénaz, Fully et Martigny, VS. *Bull. Murithienne*, **114**, 25-72.

Prestt, L. (1971). An ecological study of the viper *Vipera berus* in the southern Britain. *J. Zool. Lond.*, **164**, 327-418.

Ralls, K. & Ballou, J. (1983). Extinction: Lessons from zoos, In *Genetics and Conservation*, ed. C. M. Schonewald-Cox, S. M. Chambers, B. MacBryde & W. L. Thomas. Benjamin/Cummings, Menlo Park, Californie, pp.164-84.

Reinert, H. K. (1984). Habitat variation within sympatric snake populations. *Ecology*, **65**, 1673-82.

Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W. & Hanski, L. (1998). Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, **392**, 491-4.

Saint Girons, H. (1952). Ecologie et éthologie des Vipères de France. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, **14**(11), 263-343.

Saint Girons, H. (1975). Observations préliminaires sur la thermorégulation des vipères d'Europe. *Vie et Milieu*, **25**, 137-68.

Saint Girons, H. (1979). Les cycles alimentaires des Vipères européennes dans des conditions semi-naturelles. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.*, **19** (1A), 125-34.

- Saint Girons, H. (1980a). Le cycle des mues chez les vipères européennes. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **105** (4), 551-9.
- Saint Girons, H. (1980b). Biogéographie et évolution des vipères européennes. *C. R. Soc. Biogéogr.*, **496**, 146-72.
- Saint Girons, H. (1983). Régime et rations alimentaires des serpents. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **108** (3), 431-37.
- Saint Girons, H. (1992). Stratégies reproductrices des Vipéridae dans les zones tempérées fraîches et froides. *Bull. Soc. Zool. France*, **117**, 267-78.
- Saint Girons, H. (1994). Les risques de prédation liés à la reproduction chez un Viperidae ovovivipare, *Vipera aspis* L., d'après les observations visuelles. *Amphibia-Reptilia*, **15**, 413-6.
- Saint Girons, H. & Kramer, E. (1963). Le cycle sexuel chez *Vipera berus* (L.) en montagne. *Rev. Suisse Zool.*, **70**, 191-222.
- Saint Girons, H. & Naulleau, G. (1981). Poids des nouveau-nés et stratégies reproductrices des vipères européennes. *Terre et Vie*, **35**, 597-616.
- Schnabel, Z. E. (1938). The estimation of the total fish population of a lake. *Am. Math. Monthly*, **45**, 348-52.
- Schreiber, K. F. (1977). *Niveaux thermiques de la Suisse, sur la base de levés phénologiques effectués dans les années 1969 à 1973*. Département fédéral de Justice et Police – le délégué à l'aménagement du territoire (1977), Berne.
- Seber, G. A. F. (1973). *Estimation of animal abundance and related parameters*. Griffin, London.
- Seber, G. A. F. (1982). *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. 2nd ed. Griffin, London.
- Sermet, E. & Ravussin, R.-A. (1996). *Les Oiseaux du Canton de Vaud*. Nos Oiseaux.
- Shine, R. & Madsen, T. (1994). Sexual dichromatism in snakes of the genus *Vipera*: a review and a new evolutionary hypothesis. *J. Herpetol.*, **28**, 114-7.
- Soulé, M. E. (1980). Thresholds for survival potential, In *Conservation Biology, an Evolutionary-Ecological Perspective*, ed. M. E. Soulé & B. A. Wilcox. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 151-70.
- Soulé, M. E. (1987). *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.

Stamps, J. A., Losos, J. B., Andrews, R. M. (1997). A comparative study population density and sexual size dimorphism in lizards. *Am. Nat.*, **149**, 64-96.

Tanner, J.T. (1978). *Guide to the study of animal populations*. University of Tennessee Press, Knoxville, USA.

UICN (1994). *Catégories de l'UICN pour les listes rouges*. UICN, Gland, Suisse.

Viitanen, P. (1967). Hibernation and seasonal movements of viper, *Vipera berus berus* (L.) in southern Finland. *Ann. Zool. Fenn.*, **4**, 473-546.

Völkl, W. (1989). Prey Density and Growth: Factors Limiting the Hibernation Success in Neonate Adders (*Vipera berus* L.) (Reptilia: Serpentes, Viperidae). *Zool. Anz.*, **222** (1/2), 75-82.

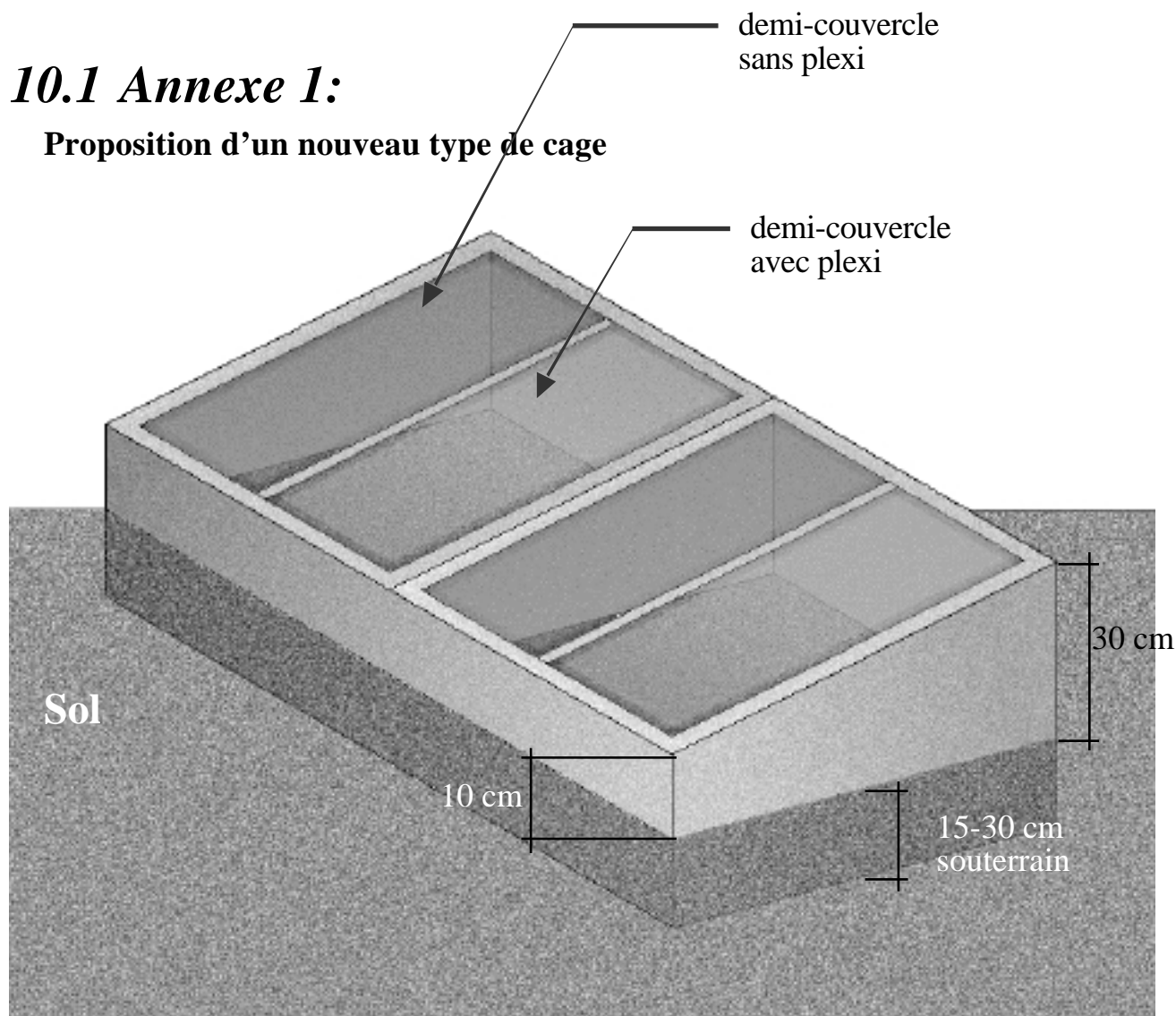
Volsoe, H. (1944). Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spolia zool. Mus. haun.*, **5**; 1-172.

Webb, J. K. & Shine, R. (1997). A field study of spatial ecology and movements of a threatened snake species *Hoplocephalus bungaroides*, *Biological Conservation*, **82**, 203-17.

10. Annexes

10.1 Annexe 1:

Proposition d'un nouveau type de cage



Les cages proposées par Cavin (1992) (cf. chap. 4.1.4) peuvent poser problème à une thermorégulation optimale durant les premières heures en octobre. Comme le soleil est bas à cette période, il faudrait réaliser, pour maintenir de manière optimale les vipères, des cages possédant un rebord faible (10 cm) du côté Sud. Ainsi, avec 10 cm au lieu de 20-25 cm, le soleil pénètre jusqu'au sol, dans des cages de 60 cm la largeur, dès qu'il fait un angle d'une dizaine de degrés avec l'horizon, au lieu de 18 à 23° avec le modèle de Cavin. Le Plexi sur une des parties est bénéfique, permettant aux animaux de s'exposer malgré une pluie légère et du vent; par contre, l'effet de serre espéré par cette protection est très faible lorsque seulement 50% de la surface des couvercles est recouvert.

Les cages proposées ci-dessus sont donc plus basses du côté Sud que du côté Nord. Il faudra faire extrêmement attention à l'étanchéité d'une telle cage principalement pour les couvercles. En effet, la hauteur est trop faible pour être un obstacle suffisamment important à la fuite des juvéniles. Les cages sont en partie enterrées, avec un grillage fin dans le sol pour éviter les éventuelles fuites par le bas comme le propose Cavin (1992). La mise en terre de 15 à 30 cm permet d'éviter le

gel durant les nuits automnales les plus froides. De plus, l'aménagement intérieur devrait comprendre une grande zone de cailloux, permettant ainsi aux vipères de s'exposer sur des roches toujours au soleil. Avec une telle cage, l'influence de celle-ci sur la survie des juvéniles pourrait être considérée comme nulle.

Il est obligatoire de mettre les serpents étudiés dans les mêmes conditions que celle qu'ils rencontrent dans la nature pour des études sur ceux-ci. Ils sont alors soumis aux mêmes variations de température et d'humidité que les animaux en liberté. Les données récoltées de cette manière ne subissent pas de modifications, au contraire des observations réalisées avec l'élevage des vipères en terrarium. Ces dernières n'offrent pas autant d'écart de température et d'humidité, mais limitent aussi le choix de la température idéale pour chaque animal et augmentent le stress. Toutes les données issues de telles observations ne devraient pas être considérées comme directement transposables pour l'observation *in situ*, en particulier concernant la survie post-partum des femelles.

10.2 Annexe 2:

Résumé des données liées à la reproduction de *V. berus* sur le site étudié en 1997

	<i>moyenne</i>	<i>écart-type</i>	<i>nb</i>
nombre de nouveau-nés par portée	7,83	2,30	12
taille moyenne des mères (cm)	60,42	2,72	12
SVL moyen des mères (cm)	53,91	2,62	12
poids moyen des mères avant parturition (g)	123,18	17,90	11
poids moyen des mères post-parturientes (g)	65,27	8,33	11
perte de poids de la mère suite à la ponte (g)	57,91	11,61	11
poids moyen de la portée (g)	31,73	10,98	11
poids moyen d'un nouveau-né (g)	3,98	0,64	97
taille moyenne d'un nouveau-né (cm)	16,96	1,08	98
poids moyen des nouveau-nés / poids de la mère post-partum [%]	6,10	1,06	11
perte de poids de la mère suite à la ponte / poids de la mère avant parturition [%]	46,69	4,32	11
perte de poids de la mère suite à la ponte / poids de la mère post-parturiente [%]	88,70	15,45	11
poids moyen de la portée / poids de la mère post-parturiente [%]	48,61	12,82	11

10.3 Annexe 3:

Indice de condition corporelle (BCI) proposé par Bonnet & Naulleau (1994)

Bonnet & Naulleau (1994) proposent un indice de condition corporelle (BCI pour Body Condition Index) utilisable pour les serpents. Celui-ci considère que les nouveau-nés ont une condition corporelle excellente (de 100%). Cet indice, testé sur 3 espèces, dont *V. aspis*, est fonction de la masse des réserves corporelles (corps gras et foie). Ainsi, le BCI peut être considéré comme un excellent indicateur de l'état des réserves corporelles en fonction de la taille chez *V. berus*.

Méthode de calcul du BCI:

$$\text{BCI} = \frac{M}{MT}$$

où $MT = m(L/l)^3$

M = masse de l'animal à étudier

m = poids moyen des nouveau-nés de la même espèce

L = longueur de l'animal à étudier

l = taille moyenne des nouveau-nés de la même espèce

10.4 Annexe 4:

Test de même capturabilité, ou "Zero-Truncated Poisson Test of Equal Catchability": méthode décrite par Krebs (1989)

On calcule tout d'abord la moyenne des captures:

$$\bar{x} = \frac{f_x x}{f_x}$$

où \bar{x} = moyenne des captures

f_x = nombre d'animaux capturés à la séance x

x = nombre de captures (1, 2, 3, ...)

Ensuite, il faut trouver la valeur m permettant d'écrire l'équation suivante

$$\bar{x} = \frac{m}{1 - e^{-m}}$$

où m = coefficient

Puis, on estime le nombre attendu d'animaux capturés au temps x

$$\frac{\text{nombre d'animaux attendus}}{\text{capturés au temps } x} = f_x \frac{e^{-m}}{1 - e^{-m}} \frac{m^x}{x!}$$

Finalement, χ^2 est estimé par la somme des différences entre les fréquences observées et les fréquences attendues

$$\chi^2 = \frac{(\text{fréquence observée} - \text{fréquence attendue})}{\text{fréquence attendue}}$$

10.5 Annexe 5:

Estimateurs d'effectif

Méthode de Schnabel (1938)

$$\hat{N} = \frac{(C_t M_t)}{R_t} \quad \text{Formule de Schnabel}$$

où \hat{N} = estimation de la population

M_t = nombre d'individus marqués dans la population juste avant la séance t

$$M_t = \sum_{i=1}^{t-1} U_i$$

C_t = nombre d'individus capturés à la séance de captures t

R_t = nombre d'individus capturés à la séance de captures t et déjà marqués

U_t = nombre d'individus capturés pour la première fois à la séance t

Pour obtenir l'intervalle de confiance, il suffit de remplacer la somme R_t observé par les deux valeurs obtenues par la table de limite de confiance de la distribution de Poisson (Krebs, 1989).

Programme CAPTURE (Otis et al., 1978)

Modèle $M(t)$

$$P[\{X_w\}] = \frac{N!}{X_w! (N - M_{t+1})! \times \prod_{j=1}^t p_j^{n_j} (1-p_j)^{N-n_j}}$$

où N = nombre d'animaux estimés

n_j = nombre d'animaux capturés à la séance j

M_{t+1} = nombre d'animaux capturés dans toute l'expérience

t = nombre de séances de captures

$P[\{X_w\}]$ = probabilité de distribution du set de l'histoire de captures observée $\{X_w\}$

Modèle M(h)

$$\hat{N}_h = \sum_{j=1}^t a_j f_j$$

où f_j = nombre d'animaux capturés j fois

a_1, \dots, a_t = jeux de constantes générés par l'utilisation de différents "ordres" jackknife, correspondantes à différents estimateurs "jackknife"

Les procédures sont décrites dans le détail par Otis *et al.* (1978)

Ce programme est disponible sur le web sous:

<http://www.cnr.colostate.edu/~gwhite/software.html>

Méthode de Jolly-Seber

$$\hat{N}_t = \frac{\hat{M}_t}{\hat{\alpha}_t} \quad \text{Formule de Seber (1982)}$$

$$\text{où } \hat{\alpha}_t = \frac{m_t + 1}{n_t + 1}$$

$$\hat{M}_t = \frac{(s_t + 1) Z_t}{R_t + 1} + m_t$$

\hat{N}_t = estimation de l'effectif à la séance t

m_t = nombre d'animaux marqués capturés à la séance t

u_t = nombre d'animaux non marqués capturés à séance t

n_t = nombre total d'animaux capturés à la séance t

$$= m_t + u_t$$

s_t = nombre total d'animaux relâchés après la séance t

$$= n_t - \text{d'éventuels animaux morts}$$

R_t = nombre d'animaux de s_t recapturés plus tard

Z_t = nombre d'animaux marqués avant la séance t, non capturés à la séance t mais recapturés après la séance t

$\hat{\alpha}_t$ = proportion d'animaux marqués

\hat{M}_t = taille de la population marquée

Estimateur de Fisher-Ford

méthode décrite par Heyer *et al.* (1994)

$$\hat{N}_i = \frac{(n_i + 1)}{(m_i + 1)} (M_i) \quad \text{Formule de Fisher-Ford}$$

où \hat{N}_i = estimation de l'effectif à la séance i

n_i = nombre d'animaux capturés à la séance i

m_i = nombre d'animaux marqués capturés à la séance i

M_i = nombre d'animaux marqués pouvant être capturés à la séance i

M_i est estimé par un processus complexe. Il faut tout d'abord estimer le nombre total de marques au moment i, m_i

$$m_i = \sum_j m_{ij}$$

m_{ij} = nombre d'animaux à la séance i avec des marques de la séance j

j = séance de marquage précédant la séance de captures i

Ensuite, on calcule l'âge total de toutes les marques:

$$= \sum_j m_{ij}(i - j)$$

Puis, le total de jours des animaux marqués (TDS, pour Total Days Survived) est estimée par:

$$TDS = \sum_i \sum_j m_{ij}(i - j)$$

TDS = total de jours des animaux marqués

il faut ensuite chercher une valeur du taux de survie pour laquelle la somme des $A_i = TDS$

$$\text{où } A_{i+1} = \frac{A_i M_i}{M_i + r_i} + 1$$

$$\text{et } M_{i+1} = \phi(M_i + r_i)$$

où A_i = âge moyen des marques

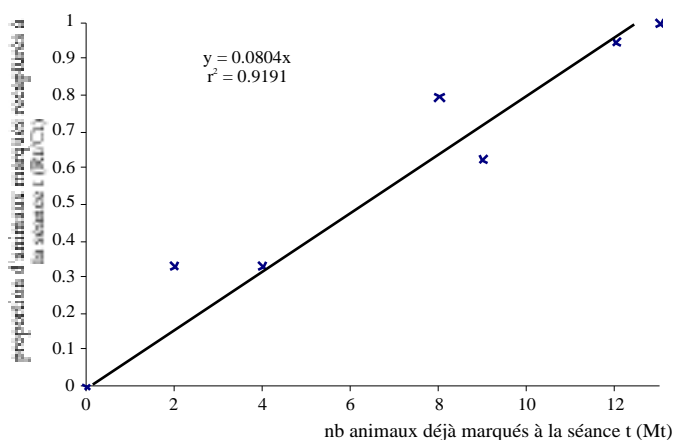
r_i = nombre d'animaux relâchés à la séance i

= survie estimée durant toute l'étude

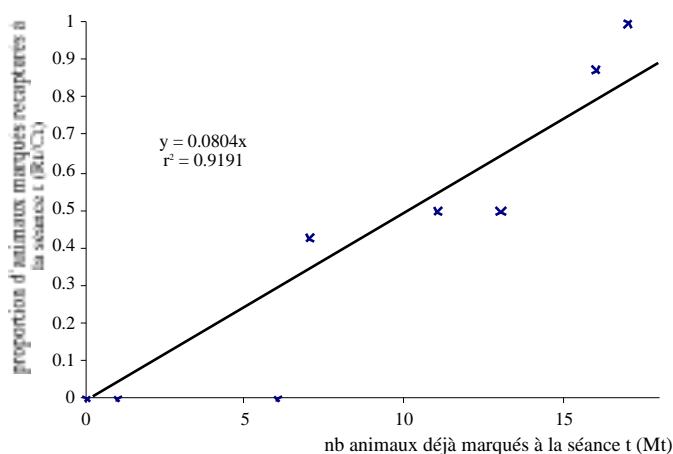
Pour cela, la réalisation d'un tableau comprenant, pour une valeur de donnée: i, r_i , M_i , A_i , m_i et $A_i m_i$

10.6 Annexe 6:

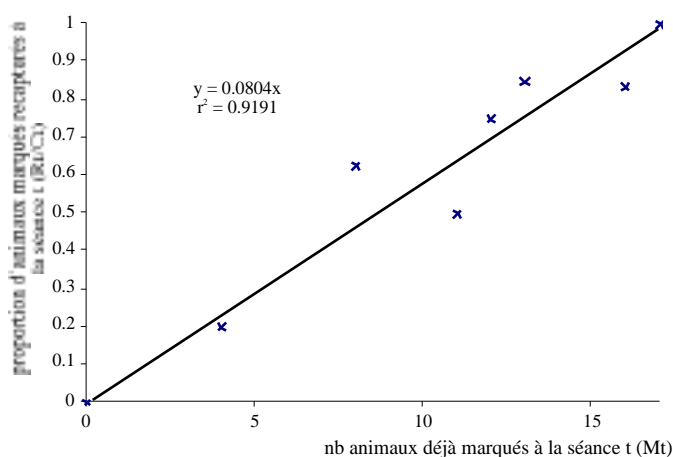
Test de violation des contraintes selon la méthode de Schnabel



Proportion de femelles gestantes déjà marquées à la séance t en fonction du nombre d'animaux précédemment marqués; $y=0.0804x$, $r=0.959$, $r^2=91.9\%$, $\text{prob}<0.01^*$



Proportion de femelles non gestantes déjà marquées à la séance t en fonction du nombre d'animaux précédemment marqués; $y=0.0499x$, $r=0.927$, $r^2=86.0\%$, $\text{prob}=0.01^*$



Proportion de mâles déjà marqués à la séance t en fonction du nombre d'animaux précédemment marqués; $y=0.0582x$, $r=0.959$, $r^2=91.9\%$, $\text{prob}<0.01^*$

Beverton-Holt rho = 0.000000000000000E+0000
 k = 1.000000000000000E+0000
 Independent low = 0.000000000000000E+0000
 high = 1.000000000000000E+0000
 Observed file =

Plotting Total range =0
 min = 0.000000000000000E+0000
 max = 1.000000000000000E+0000

.....

Screen 4 – stochastic model parameters

The number of replications of the simulation = 500

Demographic stochasticity will not be used =0

Coefficients of variation

Survival for age 0 = 0.20000
 Survival for ages 1+ = 0.05000
 Fecundity = 0.30000
 Migration = 0.00000

Probability distributions

Survival for age zero is Normal = 1
 Survival for age 1 and older is Normal = 1
 Fecundity is Normal = 1
 Migration is Invariant = 0

Correlations will not be used =0

r(s0ms1+) = 0.00000
 r(s0,fec) = 0.00000
 r(s0,mig) = 0.00000
 r(s1+,fec) = 0.00000
 r(s1+,mig) = 0.00000
 r(mig,fec) = 0.00000

10.8 Annexe 8:

Macros et tableur utilisé avec EXCEL 5.0 pour les simulations d'effectif

Script: macro test d'EXCEL (17 ans)

```
' Simulation Macro  
' Macro enregistrée le 4.02.1998 par Ursenbacher Sylvain
```

```
Const N = 500
```

nombre de simulations

```
Dcl i En Entier  
Dcl ext En Entier  
Dcl poptotale En Variant  
Dcl max En Variant  
Dcl min En Variant
```

définition des variables

```
Proc Simulation()
```

```
  ext = 0  
  poptotale = 0  
  max = 0  
  min = 10000  
  seil = 0
```

mise à 0 des variables

```
  FeuillesCalcul(1).Activer  
  Plage("seuil").Sélectionner  
  Plage("seuil").Activer  
  AffecteRéf seil = Application.CelluleActive
```

```
  Pour i = 1 à N
```

```
    Application.ModeCalcul = xlManuel  
    FeuillesCalcul(1).Activer  
    Plage("tot2047").Sélectionner  
    Plage("tot2047").Activer  
    AffecteRéf pop2047 = Application.CelluleActive  
    Cellules(i + 1; 33).Valeur = pop2047
```

sélection du nombre total d'animaux en l'an 2047

```
    Pour j = 1 à 53
```

```
      Cellules(j + 66; 24).Sélectionner  
      Cellules(j + 66; 24).Activer  
      AffecteRéf pop = Application.CelluleActive  
      Cellules(i + 1; j + 34).Valeur = pop
```

prélèvement du nombre d'animaux pour chaque année et réécriture en ligne

```
    Suivant
```

```
      Application.ModeCalcul = xlAutomatique
```

```
  Suivant
```

active le calcul

```
Fin Proc
```

macro annexe pour estimer le risque d'extinction

```
' risque_d_extinction Macro  
' Macro enregistrée le 20.04.1998 par Ursenbacher Sylvain
```

```
Proc risque_d_extinction()  
  FeuillesCalcul(1).Activer  
  Plage("maximal").Sélectionner  
  Plage("maximal").Activer  
  AffecteRéf N = Application.CelluleActive  
  Pour i = 0 à N  
    FeuillesCalcul(1).Activer  
    Cellules(7; 30).Valeur = i  
    Application.ModeCalcul = xlAutomatique  
    Application.ModeCalcul = xlManuel  
    Cellules(30 + i; 27).Valeur = i  
    Plage("extinction").Sélectionner  
    Plage("extinction").Activer  
    AffecteRéf extinct = Application.CelluleActive  
    Cellules(30 + i; 28).Valeur = extinct  
  Suivant
```

sélection du nombre maximal d'animaux

affecte i à la cellule AD7

place i

prélève, puis affecte le risque d'extinction à la cellule

Fin Proc

Script: Macro d'EXCEL (23 ans)

```
' Simulation Macro  
' Macro enregistrée le 4.02.1998 par Ursenbacher Sylvain
```

```
Const N = 500
```

nombre de simulations

```
Dcl i En Entier  
Dcl ext En Entier  
Dcl pop totale En Variant  
Dcl max En Variant  
Dcl min En Variant
```

définition des variables

```
Proc Simulation()
```

```
  ext = 0  
  pop totale = 0  
  max = 0  
  min = 10000  
  seil = 0
```

mise à 0 des variables

```
  FeuillesCalcul(1).Activer  
  Plage("seuil").Sélectionner  
  Plage("seuil").Activer  
  AffecteRéf seil = Application.CelluleActive  
  Pour i = 1 à N
```

sélection du nombre total d'animaux en l'an 2047

```
    Application.ModeCalcul = xlManuel  
    FeuillesCalcul(1).Activer  
    Plage("adulte2047").Sélectionner  
    Plage("adulte2047").Activer  
    AffecteRéf nvpop2047 = Application.CelluleActive  
    Cellules(i + 1; 38).Valeur = nvpop2047  
    Pour j = 1 à 54
```

prélèvement du nombre d'animaux pour chaque année et réécriture en ligne

```
      Cellules(j + 66; 26).Sélectionner  
      Cellules(j + 66; 26).Activer  
      AffecteRéf pop = Application.CelluleActive  
      Cellules(i + 1; j + 41).Valeur = pop  
    Suivant
```

active le calcul

Application.ModeCalcul = xlAutomatique

Suivant
Fin Proc

macro annexe pour estimer le risque d'extinction

' risque_d_extinction Macro
' Macro enregistrée le 20.04.1998 par Ursenbacher Sylvain

```
Proc risque_d_extinction()  
  FeuillesCalcul(1).Activer  
  Plage("maximal").Sélectionner  
  Plage("maximal").Activer  
  AffecteRéf N = Application.CelluleActive  
  Pour i = 0 à N  
    FeuillesCalcul(1).Activer  
    Cellules(7; 36).Valeur = i  
    Application.ModeCalcul = xlAutomatique  
    Application.ModeCalcul = xlManuel  
    Cellules(30 + i; 32).Valeur = i  
    Plage("extinction").Sélectionner  
    Plage("extinction").Activer  
    AffecteRéf extinct = Application.CelluleActive  
    Cellules(30 + i; 33).Valeur = extinct  
  Suivant
```

sélection du nombre
maximal d'animaux

affecte i à la cellule AD7

place i

prélève, puis affecte le
risque d'extinction à la
cellule

Fin Proc