

POIDS DES NOUVEAU-NES ET STRATEGIES REPRODUCTRICES DES VIPERES EUROPEENNES

H. SAINT GIRONS * et G. NAULLEAU **

Parmi les différents aspects des stratégies reproductrices des Reptiles, la répartition de l'effort de reproduction — un petit nombre de gros œufs, ou un grand nombre de petits œufs — a été curieusement peu étudiée, même chez les Lézards dont les stratégies démographiques ont fait ces dernières années l'objet de multiples recherches (voir, toutefois, Tinkle et Ballinger, 1972 ; Ballinger, 1973 ; Stewart, 1979). Les Serpents, qui représentent un matériel moins favorable, ont été presque complètement négligés de ce point de vue. Il existe, certes, plusieurs excellentes études d'auto-écologie, notamment chez les Viperidae, mais à notre connaissance seul Shine (1975) a réellement abordé, chez des Elapidae australiens, le problème de l'effort de reproduction et de sa répartition entre les jeunes.

Les Vipères étudiées ici appartiennent à un groupe d'espèces assez étroitement apparentées, mais dont la taille et le mode de vie varient de façon notable. En ce qui concerne la reproduction, ces différences portent essentiellement sur le nombre et le poids, relatif et absolu, des nouveau-nés. Nous avons tenté, d'une part de préciser l'amplitude de ces différences, d'autre part de les expliquer en fonction de ce que nous savons sur l'écologie de ces animaux, dans l'ensemble moins mal connus que la plupart des autres Serpents.

MATERIEL ET TECHNIQUES

Le travail a porté sur 90 portées provenant de 6 espèces différentes : *Vipera ammodytes*, *V. latastei*, *V. aspis*, *V. seoanei*,

(*) Laboratoire d'Evolution des Etres organisés, Université Pierre et Marie Curie, 105, boulevard Raspail, 75006 Paris, France.

(**) Centre d'Etude biologique des Animaux sauvages, C.N.R.S., Villiers-en-bois, 79360 Beauvoir-sur-Niort, France.

V. berus et *V. ursinii*. Les femelles de *V. ammodytes*, originaires d'Autriche, de Yougoslavie et de Grèce, appartiennent à deux sous-espèces différentes : *V. a. ammodytes* et *V. a. meridionalis*. Elles ont été traitées ensemble, car nous n'avons pas trouvé de différence nette et, en outre, certains spécimens étaient difficiles à déterminer exactement. *V. latastei latastei* (Espagne) et *V. l. monticola* (Haut-Atlas, Maroc) sont au contraire très différentes et ont peut-être atteint un stade de différenciation spécifique. Les femelles de *V. aspis aspis* proviennent essentiellement de Loire-Atlantique et de Vendée, celles de *V. a. zinnikeri* du Gers et de Haute-Garonne. Les femelles de *V. seoanei* sont toutes originaires du Pays Basque, de part et d'autre de la frontière franco-espagnole, celles de *V. berus berus* de Loire-Atlantique, celles de *V. ursinii ursinii* du Mont Ventoux et de la Montagne de Lures. La systématique et la répartition des Vipères européennes ont fait l'objet de travaux récents (Saint-Girons, 1978, 1980 a), auxquels nous renvoyons pour plus de détails.

Le nombre des portées par espèce figure dans le tableau I. La plupart d'entre elles proviennent de femelles récemment capturées, sauf chez *V. ammodytes* où 7 portées sur 13 ont été fournies par des femelles vivant depuis plus d'un an dans de grands enclos de plein air. Contrairement à ce que nous avons constaté chez *V. aspis* (Nauelleau et Saint-Girons, 1981), ces conditions de vie ne modifient pas de façon notable le poids des nouveau-nés, à une exception près peut-être : une grande femelle capturée gestante et dont la portée se composait de 6 jeunes de $8,89 \pm$

TABLEAU I

Valeurs moyennes (± 1 déviation standard) du nombre d'œufs par portée, de la taille et du poids des nouveau-nés, et du poids de la portée chez les Vipères européennes. Entre parenthèses, le nombre de données. Rappelons que les moyennes générales de la taille et du poids des nouveau-nés ont été calculées à partir des moyennes par portée.

	Nombre par portée	Taille (LT, cm)	Poids (g)	Poids de la portée (g)
<i>V. ammodytes</i>	$8,93 \pm 2,97$ (14)	$21,88 \pm 2,12$	$7,41 \pm 2,13$ (102)	$65,96 \pm 28,60$ (13)
<i>V. a. aspis</i>	$6,65 \pm 3,14$ (57)	$19,66 \pm 1,35$	$5,47 \pm 0,91$ (114)	$30,81 \pm 27,15$ (21)
<i>V. seoanei</i>	$6,05 \pm 1,91$ (4)	$19,03 \pm 0,20$	$5,24 \pm 0,35$ (24)	$34,96 \pm 9,16$ (4)
<i>V. berus</i>	$7,06 \pm 2,78$ (18)	$18,74 \pm 1,73$	$4,73 \pm 0,77$ (124)	$34,04 \pm 14,89$ (18)
<i>V. l. latastei</i>	7,50 (2)	18,25	4,58 (15)	34,19 (2)
<i>V. a. zinnikeri</i>	$7,71 \pm 2,69$ (7)	$17,90 \pm 1,45$	$4,24 \pm 0,70$ (25)	$31,91 \pm 11,95$ (7)
<i>V. l. monticola</i>	$2,00 \pm 0,00$ (3)	$14,90 \pm 0,28$	$2,99 \pm 0,18$ (6)	$5,98 \pm 0,35$ (3)
<i>V. ursinii</i>	$3,83 \pm 1,53$ (12)	$13,63 \pm 0,77$	$2,74 \pm 0,47$ (26)	$9,92 \pm 4,20$ (8)

0,56 g, a donné quatre ans plus tard une seconde portée de 9 jeunes de $12,65 \pm 0,69$ g, poids assez exceptionnels.

Le nombre total des œufs pondus s'élève à 584, mais 436 nouveau-nés seulement ont été pesés. L'effort de reproduction, comme la fécondité, ont été calculés d'après le nombre total des œufs et lorsqu'une portée comportait un ou plusieurs œufs non fécondés, nous leur avons attribué un poids égal au poids moyen des nouveau-nés. La moyenne générale du poids des nouveau-nés d'un taxon donné a été calculée en faisant la moyenne des moyennes par portée, ce qui nous a semblé plus logique que d'utiliser la moyenne du total des poids individuels, bien que les deux méthodes donnent des résultats assez voisins. Les vipéreaux n'étaient pesés qu'après la mue qui suit immédiatement la naissance et nous n'avons pas tenu compte du poids des enveloppes, ni de celui des liquides répandus, d'ailleurs irrécupérables dans les enclos de plein air. Les femelles n'ont pas été pesées avant la parturition, dont la date est imprévisible, mais aussitôt après. Elles pouvaient cependant avoir bu, ou non. Comme les femelles ne s'alimentent pratiquement pas pendant la gestation, leur poids après la parturition est certainement inférieur à ce qu'il était, moins les œufs, au moment de l'ovulation. Toutes les données (nombre, poids et taille) n'ont pas été relevées pour toutes les portées ou toutes les mères. Inversement, chez *V. a. aspis* nous avons, outre les 21 portées indiquées dans le tableau I, utilisé pour la fécondité et ses rapports avec le poids et la taille des femelles, les résultats de l'autopsie de 36 femelles gestantes. Pour ces diverses raisons, les différentes colonnes de chaque ligne des tableaux ne correspondent pas toujours au même nombre d'individus, les différences n'étant toutefois importantes que pour *V. a. aspis*.

236 nouveau-nés ont été mis en élevage après leur naissance, soit dans de petites cages individuelles au laboratoire, soit dans des enclos de plein air où ils étaient répartis de façon à pouvoir être suivis individuellement. Dans les cages, les jeunes étaient nourris de souriceaux nouveau-nés, éventuellement coupés en deux longitudinalement, de petits *Lacerta muralis* étant également offerts à *V. berus* et des Grillons à *V. ursinii*. Dans les enclos, les vipéreaux disposaient des mêmes proies vivantes que dans la nature : petits Orthoptères, petits Lézards et Micro-mammifères nouveau-nés ou à différents stades de leur croissance. Nous n'avons tenu compte que de la mortalité intrinsèque au cours des dix mois suivant la naissance, les morts accidentelles n'étant pas comprises dans les 236 vipéreaux étudiés ici. Au laboratoire, la mortalité a été plus faible que dans les enclos pour *V. ammodytes*, mais nettement plus forte chez *V. berus*. *Vipera latastei* et *V. seoanei* n'ont été élevées que dans les enclos et *V. aspis* seulement au laboratoire. Le fait qu'à l'extérieur les

jeunes aient été soumis à un hivernage prolongé ne paraît pas avoir modifié de façon notable la mortalité finale à dix mois.

Après la moyenne, nous donnons toujours la déviation standard, ou écart type, et non l'erreur standard. La comparaison entre les moyennes a été faite à l'aide du test *t* de Student.

RESULTATS

Les tableaux I et II résument les données numériques concernant la taille et le poids des femelles et des nouveau-nés, ainsi que leurs relations réciproques, pour les différentes espèces.

TABLEAU II

Valeurs moyennes (± 1 déviation standard) de la taille et du poids des femelles post-parturientes, du rapport poids des nouveau-nés/poids de la mère (en %) et du rapport poids de la portée/poids de la mère (en %). Entre parenthèses, le nombre de données dans chaque cas.

	Taille (LT, cm)	Poids (g)	Poids nouveau-né/ poids mère, en %	Poids de la portée/ poids mère, en %
<i>V. ammodytes</i>	66,09 \pm 3,69	138,86 \pm 50,58 (11)	5,65 \pm 1,74 (11)	51,35 \pm 17,29 (11)
<i>V. a. aspis</i>	55,62 \pm 4,55	73,30 \pm 26,68 (39)	9,02 \pm 2,57 (18)	43,87 \pm 15,87 (18)
<i>V. seoanei</i>	53,88 \pm 3,07	71,38 \pm 16,69 (4)	7,73 \pm 2,25 (4)	50,65 \pm 17,39 (4)
<i>V. berus</i>	62,21 \pm 3,88	76,14 \pm 24,13 (14)	6,73 \pm 1,43 (18)	45,62 \pm 16,60 (14)
<i>V. l. latastei</i>	51,55	66,50 (2)	6,94 (2)	52,80 (2)
<i>V. a. zinnikeri</i>	55,43 \pm 5,81	70,43 \pm 19,88 (7)	6,53 \pm 2,35 (7)	46,25 \pm 12,05 (7)
<i>V. l. monticola</i>	29,90 \pm 0,82	12,11 \pm 1,57 (3)	24,87 \pm 1,93 (3)	50,11 \pm 4,51 (3)
<i>V. ursinii</i>	37,92 \pm 3,57	24,22 \pm 6,81 (8)	11,82 \pm 2,69 (8)	40,65 \pm 13,79 (8)

On constate que le rapport entre le poids de la portée et le poids de la mère, s'il est sujet à de larges variations individuelles comme le montre l'étendue de la déviation standard, reste très constant d'une espèce à l'autre, la moyenne générale étant de $47,66 \pm 4,22$ %. Autrement dit, l'effort de reproduction est sensiblement le même dans tout ce groupe d'espèces (fig. 1). Il ne varie d'ailleurs pas, non plus, à l'intérieur d'un même taxon, en fonction de la taille ou du poids de la femelle — donc de son âge.

Le poids individuel des nouveau-nés est assez étroitement lié au poids des adultes de l'espèce considérée ($r = 0,962$, $p < 0,001$), mais il augmente beaucoup moins vite que ce dernier (fig. 2), puisqu'il représente en moyenne $24,87$ % du poids de la mère chez *V. l. monticola* et seulement $5,65$ % chez *V. ammodytes*.

A l'intérieur d'un même taxon, le poids moyen des nouveau-nés varie largement d'une portée à l'autre, mais ses corrélations avec le poids de la mère sont faibles ou nulles et ne deviennent significatives que chez *V. berus* ($r = 0,805$, $p < 0,001$). Même dans ce cas, l'augmentation du poids des nouveau-nés reste légère et la pente de la droite de régression est inférieure à celle qui correspond aux différences interspécifiques. La corrélation entre le poids des nouveau-nés et la longueur totale des femelles parmi

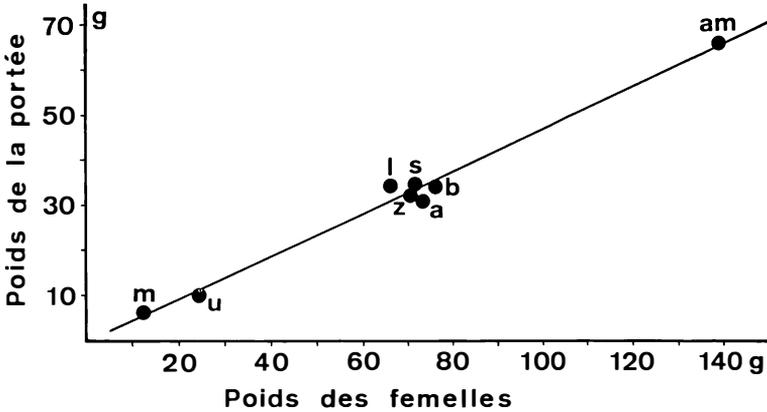


Figure 1. — Relations entre le poids moyen des femelles post-parturientes (en abscisses) et le poids moyen des portées (en ordonnées), chez les Vipères européennes. $r = 0,994$, $y = 0,476x - 0,716$. a = *V. aspis aspis*. am = *V. ammodytes*. b = *V. berus*. l = *V. latastei latastei*. m = *V. latastei monticola*. s = *V. seoanei*. u = *V. ursinii*. z = *V. aspis zinnikeri*.

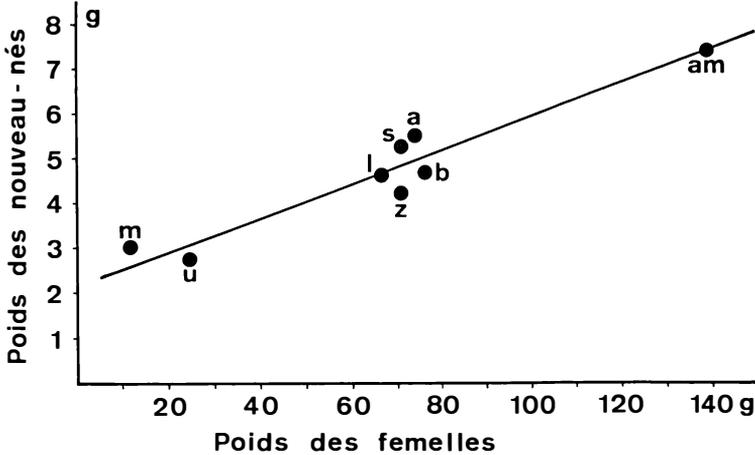


Figure 2. — Relations entre le poids moyen des femelles post-parturientes (en abscisses) et le poids individuel moyen des nouveau-nés (en ordonnées), chez les Vipères européennes. $r = 0,962$, $y = 0,037x + 2,195$. Même légende que fig. 1.

les différents taxons est un peu moins étroite, mais également significative ($r = 0,853$, $y = 0,104 x - 0,075$, $p < 0,01$).

D'une espèce à l'autre, le nombre de jeunes par portée varie de 2 chez *V. l. monticola* à une moyenne de 8,93 chez *V. ammodytes*. Dans l'ensemble, il existe bien une corrélation significative entre le poids moyen d'une espèce et le nombre de ses jeunes par portée ($r = 0,902$, $p < 0,01$). Mais, d'une part, ce nombre croît beaucoup moins vite que le poids de l'espèce (fig. 3), et d'autre part de notables différences interspécifiques apparaissent. A l'intérieur d'un même taxon, les variations individuelles masquent

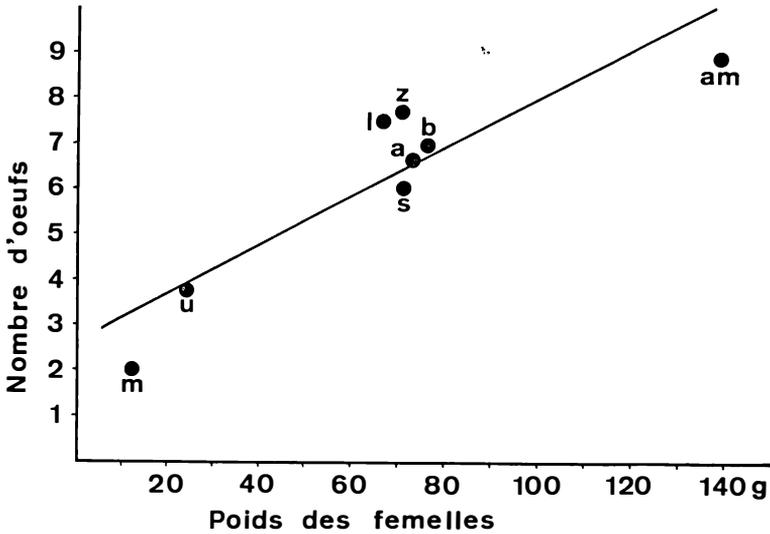


Figure 3. — Relations entre le poids moyen des femelles post-parturientes (en abscisses) et le nombre moyen d'œufs, fécondés ou non, par portée (en ordonnées), chez les Vipères européennes. $r = 0,902$, $y = 0,053x + 2,878$.

Même légende que fig. 1.

souvent cette corrélation entre le poids de la femelle et le nombre de jeunes par portée, qui n'est significative que chez *V. a. aspis*.

S'il existe globalement une corrélation significative entre le nombre des nouveau-nés d'une portée et leur poids moyen ($r = 0,801$, $p < 0,02$), des différences interspécifiques se manifestent (fig. 4). Par exemple, les jeunes de *V. ursinii* sont, à la fois, plus nombreux et moins lourds que ceux de *V. l. monticola*, et il en est de même pour les jeunes de *V. a. zinnikeri* et *V. l. latastei* comparés à ceux de *V. seoanei* et *V. a. aspis*. A l'intérieur d'un même taxon, on trouve souvent une corrélation négative entre le nombre et le poids des nouveau-nés, mais seulement lorsque l'on compare des femelles de taille équivalente, car une très

grande femelle peut avoir une portée composée d'assez nombreux jeunes de grande taille. En raison de l'ampleur des variations individuelles et de la petitesse de nos échantillons, cette corrélation n'est significative que chez *V. aspis*, pour 20 portées de femelles mesurant entre 50 et 61 cm de longueur totale.

Sur un total de 584 œufs pondus, 32 (soit 5,48 %) n'étaient pas fécondés, ou ne possédaient qu'un embryon indiscernable. Parmi les 552 nouveau-nés à terme, 18 (soit 3,26 %) étaient morts ou anormaux et non viables. Le déchet total s'élève donc à 50 sur 584, soit 8,56 %. Ce déchet est particulièrement important chez *V. a. zinnikeri*, où il atteint 24,07 %. Le fait que la plupart de ces femelles aient été capturées, puis transportées, au moment de l'ovulation n'est sans doute pas étranger à cet état de chose. A notre avis, rien ne prouve l'existence de différences intra- ou interspécifiques en ce qui concerne le taux de réussite des follicules ovariens mûrs. En outre ce taux, déjà globalement très élevé, a peut-être été sous-estimé dans nos échantillons du fait de la capture, puis de la captivité. Rappelons que chez des Vipères aspics élevées au laboratoire et par ailleurs en excellent état, le déchet à la naissance atteint 25 % des œufs pondus, contre 16 % pour des animaux vivants dans des conditions semi-naturelles et 8 % chez les femelles récemment capturées (Naulleau et Saint-Girons, 1981).

Parmi les 236 nouveau-nés mis en élevage et n'ayant pas subi d'accidents, 95 étaient encore vivants à dix mois, les autres étant morts entre-temps, le plus souvent avant l'âge de six mois et sans s'être alimentés normalement. Comme on peut le voir

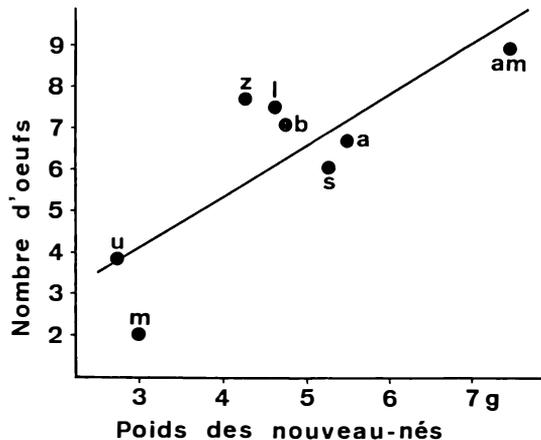


Figure 4. — Relations entre le poids individuel moyen des nouveau-nés (en abscisses) et le nombre moyen d'œufs, fécondés ou non, par portée (en ordonnées), chez les Vipères européennes. $r = 0,801$, $y = 1,227x + 0,480$.

Même légende que fig. 1.

TABLEAU III

*Survie des vipéreaux de 10 mois, en fonction du poids à la naissance.
Entre parenthèses, le nombre d'individus.*

	Poids moyen (g) des :		Différence p	% de survie
	vivants	morts		
<i>V. ammodytes</i>	8,03 ± 2,21 (61)	6,31 ± 1,01 (25)	< 0,001	67,03
<i>V. a. aspis</i>	5,95 ± 1,44 (4)	4,88 ± 1,36 (6)	> 0,20	40,00
<i>V. seoanei</i>	5,56 ± 0,28 (8)	5,55 (1)		88,89
<i>V. berus</i>	5,51 ± 0,59 (10)	4,75 ± 0,92 (70)	< 0,02	14,29
<i>V. l. latastei</i>	4,77 ± 0,25 (6)	4,26 ± 0,40 (4)	< 0,05	60,00
<i>V. a. zinnikeri</i>	4,50 ± 1,00 (6)	4,19 ± 0,59 (18)	> 0,20	25,00
<i>V. l. monticola</i>		3,18 (2)		0,00
<i>V. ursinii</i>		2,82 ± 0,44 (15)		0,00

sur le tableau III, le poids à la naissance dans un même taxon était, à une exception près, toujours supérieur chez les vipéreaux survivants. L'exception concerne *V. seoanei* dont les deux seules portées mises en élevage étaient composées de nouveau-nés d'assez grande taille et d'un poids homogène ; leur mortalité a d'ailleurs été très faible. Pour les autres espèces, la différence entre le poids moyen à la naissance des jeunes survivants et des morts est nette et, malgré l'importance des variations individuelles, statistiquement significative dans trois cas sur cinq. Chez *V. ammodytes*, qui supporte bien la captivité et pour laquelle nous disposons d'un échantillon important, la mortalité est de 61,11 % pour les nouveau-nés de 4,9 à 6 g ($n = 18$), varie de 26,67 à 28,59 % entre 6 et 9 g ($n = 50$) et est de 0 % au-dessus de 9 g ($n = 18$). Nos données pour les autres espèces, si elles confirment la forte et faible mortalité aux deux extrêmes de la courbe des poids, sont insuffisantes pour confirmer ou infirmer l'existence d'un plateau pour une large gamme de poids intermédiaires.

Par ailleurs, il est clair que certaines espèces, telles que *V. berus*, supportent beaucoup plus mal que d'autres nos conditions de captivité. De ce fait, les comparaisons interspécifiques n'ont guère de signification écologique.

DISCUSSION

Dans l'ensemble, et malgré l'importance des variations individuelles, le poids de la portée représente une proportion assez constante du poids de la femelle post-parturiente chez toutes les espèces étudiées ici : en moyenne, $47,66 \pm 4,22$ %. Pour *V. l. latastei*, il va de soi que la moyenne obtenue sur deux individus

n'a guère de signification. Pour les autres espèces, la convergence des résultats ne peut être due au hasard seul, mais il n'est pas possible de dire s'il existe, ou non, de légères différences interspécifiques. Chez *V. berus*, Pomianowska-Pilipiuk (1974) constate que la perte de poids des femelles au moment de la parturition représente de 33,64 à 131,15 % du poids de la femelle post-parturiente ($\bar{x} = 73,72 \pm 31,82 \%$, $n = 9$). D'après cet auteur, le poids des nouveau-nés seuls correspond à 15 à 20 % de moins. Rectification faite, il n'en représenterait pas moins 60 % environ du poids de la mère, soit nettement plus que ce que nous obtenons. La différence n'est pas significative ($p > 0,10$), mais comme le poids moyen des nouveau-nés (5 g) est voisin du nôtre et que le nombre de jeunes par portée atteint $9,79 \pm 3,08$ (chez 43 femelles cette fois), il y a de fortes chances pour que l'effort de reproduction soit réellement plus élevé. Les données pondérales concernant d'autres Serpents ovovivipares sont malheureusement très rares. Le rapport poids des nouveau-nés/poids de la femelle post-parturiente est de 0,411 chez *Vipera russellii* (Naulleau et Van den Brule, 1980), de 0,28 chez *Austrelaps superbus*, 0,42 chez *Notechis scutatus* et 0,58 chez *Unechis gouldii* (Shine, 1975, 1977). Il existe beaucoup plus d'informations sur les dimensions des jeunes Serpents et, dans quelques cas extrêmes, ces données peuvent être utilisées en liaison avec le nombre de jeunes par ponte. C'est ainsi que chez trois grands Crotales, dont les adultes et les nouveau-nés sont de taille très voisine, les portées sont composées de $36,09 \pm 11,41$ jeunes chez *Crotalus basiliscus*, $14,84 \pm 4,41$ chez *C. adamanteus* et $10,17 \pm 5,33$ chez *C. atrox* (d'après les données de Klauber, 1956), toutes ces différences étant significatives ($p < 0,01$). Même en admettant qu'à taille égale certains nouveau-nés puissent être plus lourds que d'autres, il est clair que l'effort de reproduction de *C. basiliscus* est supérieur à celui des deux autres espèces.

Les variations individuelles du rapport poids des nouveau-nés/poids de la mère sont sans doute en partie génétiques, mais certainement dues aussi au fait que la vitellogenèse vernale dépend pour une large part des réserves lipidiques de la femelle à cette époque, réserves qui varient beaucoup d'un individu à l'autre. Chez *V. aspis*, lorsque les corps gras abdominaux représentent moins de 7 % du poids du corps, la vitellogenèse ne commence pas (Saint-Girons, 1957). Au-delà, il existe une corrélation significative entre le poids des corps gras et le nombre des follicules ovariens en cours de croissance ($r = 0,63$, $p < 0,01$ pour $n = 23$), la progression étant cependant allométrique. En effet, le nombre moyen des follicules ovariens en cours de vitellogenèse ne passe que de 5,43 pour des corps gras inférieurs à 6 g, à 8,57 pour des corps gras de plus de 11 g. Par la suite, il est possible que le poids individuel des œufs dépende partiellement

de l'alimentation de la femelle au cours de la deuxième moitié de la vitellogenèse et qu'un apport exogène de calories limite le nombre des follicules ovariens qui ne parviennent pas à atteindre une taille compatible avec une ovulation et une fécondation normales.

Dans les conditions les plus favorables — c'est-à-dire lorsque, après une parturition précoce, une température suffisamment élevée et l'abondance des proies permettent une période d'alimentation automnale assez prolongée — les réserves de la femelle peuvent être reconstituées avant l'entrée en hivernage (Saint-Girons, 1979). Le plus souvent, ce n'est pas le cas et les femelles ne se reproduisent alors qu'un an sur deux, voire même un an sur trois ou quatre dans les conditions les plus défavorables. Ces différents types de cycles coexistent généralement au sein d'une même population, seule leur proportion variant de façon caractéristique d'une région à l'autre. Par exemple, chez *V. berus* la proportion des femelles gestantes est voisine de 50 % en Finlande (Vainio, 1932 ; Viitanen, 1967), dans les Alpes suisses (Saint-Girons et Kramer, 1963) et dans le sud de l'Angleterre (Prestit, 1971), mais atteint 68 % au Danemark (Volsoe, 1944). Chez *V. aspis*, cette proportion passe de 34 % dans le nord de la Loire-Atlantique à 55 % en Vendée (Saint-Girons, 1957) et est apparemment plus élevée encore dans l'Indre (Rollinat, 1934). On est beaucoup moins bien renseigné en ce qui concerne les autres espèces. D'après ce que nous avons observé, le cycle biennal semble très fréquent chez *V. ammodytes* dans le sud de l'Autriche et le nord de la Yougoslavie, ainsi que chez *V. l. monticola* dans le Haut-Atlas marocain et *V. seoanei* au Pays Basque. En revanche, cette dernière espèce paraît se reproduire souvent tous les ans dans les Asturies (Brana, 1978). Des cycles reproductifs en moyenne biennaux sont connus chez divers Crotalinae (Rahn, 1942 ; Klauber, 1956 ; Fitch, 1960 ; Tinkle, 1962 ; Wharton, 1966 ; Gibbon, 1972 ; Aldridge, 1979) et même de rares Colubridae ovovivipares (Carpenter, 1952). Toutefois, chez les Crotalinae la vitellogenèse a lieu en été et au début de l'automne, et non au printemps comme chez les Vipères. Un cycle annuel serait donc difficile dans les régions tempérées, même plutôt chaudes, et de fait les cycles biennaux semblent la règle jusqu'au sud des Etats-Unis au moins. Quoi qu'il en soit, il est clair que chez les Vipères et divers autres Serpents ovovivipares, des conditions défavorables — rareté des proies ou brièveté de la période d'alimentation — ne diminuent guère le nombre ou le poids des œufs, mais espacent les pontes. L'existence de cycles biennaux ou triennaux est un phénomène rare chez les Reptiles, mais de nombreux Lézards ovipares polyœstriens, réagissent, lorsqu'ils se trouvent dans des conditions défavorables, en réduisant le nombre des pontes, et non le poids des œufs ou leur nombre par ponte (Tinkle et Ballinger, 1972 ; Saint-Girons et Duguay, 1972).

Il existe cependant, chez les Vipères, d'importantes différences spécifiques en ce qui concerne le nombre et le poids des nouveau-nés. Autrement dit, alors que l'effort de reproduction est assez constant dans le groupe, sa répartition en nombre et poids de descendants varie beaucoup. Dans l'ensemble, plus un taxon est de grande taille, plus ses nouveau-nés sont nombreux et donc petits par rapport à la mère, bien que leur taille augmente un peu en valeur absolue. La comparaison de *V. l. monticola* et de *V. ammodytes* est particulièrement suggestive à cet égard. D'un côté, deux jeunes de 3 g chacun, soit 25 % du poids de la mère, de l'autre neuf jeunes de 7,4 g, soit 5,6 % du poids de la mère en moyenne. Une telle réduction de la fécondité chez *V. l. monticola* (avec un cycle biennal les femelles ne donnant naissance qu'à un jeune par an en moyenne), ne peut résulter que de pressions de sélection ou d'obligations physiologiques impérieuses. Ainsi que nous l'avons déjà suggéré (Saint-Girons, 1978), la réduction de taille de *V. l. monticola* par rapport à la sous-espèce nominale est probablement due à des raisons alimentaires. Dans les zones réduites du Haut-Atlas où elle survit encore, cette forme n'a à sa disposition que des Lézards trop petits et trop peu abondants pour assurer l'alimentation normale d'une Vipère de 50 à 60 cm. La pression de sélection en faveur d'une réduction de la taille a dû être très forte. Or, une modification de la taille des adultes — phénomène fréquent chez les Serpents, d'une sous-espèce ou même d'une population à l'autre — ne s'accompagne pas d'une variation isométrique de celle des nouveau-nés. De plus, dans le cas de *V. l. monticola*, ces derniers ont les mêmes proies que les adultes et une taille trop réduite ne leur permettrait d'ingérer que de très jeunes Lézards, présents seulement pendant deux à trois mois par an.

Chez *V. u. ursinii* les nouveau-nés sont, à la fois, plus nombreux et plus petits que chez *V. l. monticola* (portées de près de quatre jeunes, pesant chacun 2,74 g, soit 11,8 % du poids de la mère). Il y a donc, entre ces deux espèces, inversion de la règle générale. A notre avis, l'explication de ce phénomène est, cette fois encore, d'ordre alimentaire. En effet, *V. ursinii* est le seul membre du genre qui, outre des Vertébrés terrestres, se nourrisse d'Invertébrés, en l'occurrence des Orthoptères, consommateurs primaires souvent très abondants. Les jeunes vipéreaux ont donc à leur disposition de nombreuses petites proies, ce qui explique que la fécondité ait pu être conservée au détriment de la taille des nouveau-nés.

Dans le groupe des Vipères de taille moyenne, les différences interspécifiques sont plus faibles, mais des tendances divergentes apparaissent néanmoins. Les nouveau-nés se nourrissent essentiellement, ou même exclusivement, de petits Lézards car les Micro-mammifères — qui constituent l'essentiel du régime des adultes — sont trop gros pour qu'ils puissent les ingérer, sauf

à l'état de nouveau-nés (Saint-Girons, 1980 b). Or, dans la plupart des zones tempérées, la biomasse des Lézards est très inférieure à celle des Mammifères et même souvent à celle des Vipères. Les jeunes rencontrés dans la nature au cours de l'année qui suit leur naissance sont d'ailleurs souvent maigres et manifestement sous-alimentés. Une grande taille à la naissance leur permet donc d'atteindre plus rapidement un régime plus favorable, mais réduit en corollaire la fécondité. Il semble bien que *V. a. aspis* et *V. seoanei* tendent vers une stratégie de gros vipéreaux peu nombreux et les trois autres formes (*V. l. latastei*, *V. a. zinnikeri* et *V. berus*) vers l'inverse, les différences étant toutefois peu accentuées. Pour *V. l. latastei*, habitant de régions méditerranéennes plus ou moins arides, relativement riches en Lézards et pauvres en Micro-mammifères, le choix de vipéreaux plus nombreux et plus petits peut s'expliquer logiquement, bien qu'en l'absence de recherches sur le terrain il s'agisse d'une simple hypothèse. Pour les autres espèces, dont l'écologie est pourtant mieux connue, les explications de ces choix divergents sont encore plus hypothétiques. Peut-être la plus forte pression de prédation subie par *V. berus* en raison de ses méthodes de thermorégulation, favorise-t-elle une fécondité plus élevée. Il est également possible qu'au cours de son évolution cette espèce ait subi l'influence de sa cohabitation très fréquente avec *Lacerta vivipara*. Dans ce cas, les adultes n'en mangeant pas, les nouveau-nés ont à leur disposition un grand nombre de petits Lézards. Certes, dans les plaines d'Europe moyenne, on peut trouver *V. berus* sans *L. vivipara*, la situation inverse étant rare, mais l'aire de répartition immense de ces deux espèces est pratiquement identique. Finalement, la seule chose certaine est l'existence, dans le groupe apparemment assez homogène des Vipères européennes de taille moyenne, de deux tendances divergentes.

En ce qui concerne *V. ammodytes*, l'importance des variations du poids des nouveau-nés d'une portée à l'autre traduit l'hétérogénéité de notre échantillon et rend l'interprétation plus difficile. Il est évident que, dans l'ensemble, *V. ammodytes* a des nouveau-nés à la fois plus gros et plus nombreux que les autres Vipères et se trouve donc avantagée du double point de vue de la survie des jeunes et de la fécondité. Mais il serait intéressant de connaître, d'une part les variations éventuelles du rapport entre le poids et le nombre des nouveau-nés dans des populations où les adultes sont de taille très différente, d'autre part la nature des pressions de sélection qui s'exercent directement sur la taille des adultes (1).

(1) La croissance des Serpents étant à la fois continue et indéterminée, la taille moyenne des adultes d'une population dépend pour une large part des possibilités alimentaires et/ou de la structure d'âge des animaux. Mais l'existence d'une composante génétique, certaine pour *V. l. monticola*, paraît probable dans bien d'autres cas, notamment chez *V. ammodytes*.

Il convient enfin de noter que ces variations interspécifiques chez les Vipères européennes ne rentrent nullement dans le cadre des classiques stratégies r et K . En effet, l'effort de reproduction est stable, bien que réparti de façon différente ; en outre, la périodicité des portées et l'âge de la maturité sexuelle, sinon même l'espérance de vie, sont semblables pour toutes les espèces — ou tout au moins ne varient pas plus entre elles qu'entre les différentes populations d'un même taxon.

En raison des variations individuelles du nombre des vipéreaux par portée et de la faiblesse de nos échantillons, on peut se demander si les résultats obtenus sont vraiment représentatifs. Les données bibliographiques et quelques observations complémentaires permettent des vérifications. Pour *V. u. ursinii*, 10 femelles des Apennins (Muséum de Genève) ont en moyenne $3,10 \pm 1,06$ embryons. Les données concernant *V. berus* sont beaucoup plus nombreuses. Prestt (1971), dans le sud de l'Angleterre, obtient $7,90 \pm 1,85$ jeunes sur 10 portées, Volsoe (1944), au Danemark, $9,57 \pm 3,05$ embryons chez 30 femelles, Pomianowska-Piliuk (1974), en Pologne, $9,85 \pm 3,08$ embryons chez 34 femelles et $9,56$ jeunes sur 9 portées. Pour *V. aspis*, Rollinat (1934), dans l'Indre, obtient $6,70 \pm 2,22$ jeunes sur 23 portées et Duguy (inédit), dans le Maine-et-Loire, $6,35 \pm 1,63$ embryons chez 20 femelles. Pour *V. seoanei* Brana (1978), dans les Asturies, note $6,29 \pm 1,98$ jeunes sur 14 portées. Nous avons malheureusement moins d'informations sur les deux autres espèces. Fuhn et Vancea (1961) citent de 4 à 18 jeunes par portée pour *V. ammodytes* et Salvador (1974) de 5 à 20 pour *V. l. latastei*. Dans l'ensemble, ces données confirment plutôt nos résultats. Toutefois, pour *V. berus*, il semble bien que les populations d'Europe continentale, avec entre $9,56$ et $9,85$ jeunes par portée en moyenne, soient plus fécondes que celles de Grande et Petite Bretagne ($7,90$ et $7,06$ jeunes). Nous serions cependant tenté de croire que notre chiffre, le plus faible de tous, sous-évalue un peu la fécondité de cette espèce en France et sans doute aussi son effort de reproduction.

A notre connaissance, aucun Colubroidea terrestre n'a une fécondité aussi réduite que celle de *V. l. monticola* et nous avons lié ce phénomène à la petite taille de ce taxon. Probablement valable pour tous les Viperidae, cette interprétation ne l'est certainement pas pour d'autres Serpents, comme le prouve l'exemple de *Tropidoclonion lineatum*, une petite Couleuvre américaine qui se nourrit essentiellement d'Invertébrés (Funk et Tucker, 1978). Une femelle de $9,81$ g a donné naissance à 13 jeunes de $0,43$ à $0,60$ g ($\bar{x} = 0,56 \pm 0,08$ g), l'ensemble de la portée représentant 74 % du poids de la femelle post-parturiente. Bien qu'il s'agisse d'un record (on connaît une portée de 4 jeunes d'un poids moyen de 1 g et une portée de 9 jeunes d'un poids moyen de $0,45$ g), il est évident que la stratégie reproductrice de cette espèce

est toute différente de celle de *V. l. monticola* et que de très petits Colubroidea peuvent parfaitement survivre lorsqu'ils se nourrissent d'Invertébrés.

Parmi les Colubroidea terrestres de plus grande taille, les deux types de stratégies reproductrices peuvent aussi être représentés. C'est ainsi que chez l'Elapidae *Notechis scutatus* les femelles, d'un poids moyen de 266 g après la parturition, ont des portées de 23,1 jeunes pesant 4,6 g (Shine, 1975). Chez les Viperidae, les femelles de *Vipera russellii*, d'un poids moyen de 681 g ont des portées de 22,8 jeunes pesant 12,1 g (Naulleau et Van den Brule, 1980). Les grandes *Bitis* ont également de nombreux jeunes (42 en moyenne pour 24 portées de *B. lachesis*, d'après Roberston *et al.*, 1962), d'assez petite taille par rapport à la mère (Fitch, 1970). En revanche, deux Crotalinae du genre *Agkistrodon* ont des jeunes à la fois moins nombreux et plus gros que les Vipères européennes : 4,9 jeunes pesant en moyenne 11,9 g pour *A. contortrix* dont

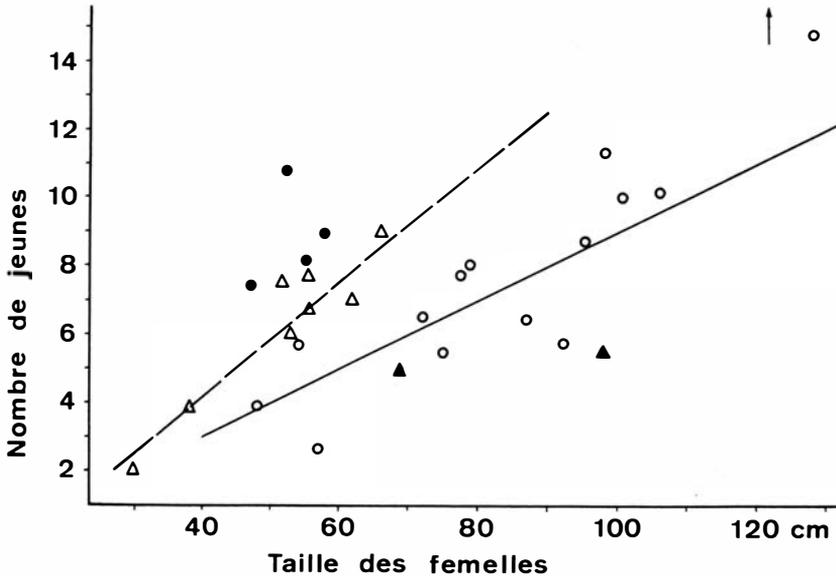


Figure 5. — Relations entre la longueur totale moyenne des femelles (en abscisses) et le nombre moyen de jeunes par portée (en ordonnées), chez divers Viperidae. o et — = *Crotalus adamanteus*, *C. atrox*, *C. horridus*, *C. lepidus*, *C. mitchelli*, *C. molossus*, *C. ruber ruber*, *C. r. lucasensis*, *C. scutellatus*, *C. triseriatus*, *C. viridis viridis*, *C. v. caliginis*, *C. v. lutosus*, *C. v. oreganus*, et droite de régression correspondante ($r = 0,836$, $y = 0,101x - 1,021$). ● = *Crotalus cerastes cerastes*, *C. c. laterorepens*, *Sistrurus catenatus* et *S. miliarius*. ▲ = *Agkistrodon contortrix* et *A. piscivorus*. Δ et - - - = Vipères européennes et droite de régression correspondante ($r = 0,943$, $y = 0,177x - 2,896$). → = *Crotalus basiliscus*, avec 36 jeunes par portée. D'après les chiffres de KLAUBER (1956, pp. 143 et 701-702) pour les genres *Crotalus* et *Sistrurus*, FITCH (1960) pour *Agkistrodon contortrix* et WHARTON (1966) pour *A. piscivorus*.

les femelles ont un poids voisin de celui de *V. ammodytes* (Fitch, 1960), 5,5 jeunes d'un poids moyen de 30,6 g pour *A. piscivorus* dont les femelles non gestantes pèsent en moyenne 574 g (Whar-ton, 1966). D'après les dimensions des parents et des jeunes (Klauber, 1956, pp. 143 et 701-702), il semble que la plupart des Crotalinae du genre *Crotalus* aient, à taille égale, des nouveau-nés un peu plus grands et un peu moins nombreux que les Vipères européennes, tandis que *Crotalus cerastes*, *Sistrurus catenatus* et *S. miliarius* manifestent une tendance inverse (fig. 5).

La comparaison, entre les différentes espèces, du pourcentage de survie des nouveau-nés en fonction de leur poids pose divers problèmes d'interprétation. Puisqu'il s'agit d'animaux captifs, les différences interspécifiques peuvent être dues, au moins en partie, au fait que les conditions offertes convenaient davantage à certaines espèces qu'à d'autres. La seule conclusion que l'on puisse tirer de nos résultats est que, dans ce groupe d'espèces apparentées, celles qui ont les plus gros nouveau-nés sont en général les plus faciles à élever, étant entendu que cette règle ne s'applique pas aux adultes.

Les comparaisons intra-spécifiques sont nettement plus intéressantes, puisque tous les individus se trouvent dans des conditions réellement comparables. Sauf chez *V. seoanei*, où seuls des vipéreaux de grande taille ont été mis en élevage, le poids moyen à la naissance des jeunes qui ont survécu se révèle toujours supérieur à celui des jeunes qui sont morts avant dix mois. Les accidents n'ayant pas été pris en compte, cette mortalité correspond généralement à un refus, le plus souvent total, de l'alimentation. Ce refus peut être dû à une déficience purement comportementale, et de fait il est parfois possible de la surmonter par des artifices de présentation de la proie. Mais, dans d'autres cas, l'animal cesse de s'alimenter après un unique repas, soit qu'il survive encore quelques mois en maigrissant peu à peu, soit qu'au contraire il meure dans les jours qui suivent et apparemment des conséquences mêmes de cette ingestion de nourriture. Ces diverses modalités se retrouvent aussi bien au laboratoire que dans les grands enclos de plein air où les vipéreaux avaient à leur disposition les mêmes proies vivantes que dans la nature.

Il est évident qu'il serait beaucoup plus intéressant de connaître la mortalité de nouveau-nés relâchés dans la nature. L'expérience a été tentée, dans un tout autre but d'ailleurs, mais elle n'apporte aucun renseignement en raison de la rareté des recaptures. Nous devons donc nous contenter des résultats obtenus en captivité et ceux-ci suggèrent que, pour un même taxon, la mortalité intrinsèque des nouveau-nés est d'autant plus élevée qu'ils sont plus petits. Il est probable que des facteurs extrinsèques, tels que l'alimentation et la prédation, agissent dans le même sens. Nous avons déjà vu quel pouvait être le rôle du

régime. Il y a fort peu de données au sujet de la prédation, mais il est évident que, toutes choses égales par ailleurs, une grande taille à la naissance raccourcit le temps de la croissance. Or on sait que la mortalité des jeunes est toujours très supérieure à celle des adultes.

CONCLUSIONS

Dans le groupe des Vipères européennes, il semble que le niveau de l'effort de reproduction, ainsi que sa périodicité, dépendent pour une bonne part des possibilités alimentaires de la mère au cours de la ou des années qui précèdent l'ovulation. Il existe donc, de ce point de vue, d'importantes variations individuelles, mais pas de différences significatives entre les espèces.

La répartition de l'effort de reproduction entre les œufs résulte apparemment d'un compromis entre des pressions de sélection opposées. Le poids des nouveau-nés dépend évidemment de la taille des adultes de l'espèce considérée, mais aussi du régime et de la disponibilité des différents types de proies. Lorsqu'ils se nourrissent d'Invertébrés ou, à un moindre degré, lorsqu'ils disposent de nombreux petits Lézards, les nouveau-nés peuvent être plus petits, donc plus nombreux pour une taille égale de la mère. Inversement, lorsque les Micro-mammifères représentent la principale source de nourriture des jeunes, le poids des nouveau-nés ne peut guère descendre au-dessous de 5 g et tend même à être plus élevé lorsque la taille des parents le permet sans diminution excessive de la fécondité.

A l'intérieur d'un taxon, il n'existe pas de corrélation significative entre le poids des nouveau-nés et le poids de la mère, bien que les femelles les plus grasses aient, en moyenne, des jeunes plus gros que les autres, les femelles maigres ne se reproduisant pas. En revanche, le nombre de nouveau-nés par portée tend à croître avec le poids et la taille des femelles. De plus, toujours pour un même taxon, la mortalité intrinsèque en captivité est d'autant plus faible que les nouveau-nés sont plus gros et il y a quelques raisons de penser que, dans la nature, l'action de facteurs extrinsèques renforce cette tendance intrinsèque. Enfin, l'importance des variations individuelles de l'effort de reproduction dans une même population, chez des femelles ayant un rapport poids/taille comparable, suggère l'existence de ce point de vue d'un polymorphisme notable, *V. l. monticola* faisant sans doute exception à cette règle pour des raisons évidentes.

La comparaison avec d'autres Colubroidea ovovivipares terrestres montre que le niveau de l'effort de reproduction, sa périodicité et sa répartition entre les jeunes, peuvent varier dans de larges proportions d'un groupe à l'autre et souvent même à l'intérieur d'un même genre. Cependant, l'influence du régime sur la taille

possible des nouveau-nés paraît une règle assez générale et, en tout cas, peut représenter un facteur important de l'adoption d'une stratégie reproductrice. Il est cependant probable que, pour un type d'organisation donné — du niveau du genre à celui de la famille, selon les cas — les variations de taille des nouveau-nés ne puissent dépasser certaines limites. A notre connaissance, aucun Viperidae, quelque soit sa taille ou son régime, n'a de nouveau-nés pesant moins de 2,5 g, alors que certaines Couleuvres mettent au monde des jeunes de 0,5 g. Il est possible que la limite supérieure soit moins stricte. Apparemment, elle se situe aux environs de 35 g chez les Viperidae, mais peut-être pour des raisons écologiques et non structurales.

RESUME

L'étude de 88 portées de 6 espèces et 2 sous-espèces de Vipères apportent les résultats suivants :

1) L'effort de reproduction, estimé d'après le rapport poids de la portée/poids de la femelle post-parturiente, est sujet à d'importantes variations individuelles, mais ne diffère pas de façon significative d'une espèce à l'autre et est en moyenne de 0,476. Ces variations individuelles sont liées en partie à l'état des réserves lipidiques des femelles au moment de la vitellogenèse, donc à leurs possibilités alimentaires passées, mais elles suggèrent également l'existence d'un polymorphisme génétique notable au sein d'une même population.

2) Parmi les différents taxons, le poids moyen des femelles post-parturientes varie de 12,1 à 139 g, le poids des nouveau-nés de 2,74 à 7,4 g et leur nombre par portée de 2 à 8,9, la variation du poids des nouveaux-nés étant donc nettement inférieure à celle de leur nombre. Dans l'ensemble, les petites espèces ont des nouveau-nés moins nombreux, mais proportionnellement plus gros, que les grandes espèces.

3) La répartition de l'effort de reproduction ne varie pas seulement avec la taille des parents. Il existe aussi des différences interspécifiques qui paraissent liées au régime et aux possibilités alimentaires des nouveau-nés. Ceux qui incluent des Invertébrés dans leur régime et, à un moindre degré, ceux qui ont à leur disposition de nombreux petits Lézards, peuvent être plus petits et donc plus nombreux, pour une même taille de la mère, que ceux qui doivent se nourrir essentiellement de Micromammifères.

4) A l'intérieur d'un taxon donné, le nombre des nouveau-nés par portée croît généralement avec la taille de la mère, alors qu'il n'existe pas de corrélation entre le poids individuel des nouveau-nés et celui de la mère. En captivité, la mortalité des nouveau-nés au cours des 10 premiers mois varie beaucoup d'une espèce à

l'autre. Mais, dans un même taxon, cette mortalité est d'autant plus faible que les nouveau-nés sont plus gros.

En définitive, le poids individuel des nouveau-nés et donc la répartition de l'effort de reproduction, dépendent chez les Vipères de nombreux facteurs, parmi lesquels nous avons pu mettre en évidence la taille des parents, le régime alimentaire, la disponibilité des proies et la mortalité aux différents âges. Il s'agit évidemment d'un compromis entre des pressions de sélection variées et souvent contradictoires.

SUMMARY

The reproductive strategies of six species and two subspecies of European vipers are compared. Eighty eight clutches were examined.

The reproductive effort, defined as the ratio of total litter weight over body weight of the female just after parturition, varies widely among individuals. This individual variation is in part due to the variable amount of fat accumulated by pregnant females during vitellogenesis, and therefore is associated with their nutrition during the gestation period. However, a genetic polymorphism cannot be ruled out in certain populations. The average reproductive effort of the various species studied is 0.476 ; it does not significantly differ between the species concerned.

Among the taxa studied, the average female body weight, just after parturition, ranges from 12.1 to 139.0 g, whereas that of the neonates ranges from 2.74 to 7.4 g, and their number from 2.0 to 8.9 per litter. Therefore the variation in neonatal body weight is smaller than that of the number of newborn per litter. Broadly speaking, small viper species bear fewer offsprings than larger ones, but these offsprings are proportionately bigger.

The distribution of the reproductive effort not only varies with the body size of the individual adult female ; it also depends on the species concerned, more particularly on the feeding habits and feeding opportunities of the newborn. Those which feed on invertebrates and, to a lesser extent, on small lizards, can afford to be small and numerous. This is not the case for the species whose young feed mostly on small mammals.

Within a given taxon, the size of a litter generally increases with the body weight of the mother, whereas there is no correlation between the individual body weight of the newborn and that of their mother. The mortality rate of the young vipers during their first ten months of life varies greatly within the species concerned, at least in captivity. However, within a given species, the larger the newborn, the lower the mortality rate.

In conclusion, the individual body weight of the newborn, and the variability of the reproductive effort among the various

species of European vipers studied, depend on a number of different factors : female body size, feeding habits of the newborn, availability of prey, and mortality rates of the young in the post-natal period. The values observed under natural conditions obviously result from a compromise between different and often conflicting selective pressures.

BIBLIOGRAPHIE

- ALDRIDGE, R.D. (1979). — Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. *Herpetologica*, 35 : 256-261.
- BALLINGER, R.E. (1973). — Comparative demography of two viviparous iguanid lizard (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology*, 54 : 269-283.
- BRANA, F. (1978). — Algunos datos sobre morfología y biología de *Vipera seoanei* Lataste 1878 en Asturias. *Supl. Cien. bol. Idea*, n° 23 : 143-153.
- CARPENTER, C.C. (1952). — Comparative ecology of the common Garter Snake (*Thamnophis s. sirtalis*), the Ribbon Snake (*T. s. sauritus*) and Butler's Garter Snake (*Thamnophis butleri*) in mixed populations. *Ecol. Monogr.*, 22 : 235-258.
- FITCH, H.S. (1960). — Autecology of the Copperhead. *Univ. Kansas Publ., Mus. nat. Hist.*, 13 : 85-288.
- FITCH, H.S. (1970). — Reproductive cycles of lizard and snakes. *Univ. Kansas, Mus. nat. Hist., Misc. Publ.* n° 52 : 1-247
- FUHN, I. & VANCEA, S. (1961). — Reptilia. *Fauna Rep. Pop. Romane*, 14 (2), 352 p.
- FUNK, R.S. & TUCKER, J.K. (1978). — Variation in a large brood of Lined Snakes, *Tropidoclonion lineatum* (Reptilia, Serpentes, Colubridae). *J. Herpetol.*, 12 : 115-117.
- GIBBONS, J.W. (1972). — Reproduction, growth, and sexual dimorphism in the Canebrake Rattlesnake (*Crotalus horridus atricaudatus*). *Copeia*, 1972 : 222-226.
- KLAUBER, L.M. (1956). — *Rattlesnakes, their habits, life histories, and influence on mankind*. *Univ. Calif. Press*, Berkeley & Los Angeles, 2 vol., 1476 p.
- NAULLEAU, G. & VAN DEN BRULE, B. (1980). — Captive reproduction of *Vipera russellii* (Shaw, 1797) (Reptilia, Serpentes, Viperidae). *Herpetol. Rev.* (sous presse).
- NAULLEAU, G. & SAINT-GIRONS, H. (1981). — Poids des nouveau-nés et reproduction de *Vipera aspis* (Reptilia : Viperidae), dans des conditions naturelles et artificielles. *Amphibia-Reptilia* (sous presse).
- POMIANOWSKA-PILIPCIUK, I. (1974). — Energy balance and food requirements of adult vipers (*Vipera berus* L.). *Ekol. pol.*, 22 : 195-211.
- PRESTT, I. (1971). — An ecological study of the Viper *Vipera berus* in southern Britain. *J. Zool. London*, 164 : 373-418.
- RAHN, H. (1942). — The reproductive cycle of the Prairie Rattler, *Crotalus viridis*. *Copeia*, 1942 : 233-240.
- ROBERSTON, I.A., CHAPMAN, B.M. & CHAPMAN, R.F. (1962). — Notes on some reptiles collected in the Rukwa Valley, S.W. Tanganyika. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 13 : 421-432.
- ROLLINAT, R. (1934). — *La vie des Reptiles de la France centrale*. Delagrave, Paris, 340 p.
- SAINT-GIRONS, H. (1957). — Le cycle sexuel de *Vipera aspis* dans l'ouest de la France. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 151 : 284-360.

- SAINT-GIRONS, H. (1978). — Morphologie comparée et systématique des Vipères d'Europe. *Rev. Suisse Zool.*, 85 : 565-595.
- SAINT-GIRONS, H. (1979). — Les cycles alimentaires des Vipères européennes dans des conditions semi-naturelles. *Ann. Biol. animal. Bioch. Biophys.*, 19 : 125-134.
- SAINT-GIRONS, H. (1980 a). — Biogéographie et évolution des Vipères européennes. *C. R. Soc. Biogéogr.*, n° 496 : 146-172.
- SAINT-GIRONS, H. (1980 b). — Modifications sélectives du régime des Vipères (Reptilia : Viperidae) lors de la croissance. *Amphibia-Reptilia*, 1 : 127-136.
- SAINT-GIRONS, H. & DUGUY, R. (1970). — Le cycle sexuel de *Lacerta muralis* L. en plaine et en montagne. *Bull. Mus. nation. Hist. nat.*, 42 : 609-625.
- SAINT-GIRONS, H. & KRAMER, E. (1963). — Le cycle sexuel chez *Vipera berus* (L.) en montagne. *Rev. suisse Zool.*, 70 : 191-221.
- SALVADOR, A. (1974). — *Guía de los Amphibios y Reptiles espanoles*. Madrid, 382 p.
- SHINE, R. (1975). — *Ecological studies on Australian elapid snakes* (Ophidia : Elapidae). Ph. D. Thesis, University of New England, Armidale, N.S.W., 254 p.
- SHINE, R. (1977). — Reproduction in Australian elapid snakes II. Female reproductive cycles. *Aust. J. Zool.*, 25 : 655-666.
- STEWART, J.R. (1979). — The balance between number and size of young of the live Bearing Lizard *Gerrhonotus coeruleus*. *Herpetologica*, 35 : 342-350.
- TINKLE, D.W. (1962). — Reproductive potential and cycles in female *Crotalus atrox* from northwestern Texas. *Copeia*, 1962 : 306-316.
- TINKLE, D.W. & BALLINGER, R.E. (1972). — *Sceloporus undulatus* : A study of the intraspecific comparative demography of a lizard. *Ecology*, 53 : 570-584.
- VAINIO, I. (1932). — Zur Verbreitung und Biologie der Kreuzotter, *Vipera berus* L., in Finnland. *Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. 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.
- VOLSOE, H. (1944). — Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spolia zool. Mus. haun.*, 5 : 1-157.
- WHARTON, C.H. (1966). — Reproduction and growth in the Cottonmouths *Agkistrodon piscivorus* Lacepède, of Cedar Keys, Florida. *Copeia*, 1966 : 149-161.