

NOTES SUR LA BIOLOGIE DE *VIPERA ASPIS* L.  
DANS LES PYRENEES

par R. DUGUY

*Museum d'Histoire Naturelle, 17 - La Rochelle*

Parmi les animaux qui montrent un rythme d'activité saisonnier, les Reptiles sont bien connus pour avoir un cycle annuel très particulier. Dans la zone tempérée, ce cycle biologique annuel présente quelques variations que l'on peut attribuer à deux facteurs essentiels. Le premier, d'origine intrinsèque, détermine le cycle de chaque espèce en fonction des caractères physiologiques spécifiques ; le second, extrinsèque, est lié à des facteurs écologiques dont l'influence peut modifier, dans une certaine mesure, l'action du premier. En d'autres termes, on peut dire que, dans une même localité, le cycle annuel varie d'une espèce à l'autre mais que, pour une même espèce, il varie d'un point à l'autre de son aire de répartition. Ceci devient particulièrement apparent lorsque celle-ci contient une zone soumise à des conditions extrêmes qui peuvent atteindre celle de la survie.

C'est le cas de plusieurs espèces qui se trouvent en montagne et se montrent donc capables de s'adapter aux conditions sévères qui règnent en altitude. En premier lieu, les Lézards, qui détiennent les records : *Leiopisma ladacense* trouvé à 5 500 m dans l'Himalaya (Swan, 1947), et *Liolaemus multiformis* vivant dans les Andes du Pérou jusqu'à 4 400 m (Pearson, 1954). Chez les Viperidés, on peut citer le genre *Crotalus* qui peut dépasser 4 500 m en Amérique du Nord (Hock, 1964 ; Klauber, 1956). Dans la région paléarctique, les altitudes atteintes par les Vipères sont les suivantes : 4 000 m pour *Vipera latasti monticola* au Maroc, dans le Massif du Toubkal (Saint Girons, 1953) ; 3 000 m pour *Vipera berus* dans le Tyrol (Saint Girons, 1951) ; 2 400 m pour *Vipera ursinii* dans les Alpes (Angel, 1946) ; 2 950 m pour *Vipera aspis* dans les Alpes italiennes (Angel, 1946) et 2 900 m pour cette même espèce dans les Pyrénées (Duguy, 1971).

Ces observations, toutefois, fournissent seulement des indications sur l'altitude maximale à laquelle peuvent survivre certains spécimens. En réalité, la zone où se déroule régulièrement le cycle

biologique annuel de ces mêmes espèces est, le plus souvent, située à une altitude nettement inférieure. Nous connaissons, d'ailleurs, assez incomplètement le mode de vie des reptiles en altitude, encore que la majorité des travaux sur ce point ait été consacrée à des Vipéridés paléarctiques. Trois espèces, en particulier, ont fait l'objet de recherches : *Vipera ursinii* dans les Basses-Alpes (Dreux et Saint Girons, 1951), *Vipera latasti monticola* dans le Haut-Atlas marocain (Saint Girons, 1963), et *Vipera berus* dans les Alpes suisses (Saint Girons et Kramer, 1963). A ces différentes données on peut également ajouter celles qui ont été fournies par l'étude de *Vipera berus* dans les pays scandinaves. En effet, cette espèce se trouve soumise, dans les hautes latitudes, à des conditions écologiques qui se rapprochent beaucoup de celles de la montagne. Les travaux de Vainio (1932), Volsoe (1944), et surtout l'importante et remarquable étude de Viitanen (1967), permettent de trouver sur ce plan des éléments de comparaison du plus grand intérêt.

La Vipère aspic, pour sa part, n'a pas jusqu'ici fait l'objet de recherches dans son habitat de montagne et il nous a semblé d'autant plus intéressant d'entreprendre cette étude que son cycle biologique annuel est actuellement bien connu en plaine. Les travaux de Rollinat (1934) dans le centre de la France, de Saint Girons (1952) à la limite nord de l'aire de répartition de l'espèce dans l'Ouest, de Duguay (1958, 1963) et de Naulleau (1966) en

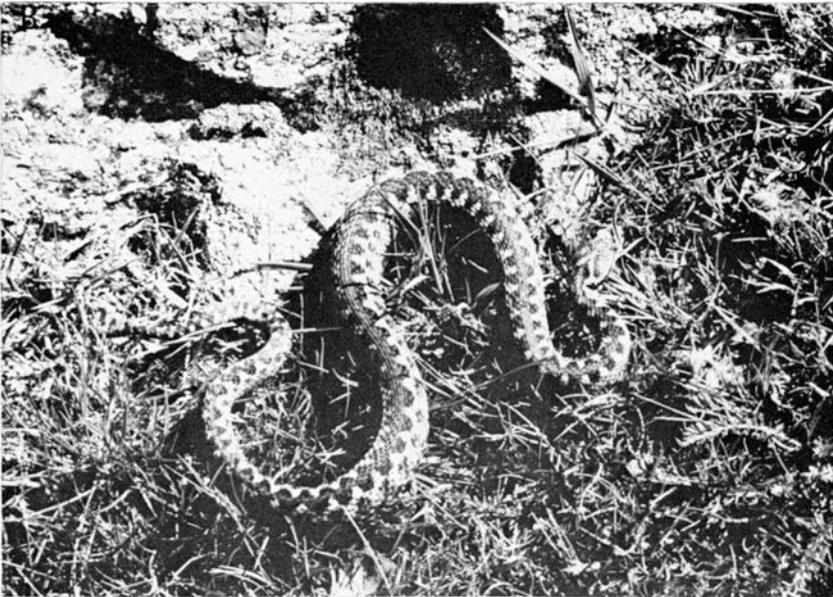


Figure 1. — *Vipera aspis* mâle, capturée à Orédon. Noter la livrée caractéristique de l'espèce dans les Pyrénées.

Vendée, fournissent, en effet, les données comparatives nécessaires pour rechercher les caractères différentiels du cycle annuel de *Vipera aspis* en montagne.

Cette étude a été entreprise dans un ensemble de recherches sur les Vipères des Pyrénées. Dans un premier travail, nous avons étudié la morphologie des populations de *V. aspis* dans l'Ouest et le Sud-Ouest de la France et montré que les caractères propres à l'espèce en montagne (taille plus petite, teinte plus sombre, segmentation des écailles céphaliques plus réduite) correspondaient, non à une sous-espèce, mais à la forme extrême d'une variation clinale (Duguy et Saint Girons, 1969) (fig. 1). Une autre partie, consacrée à la physiologie, a permis d'apporter quelques précisions sur le cycle sexuel (Saint Girons, 1972) et sur le cycle annuel des éléments figurés du sang (Duguy, 1970). Dans la présente note nous avons essayé de montrer quels étaient le mode de vie en fonction des conditions écologiques dans lesquelles *Vipera aspis* se trouvait en altitude.

Les principaux facteurs qui interviennent dans l'écologie des Reptiles sont actuellement bien connus, notamment en ce qui concerne la thermorégulation (voir Brattstrom, 1965, pour la bibliographie) et l'influence de la radiation solaire en montagne (Strel'nikov, 1944 ; Saint Girons, 1953 ; Pearson, 1954). Toutefois, les Pyrénées centrales, en particulier dans le massif de Néouvielle, présentent des caractères climatiques assez spéciaux et nous avons trouvé dans les travaux de Chouard (1949), Gaussen (1949) et Cas-sagnau (1961), les éléments indispensables pour l'étude écologique de la région où se sont effectués nos recherches.

## MATERIEL ET TECHNIQUES

La totalité des observations ont été faites dans les Pyrénées centrales françaises d'une part dans la région du lac d'Orédon et du Massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées), entre 1 800 et 2 500 m d'altitude, d'autre part aux environs de Bagnères-de-Luchon (Haute-Garonne), entre 1 400 et 1 600 m.

De 1964 à 1970, 62 journées ont été consacrées à la recherche des Vipères, entre les mois de mars et d'octobre, et les observations portent sur 50 individus. Pour ne pas altérer des populations peu nombreuses et manifestement fragiles, nous avons réduit les autopsies au strict minimum, c'est-à-dire à 17 mâles et 18 femelles, répartis aussi également que possible au cours de la période de vie active.

Lors des captures, la température cloacale des Vipères était notée immédiatement, puis nous relevions la température de l'air, celle du substratum et les conditons de vent et d'insolation. Les

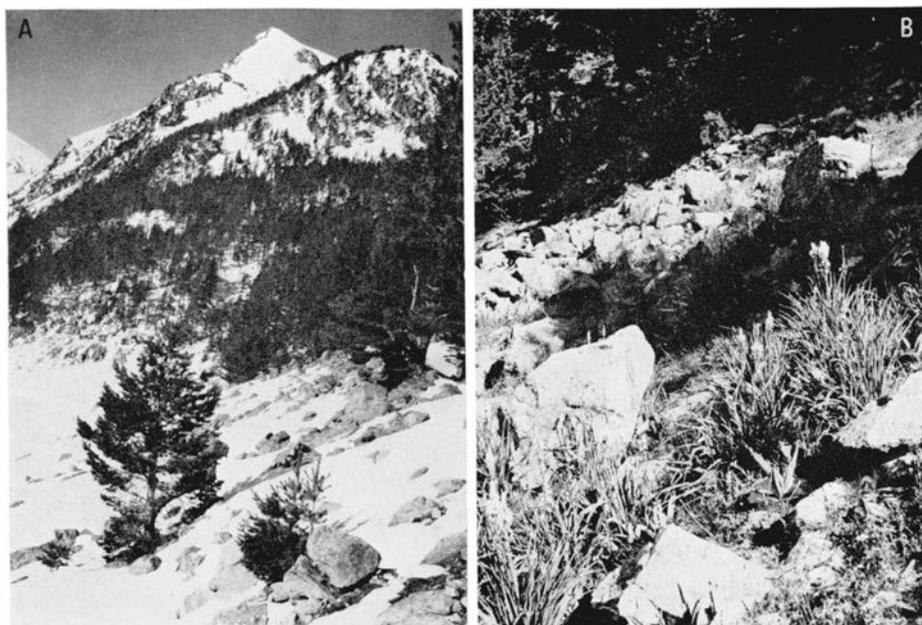


Figure 2. — Aspect de l'habitat de *V. aspis* dans l'éboulis de la rive nord du lac d'Orédon (1 850 m).

A — Vue prise le 11 mars, lors des toutes premières sorties des mâles.

B — Vue rapprochée du biotope, le 21 juin.

relevés des variations de la température diurne du substratum et des abris, des variations nyctémérales de la température de l'air, ainsi que quelques mesures de radiations solaires (solarigraphe Kipp), ont été effectués dans un biotope où les Vipères étaient relativement nombreuses ; il s'agit d'une petite zone située sur la rive Nord du lac d'Orédon (1 850 m) et constituée par des éboulis fixés, entre la lisière inférieure de la sapinière et la bordure du lac (fig. 2 A et B).

Ce travail a pu être mené à bien grâce à l'aide du Centre National de la Recherche Scientifique, qui nous a accordé plusieurs missions. Nous tenons également à remercier ici M. Angelier, professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse, pour l'hospitalité qu'il nous a libéralement accordée à la Station.

#### HABITAT

Dans la région d'Orédon, la totalité des Vipères observées se trouvait dans l'étage subalpin (Gaussen, 1949). Sa limite inférieure peut se fixer, dans le massif de Néouvielle, à 1 800 m (lacs d'Orédon et de l'Oule) et sa limite supérieure, du fait de l'exposition

exceptionnelle des bassins lacustres, est particulièrement élevée : 2 500 à 2 600 m. La luminosité y est forte et la nébulosité très nettement plus faible que dans la vallée.

Différentes associations végétales caractérisent cet étage (1) :

— Rhodo - Pinaie d'ombrée (*Rhododendron ferrugineum*, *Abies pectinata*, etc.). En règle générale, les Vipères n'y habitent pas.

— Pinaie de soulane (*Pinus uncinata*, *P. silvestris*, etc.). Il est rare de rencontrer des Vipères à l'intérieur même de la pinaie, aussi bien dans le sous-bois que les clairières à Raisin d'ours (*Arbustus uva-ursi*). Au contraire, la lisière inférieure de la forêt, où se trouvent des éboulis fixés par des plages herbeuses, des Myrtilles, du Raisin d'ours et des Fougères, constitue le biotope type de *Vipera aspis*. Elles y trouvent, en effet, des abris de profondeur variable pour l'hivernage, ainsi que des places d'insolation particulièrement favorables. Nous avons noté leur nette préférence pour les petites terrasses de terre portant une touffe de Fougère (*Polystichum felix-mas*). D'autre part, la présence des blocs rocheux des éboulis détermine, au début du printemps, un déneigement plus rapide qu'en prairie.

— Prairie subalpine. Des Vipères en déplacement peuvent s'y observer, mais il est peu probable qu'elles y habitent en permanence, en raison de l'absence d'abris suffisamment profonds pour l'hivernage.

Dans la région de Bagnères-de-Luchon, des biotopes identiques ont été étudiés à la limite de l'étage montagnard sylvatique (Hêtre-Sapin) et de l'étage subalpin, entre 1 400 et 1 600 m. Malgré son altitude plus basse, cette localité présente un enneigement de printemps comparable à celui d'Orédon, du fait de son exposition légèrement moins favorable.

## FACTEURS PHYSIQUES

On sait que la température moyenne annuelle de l'air diminue en fonction de l'altitude mais, si les températures minimales et les maximales sont plus basses en montagne qu'en plaine, l'écart entre les extrêmes reste du même ordre. En 1956, par exemple, on notait à Orédon — 30° C et + 25°5 (Cassagnau, 1960) au lieu de — 12° et + 40° près de Nantes. Par contre, les variations nycthémerales importantes, et les chutes rapides de la température par mauvais temps constituent les éléments caractéristiques du climat montagnard.

---

(1) Nous renvoyons au travail de Cassagnau (1961) pour une description botanique plus détaillée.

Le substratum subit, naturellement, ces variations thermiques : on peut admettre en pratique, que sa température nocturne, ou diurne en l'absence d'insolation, est la même que celle de l'air. Mais la radiation solaire, particulièrement intense en altitude, produit au niveau du sol une amplitude de température diurne très marquée (Fig. 3). De ce fait on peut observer, surtout au printemps, des variations nyctémérales considérables : nous avons noté, par exemple — 9° la nuit et + 32° à 14 heures, le 13 mars 1966, à l'endroit d'un point de sortie de *V. aspis* et de *L. muralis*. Pendant la période enneigée se produit, au contraire, une stabilisation de la température au niveau du sol : sous la couche de neige elle oscille, généralement, entre — 2° et + 2° (Cassagnau, 1960).

Il n'en est pas de même dans le sol où la température des abris est essentiellement variable en fonction de la profondeur : pendant la saison hivernale, on peut admettre que *V. aspis* en montagne se trouve dans des refuges dont les conditions thermiques sont comparables à celles qui ont été définies par Viitanen (1967) chez *V. berus* en Finlande. Au début du printemps, et jusqu'à la fin de l'automne, la diversité des abris utilisés par les Vipères devient très grande : chacun d'entre eux présente suivant sa nature, sa profondeur, la densité du couvert végétal et la durée d'insolation journalière à son niveau, des variations de températures qui lui sont particulières. Ainsi n'avons nous retenu ici qu'un exemple type pour montrer les variations diurnes de la température d'un abri à 40 cm de profondeur (Fig. 3 et 4).

L'insolation constitue certainement, en montagne, le facteur le plus important par son action sur les fluctuations thermiques au niveau du sol. Mais son influence est elle-même sous la dépendance de la hauteur du soleil sur l'horizon (saison et heure), de la topographie générale, de la microtopographie, de la nébulosité et de la couverture végétale.

Dans le biotope particulièrement favorable de la rive Nord du lac d'Orédon, nous avons constaté que la durée journalière d'insolation variait assez peu pendant la saison de vie active des Vipères : 9 heures environ à la fin de mars et au début d'octobre, 11 heures environ à la fin de juin et au début de juillet. La comparaison des enregistrements effectués au solarigraphe en fin d'avril, fin juillet et début septembre, montre que les courbes sont analogues pour les journées d'insolation continue. La valeur de 1 calorie/cm<sup>2</sup>/minute est atteinte vers 9 heures, celle de 2 calories/cm<sup>2</sup>/minute vers 12 heures et le maximum (jusqu'à 2,25 c/cm<sup>2</sup>/m) vers 13 heures. Pour les Vipères qui vivent au-dessus de 1 800 m on peut admettre, d'une manière générale, que la durée journalière de l'insolation et son intensité augmentent avec l'altitude. Cet effet est, d'ailleurs, particulièrement marqué

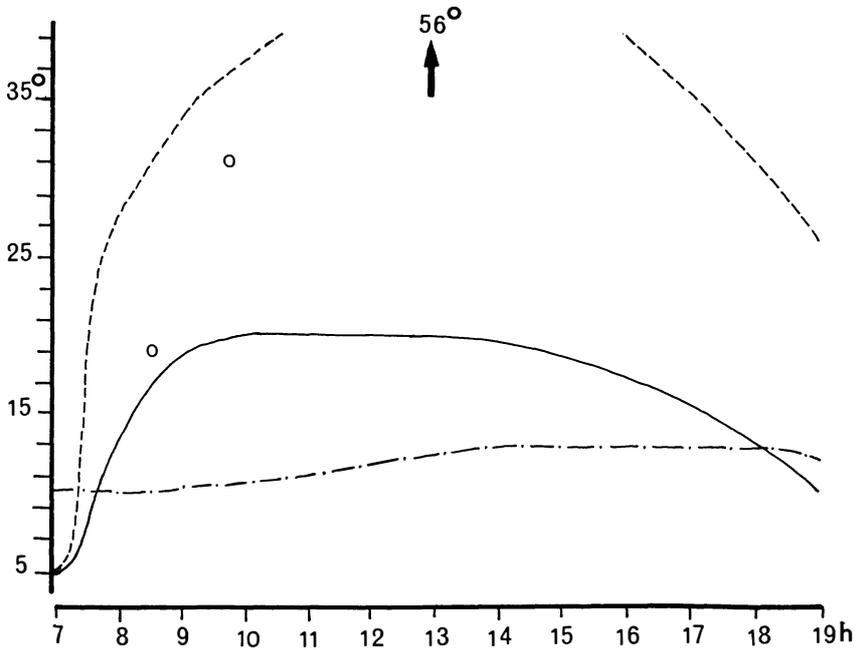


Figure 3. — Températures enregistrées dans l'éboulis de la rive Nord du lac d'Orédon (1 800 m) le 12 mai 1965.

En abscisses : temps en heures.  
 En ordonnées : température en degrés C.  
 - - - - - température du substratum au soleil.  
 ——— température de l'air.  
 - · - · - température d'un abri à 40 cm de profondeur.  
 o Vipères capturées et leur température cloacale.

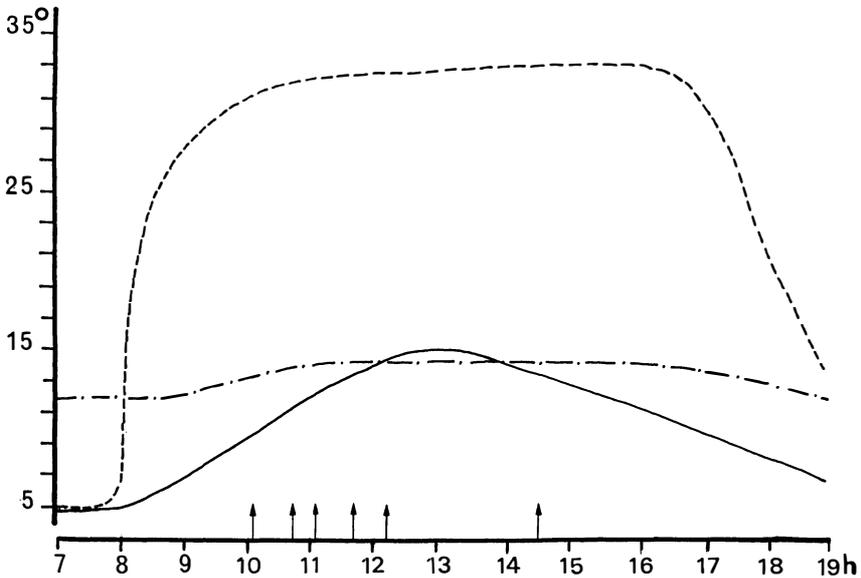


Figure 4. — Températures enregistrées au même emplacement que figure 3, le 7 septembre 1964. Même légende que figure 3. Les flèches correspondent aux observations de Vipères sorties, observées, mais non capturées.

dans cette zone du massif du Néouvielle, comme l'a fait remarquer Chouard (1949).

On peut tenir pour secondaire l'influence d'autres facteurs tels que le vent, la nébulosité, ou les précipitations. Le premier peut agir en provoquant un refroidissement de l'air et en freinant l'échauffement dû à l'insolation, mais aussi en exerçant une action desséchante qui se trouve particulièrement marquée en montagne. La nébulosité intervient pour nuancer, dans le sens d'un refroidissement, l'action de l'insolation si bien que le substratum, certains jours d'été, peut ne pas dépasser l'optimum thermique des Vipères. Quant aux précipitations, pluie ou neige, elles agissent directement en empêchant les sorties. Cependant, il est important de souligner que, lorsque les Vipères sortent, la présence d'une rosée abondante ou de neige sur le sol ne gêne absolument pas leurs déplacements.

### CYCLE ANNUEL D'ACTIVITE

Les principaux stades du cycle annuel d'activité de *Vipera aspis* en montagne sont représentés, de façon schématique, dans la figure 5 et, dans le tableau I, nous avons rassemblé les données écologiques notées pour une partie des Vipères observées.

**PÉRIODE D'ACTIVITÉ ET THERMORÉGULATION.** — Dans les biotopes bien exposés, vers 1 800 m, les premières Vipères peuvent apparaître dès le début du déneigement, mais seulement lors de journées d'insolation continue. La sortie la plus précoce que nous ayons observée était celle d'un mâle, à Orédon, le 11 mars 1966. A cette date, la surface déneigée représentait à peine le cinquième de la zone d'éboulis habituellement fréquentée par les vipères. Mais les mâles apparaissent, en majorité, au cours de la seconde quinzaine d'avril. Durant cette période, ils s'observent le plus souvent enroulés au soleil devant leurs abris, à partir de 11 heures : ils ne semblent pas se déplacer et l'examen des contenus stomacaux montre qu'ils n'ont pas encore commencé à se nourrir.

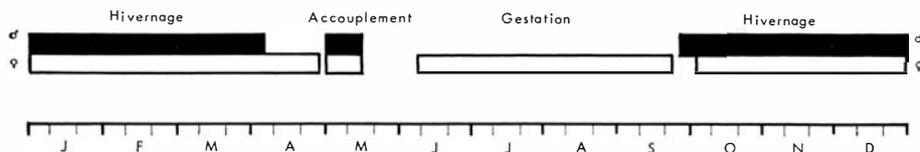


Figure 5. — Principales phases du cycle annuel d'activité de *V. aspis* vers 1 800 m d'altitude.

Les premières sorties des femelles ont lieu à la fin d'avril et, bien que nous n'ayons pu observer de Vipères *in copula*, la présence de spermatozoïdes dans les oviductes indique que la période

d'accouplement commence au début mai. L'ovulation intervient au début de juin et la parturition vers la mi-septembre. Nous n'avons observé aucune manifestation d'activité sexuelle en automne, mais il n'est pas exclu qu'elle puisse exister dans certaines localités au-dessous de 1 800 m.

En pratique, on peut considérer que les Vipères ont un mode d'activité estivale qui ne varie guère entre le 15 mai et le 15 septembre. L'activité diurne commence lorsque le soleil apparaît sur les biotopes fréquentés ; bien que ceux-ci soient toujours situés sur les versants exposés au Sud (soulane), leur topographie peut faire varier l'apparition des Vipères de plusieurs heures. Près du lac d'Orédon, nous n'avons pas noté de sorties avant 8 h 30 ; à ce moment, lorsque l'orifice de l'abri est encore à l'ombre, on peut observer des Vipères en train de sortir et qui se déplacent sur un substratum ne dépassant pas + 12°. La durée de l'exposition au soleil, les Vipères se tenant enroulées le plus près possible de l'abri, dépend directement de la rapidité avec laquelle la température du substratum atteint le maximum volontairement toléré. Celui-ci peut être estimé à + 31 ou + 32° suivant les données fournies par les mesures de température cloacale (Fig. 6). En été, cette phase d'insolation matinale tend à disparaître complètement ; cependant, après une période de mauvais temps, on peut

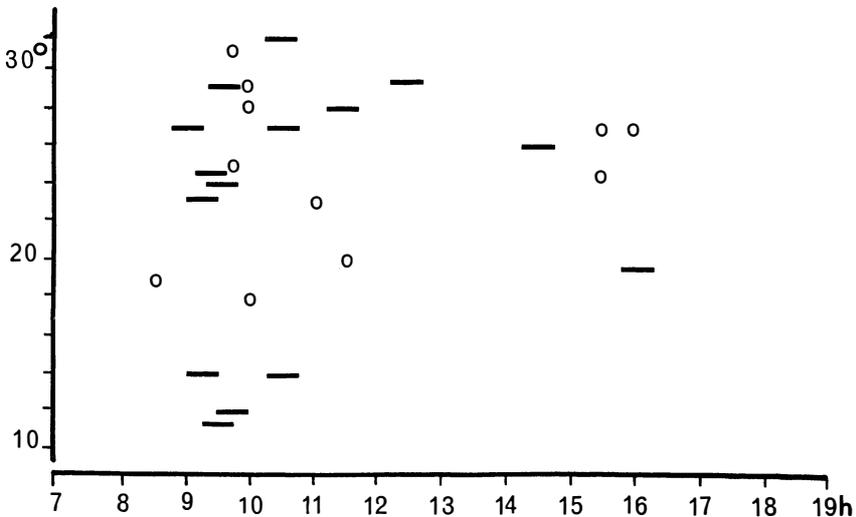


Figure 6. — Température interne des Vipères capturées dans les Pyrénées, entre 1 500 m et 2 350 m d'altitude.

En abscisses : temps en heures.  
 En ordonnées : température cloacale, en °C.  
 o Vipère enroulée au soleil.  
 — Vipère en mouvement.

TABLEAU I

DATE	HEURE	SEXE	ALTITUDE	TEMPÉR. AIR	TEMPÉR. SUBSTRAT.	TEMPÉR. CLOCALE	INSO- LATION	EXPO- SITION
11-3-66	16 h 00	♂	1 800 m	+ 3°	+ 27°	+ 27°	100 %	Soleil
25-4-64	11 h 30	♂	1 800 m	+ 13°	+ 30°	—	100 %	Soleil
25-4-64	11 h 30	♂	1 800 m	+ 13°	+ 30°	—	100 %	Soleil
26-4-64	11 h 30	♂	1 800 m	+ 15°	+ 30°	—	100 %	Soleil
28-4-64	11 h 30	♂	1 800 m	+ 13°	+ 30°	+ 28°	100 %	Soleil
12-5-65	8 h 30	♀	1 800 m	+ 19°	+ 28°	+ 19°	100 %	Soleil
12-5-65	9 h 45	♂	1 800 m	+ 20°	+ 37°	+ 31°	100 %	Soleil
14-5-65	8 h 45	?	1 800 m	+ 20°	+ 29°	—	100 %	Soleil
15-5-65	10 h 00	♀	1 800 m	+ 12°	—	+ 23°	70 %	—
15-5-65	10 h 00	♂	1 800 m	+ 12°	—	+ 28°	70 %	—
16-5-65	10 h 15	♀	1 800 m	+ 20°	—	—	50 %	—
22-5-67	9 h 15	♀	1 500 m	—	+ 24°	+ 23°	70 %	Soleil
28-5-70	9 h 00	♂	1 800 m	—	+ 27°	+ 27°	100 %	Soleil
21-6-67	12 h 30	♂	1 800 m	+ 21°	—	+ 29,5°	90 %	—
22-6-65	9 h 15	♂	1 800 m	+ 21°	+ 13,5°	+ 14°	100 %	Ombre
22-6-67	10 h 00	♀	1 800 m	+ 21°	+ 30°	+ 29°	100 %	Soleil
30-7-64	12 h 30	♀	1 900 m	+ 22°	—	+ 28°	100 %	—
10-7-69	10 h 20	♂	1 800 m	+ 8,5°	+ 27°	+ 14°	75 %	Soleil
11-7-69	10 h 00	♂	1 800 m	+ 9°	—	+ 18°	80 %	—
11-7-69	11 h 30	♀	1 800 m	+ 11°	—	+ 20°	80 %	—
11-7-69	11 h 40	?	1 800 m	+ 11°	—	—	80 %	—
14-7-69	10 h 30	♀	2 350 m	+ 14°	—	+ 32°	100 %	—
9-8-66	16 h 00	♂	1 900 m	—	—	+ 19,5°	100 %	—
3-9-64	15 h 30	♀	1 800 m	+ 18°	+ 27°	+ 27°	30 %	Soleil
6-9-64	10 h 30	♀	1 800 m	+ 12°	+ 27°	—	50 %	Soleil
7-9-64	10 h 15	♀	1 800 m	+ 9°	+ 31°	—	100 %	Soleil
7-9-64	10 h 40	♀	1 800 m	+ 14°	+ 32°	—	100 %	Soleil
7-9-64	11 h 45	♀	1 800 m	+ 12°	+ 31°	—	100 %	Soleil
8-9-64	9 h 45	♀	1 800 m	+ 12°	+ 12°	+ 12°	100 %	Ombre
5-9-68	9 h 30	♀	1 500 m	+ 16°	—	+ 11,5°	100 %	—
7-9-69	9 h 45	♂	1 600 m	+ 15°	+ 29°	+ 29°	100 %	Soleil
9-9-68	14 h 30	♂	1 500 m	+ 19°	+ 19°	+ 26°	100 %	Ombre
7-9-70	9 h 20	♂	1 550 m	+ 15°	—	+ 24,5°	100 %	—
7-9-70	9 h 25	?	1 550 m	+ 15°	—	—	100 %	—
7-9-70	9 h 30	♀	1 550 m	+ 15°	—	—	100 %	—
9-9-70	8 h 15	?	1 500 m	+ 19°	—	—	100 %	—
12-9-70	10 h 20	♂	1 550 m	+ 11°	+ 27°	+ 27°	100 %	Soleil
6-10-66	9 h 45	♀	1 800 m	+ 7°	+ 25°	+ 25°	100 %	Soleil
6-10-66	15 h 30	?	1 800 m	+ 12°	+ 33°	—	80 %	Soleil
20-10-67	15 h 30	♀	1 400 m	—	+ 25°	+ 24,5°	50 %	Soleil

la constater à nouveau les premiers jours où les sorties reprennent. En outre, à ce moment-là, il semble qu'à peu près toutes les Vipères sortent de leurs abris.

Nous avons pu constater, expérimentalement, que l'élévation de la température interne des Vipères exposées au soleil était assez rapide. Une femelle adulte, capturée à 8 h 30, fut placée à 10 h 30 sur un sol au soleil dont la température était de 37° ; au bout de 5 minutes d'exposition immobile, la température interne de l'animal était passée de + 20° à + 31°.

Au cours de l'après-midi, les Vipères ne restent généralement pas enroulées devant leur abris, à moins que la température du substratum au soleil ne dépasse pas leur optimum thermique, soit + 27 à + 29°. Nous n'avons observé de Vipères sorties dans ces conditions qu'en mars, ou avec soleil voilé. Toutefois, les jeunes Vipéreaux ressortent souvent en fin d'après-midi pour s'exposer au soleil.

Durant toute la période estivale, hormis les jours d'insolation qui suivent immédiatement un passage de mauvais temps, les observations de Vipères sont assez fortuites. Lorsque la température du substratum au soleil dépasse le maximum volontairement toléré, les Vipères s'y déplacent rarement et très rapidement ; en fait, durant les heures où elles ne se trouvent pas dans leur abri habituel, elles restent le plus souvent sous le couvert végétal qui les dissimule, parfois même sous des pierres plates, des écorces, etc. Le rendement des observations de Vipères par heure de chasse illustre d'ailleurs bien cette constatation :

TABLEAU II

Nombre de vipères observées par heure de chasse .....	0,29	0,24	0,18	0,18	0,07	0,34	0,33
Mois .....	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Octobre

On doit noter, cependant, qu'il existe une différence d'activité estivale très marquée entre les sexes. Nos observations de mai à septembre font apparaître un pourcentage de captures de 62 % de femelles et 38 % de mâles. Ce fait tient à ce que les femelles, pour assurer la maturation de leurs ovules, puis mener à terme leur gestation, sont obligées de s'exposer au soleil beaucoup plus longtemps que les mâles. Il en est de même lors de la digestion et, comme nous le verrons plus loin, les femelles se nourrissent plus que les mâles. Cet allongement du temps de sortie des femelles est particulièrement visible au mois de septembre. A

Orédon, le 7 septembre 1964, nous avons observé une femelle qui, bien que rentrant dans son abri à chaque approche, ressortait rapidement s'exposer au soleil, et ceci de 10 h à midi. De même, nous avons constaté que la dernière Vipère observée au début d'octobre était une femelle.

La durée de la période d'activité annuelle dépend essentiellement de l'enneigement de printemps, plus ou moins lié à l'altitude. Pour une année d'enneigement moyen, nous avons pu constater que les premières sorties à Orédon — mâles isolés dans l'emplacement le plus favorable du biotope — avaient lieu vers la mi-mars. Entre 2 000 et 2 400 m les premières sorties ne peuvent guère commencer avant la mi-mai, si un enneigement important et tardif ne les retarde pas davantage encore. En 1970, par exemple, nous avons observé un enneigement très important à la fin mai : dans un biotope habité par *Vipera aspis*, situé à 2 300 m près du col d'Aubert, on pouvait constater que les sorties ne seraient pas possibles avant le mois de juin (Fig. 7). Dans ces conditions, les femelles ne peuvent probablement pas se reproduire.

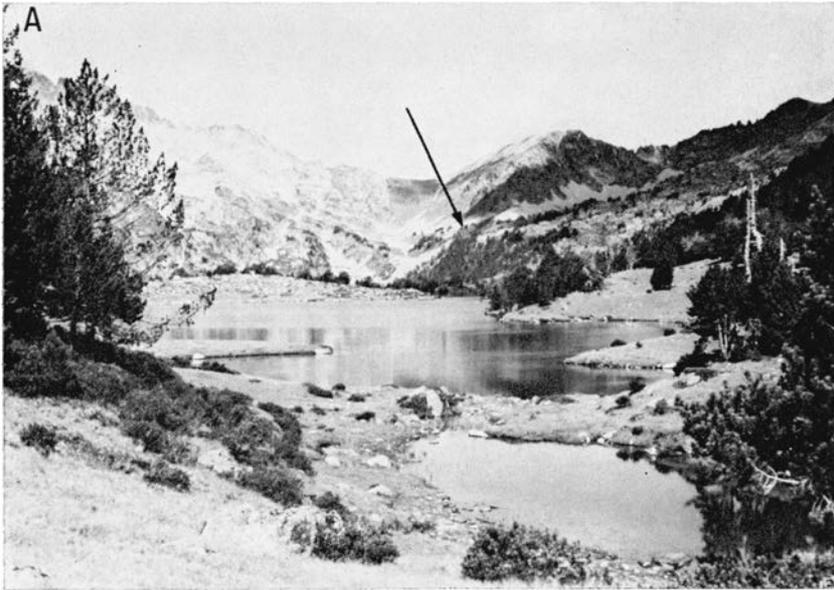


Figure 7. — Lac d'Aumar et col d'Aubert, en fin juillet. La flèche indique l'emplacement de capture d'une vipère, à 2 350 m d'altitude.

La cessation des sorties, en automne, est apparemment moins variable d'une année à l'autre et se situe dans les premiers jours d'octobre. On peut donc estimer que la durée moyenne de l'hivernage est de 6 mois chez les mâles (octobre à avril) et de 7 mois

chez les femelles (octobre à mai), tout au moins pour les Vipères vivant à 1 800 m à Orédon et vers 1 400 m près de Luchon. La durée de l'hivernage peut certainement atteindre 8 ou 9 mois, selon les années, pour les Vipères qui se trouvent au-dessus de 2 000 m.

**NOURRITURE.** — L'examen des contenus stomacaux montre que les mâles ne se nourrissent pas pendant leurs premières sorties, en mars et en avril. La reprise de l'alimentation commence en mai, mois pendant lequel on trouve des proies chez 25 % des Vipères examinées ; cette proportion augmente en juin (33 %) et juillet (57 %) et atteint son maximum en août (67 %), puis diminue de nouveau en septembre (17 %). Globalement, le pourcentage des femelles ayant une proie dans l'estomac est 2 fois plus élevé que celui des mâles. On a souvent dit que les femelles gestantes ne se nourrissaient pas ; ce fait est inexact, mais il est très probable que la masse importante des œufs diminue les capacités d'absorption. Sur 3 femelles gestantes, une seule avait des proies dans l'estomac et il ne s'agissait que de 3 Campagnols nouveau-nés.

Le régime alimentaire de *Vipera aspis* en montagne semble principalement composé de Micromammifères. Parmi les 11 proies identifiées, nous n'avons trouvé qu'une seule fois une queue de *Lacerta muralis*. Dans 4 autres cas, l'estomac contenait des portées de Campagnols indéterminables (3 fois 4, et 1 fois 3 nouveau-nés), et dans 6 cas un Micromammifère adulte : 2 *Clethrionomys*, 1 *Pitymys*, 1 *Sorex*, et 2 indéterminés.

**MUES.** — Malgré la faiblesse de notre échantillon, l'observation des différents stades de la mue et de l'intermue suggère l'existence, au cours du cycle annuel, de 3 mues successives chez les mâles et les femelles.

Les premiers mâles en début de mue (yeux bleuâtres) ont été observés vers la mi-mai et à partir de la mi-juin tous les individus avaient une livrée brillante indiquant une mue récente. La seconde mue a lieu dans le courant de juillet, la troisième à la fin d'août ou au début de septembre.

La première mue des femelles se situe en juin, la seconde à la fin de juillet ou au début d'août, la troisième au début de septembre. Toutefois, il n'est pas impossible que certaines Vipères ne muent que 2 fois par an, en juin (juillet pour les femelles) et à la fin d'août ou au début de septembre. Cette dernière mue paraît plus régulière que les autres : nous avons constaté que 55 % des Vipères (♂ et ♀) capturées pendant la première quinzaine de septembre se trouvaient en cours de mue.

**AGRESSIVITÉ.** — A température égale, les réactions des Vipères de montagne sont beaucoup plus vives que celles des Vipères de plaine et ce phénomène est particulièrement net si l'on compare des animaux ayant atteint leur optimum thermique, soit 27 à 29°.

Leur agressivité est également plus marquée, tant au moment de leur capture que dans les jours suivants, lorsqu'elles sont gardées en captivité.

VENIN. — La plupart des Vipères des Pyrénées possèdent un venin blanc et nous n'avons trouvé de venin jaune que chez 16 % des spécimens examinés à cet égard. D'autre part, des mesures de toxicité ont été effectuées avec des échantillons de venin prélevés chez 13 individus ; la dose léthale à 100 % varie entre 8 et 25 *gamma*, avec une valeur moyenne voisine de 12 *gamma*s (1). Cette toxicité est donc nettement supérieure à celle du venin des populations de l'ouest de la France dont la dose léthale correspondante est de l'ordre de 25 *gamma*, en moyenne.

## DISCUSSION

L'habitat de *Vipera aspis* au niveau de l'étage subalpin des Pyrénées centrales montre que la répartition locale est sous la dépendance de trois facteurs écologiques principaux. Le premier est l'orientation des versants : seules les pentes orientées au Sud (soulane) permettent aux Vipères de trouver des températures qui atteignent et dépassent celle de leur optimum thermique. Le second facteur est l'effet bien connu dit « de lisière », dont nous avons déjà signalé l'importance dans les régions de coteaux (Duguy, 1963). Il apparaît très nettement en montagne, à la limite supérieur de l'étage montagnard sylvatique et dans la partie de l'étage subalpin où la pineraie de soulane subsiste. Le dernier facteur, qui prend de plus en plus d'importance lorsque l'altitude augmente, est la présence de touffes de végétation. Cet élément essentiel du biotope pour les Vipères de montagne a été observé aussi bien chez *Vipera ursinii* au Mont Ventoux (Dreux et Saint Girons, 1951), que chez *Vipera berus* dans les Alpes suisses (Saint Girons et Kramer, 1963) et plus encore chez *Vipera latasti monticola* dans le Haut Atlas marocain (Saint Girons 1953 a et b). Les touffes de végétation fournissent, en effet, un micro-climat très favorable et, en outre, permettent aux Vipères d'être à l'extérieur et à l'affût de leurs proies, tout en restant à l'abri de leurs prédateurs, essentiellement l'homme et les rapaces. Dans les Pyrénées, ces derniers et en particulier l'Aigle royal (C. Terrasse, *in litt.*), peuvent être considérés comme les principaux ennemis naturels des Vipères.

Parmi les facteurs physiques, la température vraie de l'air est certainement celui dont l'influence directe est la plus faible. Nous avons déjà signalé son peu d'importance au moment des sorties

---

(1) Nous remercions ici Monsieur J. Detrait, de l'Institut Pasteur de Garches, qui a bien voulu se charger des dosages.

de printemps chez *Vipera aspis* dans l'Ouest de la France, constatation qui a été faite également pour *Vipera berus* en Finlande par Viitanen (1967). Le fait est encore plus évident chez les Reptiles de montagne dont les sorties peuvent avoir lieu avec une température de l'air négative (Pearson, 1954).

Au contraire, la température du substratum joue un rôle très important. On sait, depuis les travaux de Cowles et Bogert (1944), que la température interne d'un Reptile dépend essentiellement de la température du substratum, elle-même presque toujours liée à l'insolation. Cette corrélation est particulièrement importante pour les Vipères des Pyrénées qui vivent constamment au sol. En effet, nous n'avons jamais observé de Vipères sur les touffes de végétation comme cela se produit habituellement pour *Vipera ursinii* et *V. latasti monticola*. Il semble également que *Vipera aspis* n'utilise guère la chaleur accumulée par les rochers en fin de journée, alors que *Lacerta muralis* le fait très fréquemment dans les mêmes biotopes. Lorsqu'au lever du soleil, le substratum se trouve encore à l'ombre devant l'abri, sa température est pratiquement égale à celle de l'air ; si cette dernière atteint le minimum volontairement toléré (11 à 12°), les sorties ont lieu immédiatement. Pendant les journées d'insolation continue, la température du substratum au soleil dépasse rapidement le maximum volontairement toléré (32 à 34°). Les Vipères se tiennent alors à l'ombre, ou à la pénombre, sous la végétation. Selon la nature de celle-ci, la température du substratum y est égale, ou supérieure, à celle de l'air. Il convient d'ailleurs d'insister sur le fait que les Vipères ne sont pas « chassées » du sol au soleil par la température excessive. Au contraire, elles préfèrent manifestement être au couvert et seul un déficit thermique les conduit à l'exposer au soleil dans un endroit dégagé.

L'importance de l'insolation dans l'écologie des Reptiles — sauf pour les espèces vivant dans les forêts intertropicales — a été soulignée par tous les auteurs qui ont étudié ce problème (voir Saint Girons et Saint Girons, 1956 et Brattstrom, 1965, pour la bibliographie). Nous avons vu qu'en montagne son action était prépondérante dans le choix des biotopes : ceux-ci sont toujours occupés en fonction de la microtopographie qui permet le meilleur ensoleillement possible. L'intensité de la radiation solaire en altitude permet, d'autre part, une élévation diurne très importante de la température du substratum. C'est ce qui explique certaines sorties très précoces, en mars, alors que l'enneigement est encore important et la température diurne voisine de 0°. On doit remarquer à ce sujet l'importance des blocs de pierre qui, par rayonnement, accélèrent la fonte de la neige autour des points de sortie ; ce fait a été noté également chez *Vipera berus* dans les Alpes (Saint Girons et Kramer, 1963) et en Finlande (Viitanen, 1967). Le contact de la neige ne semble nullement gêner les Vipères dans leurs

sorties et les déplacements sur les névés, déjà signalés par les auteurs précédents, ont été observés chez *Vipera aspis* dans les Pyrénées.

Tous les représentants du genre *Vipera* étudiés du point de vue de la thermorégulation (voir Saint Girons et Saint Girons, 1956, pour la bibliographie), présentent une échelle thermique comparable, à deux exceptions près : le minimum volontairement toléré n'est que de 6° chez *Vipera latasti monticola*, forme de haute montagne au lieu de 10 à 11° habituellement ; et l'optimum de *Vipera berus*, espèce septentrionale, est compris entre 26 et 27° au lieu de 28 à 29°. Dans la mesure où l'on peut comparer des observations faites à l'aide de techniques différentes, il semble que les populations de montagne de *Vipera aspis* aient une sensibilité thermique tout à fait comparable à celles de plaine. Apparemment, il n'y a donc pas d'adaptation physiologique sur ce plan, à cet habitat particulier et, si l'insolation joue indiscutablement un rôle plus important encore, les méthodes de thermorégulation restent essentiellement les mêmes. Différents facteurs ont été invoqués pour expliquer le déterminisme de la fin de la période d'hivernage : augmentation de la température de l'air au-dessus de + 8° (Volsoe, 1944), seuil de température minimale volontairement tolérée atteint dans les abris (Saint Girons, 1951), accroissement de la durée de l'éclairement diurne (Duguy, 1963). Dans les cas de *Vipera aspis* en montagne, il est plus vraisemblable d'admettre l'explication de Viitanen (1967) qui estime que les modifications des isothermes à l'intérieur du sol, en fin d'hiver, permettent les premières sorties. Bien que nous n'ayons aucune donnée sur les profondeurs auxquelles hivernent les Vipères dans les Pyrénées, nous avons pu nous rendre compte que les points d'hivernage, par leur disposition et leur structure, étaient tout à fait comparables à ceux qu'utilise *Vipera berus* en Finlande.

Le mode de reprise d'activité de *V. aspis* en montagne, au printemps, présente le même caractère que celui de la plupart des Reptiles holarctiques : l'apparition plus précoce des mâles que des femelles. Il a, en particulier, été signalé chez *V. aspis* (Saint Girons, 1952 ; Duguy, 1963) et chez *V. berus* (Saint Girons et Kramer, 1963 ; Viitanen, 1967). Par ailleurs, le comportement propre aux premières sorties des mâles, caractérisé par une période d'exposition au soleil sans recherche de nourriture ni activité sexuelle, est tout à fait comparable à celui de *V. aspis* en plaine (Duguy, 1958) et à celui de *V. berus* en Finlande (Viitanen, 1967).

La phase d'activité estivale du cycle annuel de *Vipera aspis* en montagne présente les mêmes caractères généraux qu'en plaine. Les sorties, qui ne sont importantes qu'aussitôt après les périodes de pluies, confirment la notion de besoins thermiques analogues dans les deux types d'habitat. Le mode de vie, en particulier le régime alimentaire composé presque exclusivement de Micromam-

mifères, est également le même dans les Pyrénées et en plaine. On doit noter, toutefois, que la fréquence des mues est moins grande en montagne, où *Vipera aspis* n'a que 3 et peut-être parfois 2 mues, alors que leur nombre est généralement de 4 dans l'Ouest de la France. Cette diminution est sans doute liée au raccourcissement de la phase d'activité estivale et le même phénomène a été constaté chez *Vipera berus* en Finlande (Viitanen, 1967) ou le nombre des mues n'est que de 2.

La période qui précède l'entrée en hivernage est probablement celle qui différencie le plus les Vipères vivant en altitude de celles de plaine. Par exemple, nous n'avons pas observé l'activité sexuelle d'automne qui existe régulièrement chez *Vipera aspis* au Sud de la Loire (Duguy, 1963). Cependant, nous avons noté qu'à cette époque les femelles s'exposaient beaucoup plus souvent et plus longtemps que les mâles au soleil, ce qui confirme les observations faites dans les Alpes (Saint Girons et Kramer, 1963), où les mâles de *Vipera berus* entrent en hivernage 2 ou 3 semaines avant les femelles. Il est possible que ce fait soit en rapport avec une variation saisonnière de la température minimale volontairement tolérée, phénomène qui a été signalé chez *Vipera latasti* et plusieurs autres Reptiles (Saint Girons et Saint Girons, 1956).

Les différents facteurs qui ont été proposés pour essayer d'expliquer la reprise d'activité à la fin de l'hivernage peuvent également être retenus en ce qui concerne son début. Mais nous avons déjà fait remarquer (Duguy, 1963) qu'un déterminisme uniquement écologique de l'entrée en hivernage n'était pas certain pour *Vipera aspis* en plaine. Les modifications physiologiques constatées à l'automne laissent à penser que la remise à jour du cycle annuel pourrait avoir lieu à cette époque.

Il n'en reste pas moins vrai que la cessation des sorties, en automne, et leur reprise, au printemps, sont essentiellement conditionnées par les facteurs écologiques. C'est d'ailleurs ce qui explique les variations de la durée de l'hivernage chez les Vipères dans les différentes régions de leur aire de répartition. Nous avons déjà cité le cas de *Vipera aspis* dont l'hivernage, au Nord de la Loire, dure un mois de plus qu'au Sud de ce fleuve, pour des populations séparées par 70 km environ.

Dans les Pyrénées, on peut estimer que jusqu'à 1 000 m la durée de l'hivernage de *Vipera aspis* est à peu près semblable à ce qu'elle est dans la plaine voisine. Vers 1 800 m elle varie entre 180 jours chez les mâles et 210 jours chez les femelles, les différences d'une année à l'autre, suivant la durée de l'enneigement, pouvant être importante. Cette durée de la période d'hivernage est très voisine de celle qui a été trouvée chez *Vipera berus* dans le Sud de la Finlande (minimum = 190 jours ; moyenne = 220 jours) ou dans les Alpes (moyenne = 200 jours).

Il ne faudrait pas cependant pousser trop loin la comparaison

entre la montagne et les régions de hautes latitudes. Au voisinage du cercle polaire, la survie des populations de Vipères et le développement d'une végétation importante sont encore possibles, grâce à la durée considérable de l'insolation quotidienne, alors que la période de vie active est réduite à 3 mois (Hecht, 1928). Ce n'est apparemment pas le cas en montagne, bien que ce soit peut-être l'absence d'un couvert végétal suffisant qui limite l'extension altitudinale des Vipères, avant que l'influence directe du climat ne puisse exercer son plein effet.

## RESUME

Le cycle annuel de *Vipera aspis* a été étudié, dans les Pyrénées centrales, entre 1 500 et 2 300 m d'altitude. Dans l'étage subalpin, le plus fréquenté par les Vipères, la répartition locale est déterminée par deux facteurs essentiels : l'exposition permettant une insolation optimale, et le biotope, généralement constitué par une zone d'éboulis fixé à petites touffes de végétation. Aux environs de 1 800 m, la période active s'étend, en moyenne, sur 6 mois 1/2 chez les mâles et 5 mois 1/2 chez les femelles. Quelques mâles apparaissent dès la mi-mars, mais la majorité surtout dans la deuxième quinzaine d'avril. Les premières sorties des femelles ont lieu en fin d'avril ou début de mai, et les accouplements commencent aussitôt. L'hivernage, au contraire, commence plus tôt chez les mâles (fin septembre) que chez les femelles (début octobre), et il ne semble pas exister de période d'accouplement en automne.

La survie des Vipères en montagne n'est possible qu'en raison de l'intensité et de la fréquence de l'insolation qui leur permet d'assurer leur thermorégulation écologique suivant le même mode qu'en plaine. Toutefois, la période d'alimentation se réduit à 4 mois environ, chez les deux sexes, et le nombre des mues semble limité à 3. L'échelle thermique d'activité et, en particulier, l'optimum de « basking period » (27 à 29°) laisse supposer qu'il n'y a pas d'adaptation spéciale, sur ce plan, chez les Vipères de montagne.

## SUMMARY

The annual cycle of *Vipera aspis* was studied in the central Pyrenees at an altitude of 1500 to 2300 m. At sub-alpine altitudes, the local distribution of vipers is mainly concentrated in « sunny » areas where there are vegetation tufts on scree. At 1800 m the duration of the period of activity is about 6½ months for males and 5½ months for females. The majority of males appear during the second part of April, though some may appear as early as mid-March. Mating occurs on the appearance of females in late

April-early May. The wintering period starts earlier for males (late September) than for females (early October). There is apparently no mating period in the autumn.

The survival of vipers in mountains is dependent on the intensity and frequency of sunshine allowing a similar thermo-regulation to that which occurs in lowlands. For both sexes the duration of the period of ingestion is 4 months. Molting occurs only three times. Consideration of the temperature range for activity and particularly the basking optimum (27-29° C), makes it unlikely that these vipers have any special thermo-regulatory adaptations to montane conditions.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANGEL, F. (1946). — *Reptiles et Amphibiens*, in Faune de France, Lechevalier, Paris, 204 p.
- BERNSTRÖM, J. (1943). — Till kändedomen om huggormen *Vipera berus berus* (Linné) ; *Medd. göteb. Mus. Zool. Avd.*, 103 : 1-34.
- CASSAGNAU, P. (1961). — Ecologie du sol dans les Pyrénées centrales. Les biocénoses de Collemboles. *Activ. Sci. Ind.*, n° 1283, 235 p., Hermann, Paris.
- CHOUARD, P. (1949). — Les éléments géobotaniques constituant la flore du Massif de Néouvielle, et des vallées qui l'encadrent. *Bull. Soc. Bot. France*, 96 : 84-120.
- COWLES, R.B. et BOGERT, C.M. (1944). — A preliminary study of the thermal requirements of desert Reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 83 : 265-296.
- DARLINGTON, P.J. (1948). — The geographical distribution of cold-blooded vertebrates. *Quart. Rev. Biol.*, 23 : 1-26, 105-123.
- DREUX, P. et SAINT-GIRONS, H. (1951). — Ecologie des Vipères : II, *Vipera ursinii*. *Bull. Soc. Zool. France*, 76 : 47-54.
- DUGUY, R. (1958). — Le comportement de printemps chez *Vipera aspis*. *Vie et Milieu*, 9 : 200-210.
- DUGUY, R. (1963). — Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L. *Vie et milieu*, 14 : 311-443.
- DUGUY, R. (1970). — Le cycle annuel des éléments figurés du sang chez *Vipera aspis* L. et *Lacerta muralis* Laur. en montagne. *Bull. Soc. Zool. France*, 96 : 23-31.
- DUGUY, R. (1971). — Notes sur les Reptiles observés dans la région du lac d'Orédon (Massif de Néouvielle, Hautes-Pyrénées). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 107, 1-2 : 93-95.
- DUGUY, R. et SAINT-GIRONS, H. (1969). — Etude morphologique des populations de *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) dans l'Ouest et le Sud-Ouest de la France. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, 2<sup>e</sup> sér., 41 : 1069-1090.
- FITCH, H.S. (1960). — Autecology of the Copperhead. *Univ. Kansas Pub. Mus. nat. Hist.*, 13 : 85-288.
- GAUSSEN, H. (1949). — Les conditions climatiques aux Pyrénées centrales et les étages de végétation. *Bull. Soc. Bot. France*, 96 : 16-21.
- HECHT, G. (1928). — Zur Kenntnis der Nordgrenzen der mitteleuropäischen Reptilien. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 14 : 501-596.
- HOCK, R.J. (1964). — Animals in high altitude : reptiles and amphibians. In *Handbook of physiology*, p. 841-842. *Amer. Physiol. Soc.*, Washington.
- KLAUBER, L.M. (1956). — *Rattlesnakes*. 2 vol., 476 pp. Los Angeles.

- NAULLEAU, G. (1966). — Etude complémentaire de l'activité de *Vipera aspis* dans la nature. *Vie et milieu*, 17 : 461-509.
- PEARSON, O.P. (1954). — Habits of the lizard, *Liolaemus m. multiformis* at high altitudes in Southern Peru. *Copeia*, 1954 : 11-116.
- ROLLINAT, R. (1934). — *La vie des Reptiles de la France centrale*. Paris, Delagrave, 340 pp.
- SAINT-GIRONS, H. (1952). — Ecologie et Ethologie des Vipères de France. *Ann. Sci. Nat. Zool.* (11<sup>e</sup> Sér.), 14 : 263-343.
- SAINT-GIRONS, H. (1953 a). — Notes d'écologie sur les Reptiles du Haut Atlas. *Bull. Soc. Zool. France*, 78 : 13-24.
- SAINT-GIRONS, H. (1953 b). — Une Vipère naine, *Vipera latastei monticola*. *Bull. Soc. Zool. France*, 78 : 24-28.
- SAINT-GIRONS, H. (1972). — Le cycle sexuel de *Vipera aspis* en montagne. *Vie et Milieu* (sous presse).
- SAINT-GIRONS, H. et KRAMER, E. (1963). — Le cycle sexuel chez *Vipera berus* (L.) en montagne. *Rev. Suisse Zool.*, 70 : 191-221.
- SAINT-GIRONS, H. et SAINT-GIRONS, M.C. (1956). — Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles (Lézards et Serpents). *Vie et Milieu*, 7 : 133-226.
- STRELNIKOV, I.D. (1944). — Importance de la radiation solaire dans l'écologie des Reptiles de haute montagne. *Zool. Zh.*, 23 : 57-58.
- SWAN, L.W. (1955). — High altitude insects, reptiles and amphibians. *Symposium on problems of mountain altitudes*. Univ. Calif., Berkeley.
- VAINIO, I. (1931). — Zur Verbreitung und Biologie der Kreuzotter, *Vipera berus* (L.) in Finland. *Ann. Zool. Soc. Vanamo*, 12 : 1-19.
- VIITANEN, P. (1967). — Hibernation and seasonal movements of the viper *Vipera berus berus* (L.) in southern Finland. *Ann. Zool. Fenn.*, 4 : 472-546.
- VOLSØE, H. (1944). — Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spolia Zool. Mus. Hauniensis*, 5 : 1-157.