

RÉGIME ET CYCLES ALIMENTAIRES DE LA VIPÈRE D'ORSINI
(*VIPERA URSINII* BONAPARTE, 1835) AU MONT VENTOUX, FRANCE

Jean-Pierre BARON*

En règle générale, et à l'exception des Scolecophidia consommateurs de fourmis, les serpents sont fondamentalement des mangeurs de Vertébrés. C'est en particulier le cas des Viperidae dont le régime est généralement composé de micromammifères auxquels viennent éventuellement s'ajouter, suivant les espèces et dans des proportions variables, des reptiles (surtout des lézards), des oiseaux, des amphibiens, ou plus rarement des poissons (Saint Girons, 1983 ; Bea *et al.* sous presse).

Les petits Invertébrés interviennent cependant pour une part parfois importante dans l'alimentation de certains serpents. Chez les Typhlopidae et Leptotyphlopidae, le régime insectivore est la règle, et les Invertébrés dominent dans le régime alimentaire de quelques Colubridae : vers de terre ou limaces (*Thamnophis* sp.), écrevisses (*Regina* sp.), larves de Coléoptères (*Tantilla relicta*), chenilles, Orthoptères et araignées (*Opheodrys aestivus*), escargots (*Dipsas* sp.), etc.. (Carpenter, 1952 ; Gans, 1975 ; Gregory, 1978 ; Kofron, 1978 ; Plummer, 1981 ; Smith, 1982, Saint Girons, 1983...).

D'autres Colubridae, dont le régime est essentiellement constitué de Vertébrés, surtout à l'âge adulte, ingèrent aussi une quantité notable d'Invertébrés : vers de terre (*Thamnophis sirtalis* ; Fitch, 1965 ; Gregory et Stewart, 1975...) ou Orthoptères (*Coluber constrictor* Klimstra, 1959). Des Invertébrés (insectes et myriapodes) peuvent également faire l'objet d'une consommation occasionnelle chez certains Crotalinae, notamment du genre *Agkistrodon* (Fitch, 1960 ; Gloyd et Conant, 1990).

Pour la Vipère d'Orsini, un régime composé principalement (au moins en termes de fréquence relative) d'Orthoptères, auxquels s'ajoutent souvent des lézards et occasionnellement des micromammifères, a été signalé par différents auteurs: notamment Ozol (1941), Krassawzeff (1943), Terentiev et Tchernov (1949), Dreux et Saint Girons (1951), Kramer (1961), Makeyev (1964), Baron (1980 et 1989), Agrimi et Luiselli (sous presse). Ce régime, au moins en grande partie insectivore, est un phénomène tout à fait exceptionnel chez les Viperidae. Cette particularité, qui peut influencer sur tous les paramètres écologiques de l'espèce, nous a semblé justifier une étude détaillée.

* Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, F-79360 Villiers-en-Bois.

L'ESPÈCE

Vipera ursinii Bonaparte, 1835 est la plus petite vipère d'Europe. Elle fréquente les milieux découverts, steppes et prairies de plaine ou d'altitude. Sa répartition géographique s'étend du sud-est de la France à l'extrême Ouest de la Chine (Tien-Chan). Saint Girons (1978), suivant en grande partie Kramer (1961), compte quatre sous-espèces. *Vipera ursinii renardi* est largement répandue dans les steppes du sud de l'URSS, de la Moldavie à l'Altaï, alors que *Vipera ursinii rakosiensis* des plaines danubiennes ne subsiste plus que dans quelques stations relictées. Les deux autres sous-espèces ont une répartition montagnarde et plus méridionale, *Vipera ursinii ebneri* dans les steppes d'altitude du sud-est de la Turquie à l'Arménie et au Turkestan occidental, et *Vipera ursinii ursinii* dans les prairies à genévriers de l'étage montagnard-méditerranéen, des Alpes à la Turquie occidentale entre 1 000 et 2 000 m d'altitude. C'est cette dernière sous-espèce qui a fait l'objet de notre travail. Les tailles maximales (longueur totale) varient de 50 cm (*V. u. ursinii*) à 62 cm (*V. u. renardi*). Dans la population du Ventoux (*V. u. ursinii*), la longueur totale varie de 15,5 cm en moyenne à la naissance à un maximum de 49 cm pour les mâles et de 50 cm pour les femelles, la queue représentant 13,7 % et 10,5 % de cette taille respectivement chez les mâles et chez les femelles.

Le poids corporel varie de 3,0 g en moyenne à la naissance pour les 2 sexes à des maxima de 58 g pour les mâles et de 84,5 g pour les femelles gestantes.

La maturité sexuelle est atteinte en général dans la troisième année chez les mâles, dans la quatrième chez les femelles. Le cycle sexuel des femelles est le plus souvent biennal.

LE MILIEU

Végétation. La population étudiée est située sur la face Nord du Mont Ventoux (Vaucluse, France), sur le replat du Mont Serein, d'orientation est-ouest, à une altitude moyenne de 1 400 m. L'habitat couvre une centaine d'ha. Il s'agit fondamentalement d'une pelouse montagnarde à genévriers (*Juniperus hemisphaerica*, *J. nana*) parsemée d'affleurements calcaires profondément fissurés. Bien que pâturée l'été par un troupeau de brebis, cette pelouse est peu à peu envahie par de petits pins spontanés.

Climat (Antonioletti, 1986). Le régime thermique de ces prairies d'altitude a les caractéristiques d'un climat de type méditerranéen-montagnard, avec une saison froide assez longue, un hiver rigoureux et un été modérément chaud. La température moyenne annuelle est de 5,5 °C, les moyennes mensuelles de janvier et février étant respectivement de - 1 et 0,9 °C, tandis que celles des deux mois les plus chauds, juillet et août, sont respectivement de 13,4 et 13,2 °C. La moyenne mensuelle des maxima quotidiens ne dépasse pas 17,3 °C en juillet-août et 0,9 °C en janvier. Celle des minima quotidiens descend à - 3 °C en janvier-février et ne dépasse pas 9,5 °C en juillet-août.—Les températures extrêmes enregistrées entre 1971 et 1979 furent — 16 °C en janvier et 24,6 °C en août. La durée de la période

froide, définie comme le nombre de jours écoulés entre la première et la dernière gelée est en moyenne de 226 jours (du 30 septembre au 14 mai). On compte en moyenne 138 jours de gelée durant la période froide.

On mesure annuellement 1 600 mm de pluie en moyenne sur le biotope, contre seulement 708 mm au pied du massif.

Toutefois, la répartition saisonnière des précipitations conserve les caractéristiques du régime méditerranéen : un minimum prononcé en été (en moyenne 74 et 84 mm respectivement en juillet et en août), et deux maxima en automne (223 mm en octobre) et au printemps (150 mm en avril-mai).

La durée d'ensoleillement est importante, malgré l'effet de masque de la montagne et la formation fréquente de nuages autour du sommet. La durée mensuelle d'insolation dépasse généralement 200 h de juin à septembre avec un maximum en juillet. De ce fait, les vipères n'ont aucune difficulté pour maintenir leur température interne à un niveau voisin de l'optimum durant la plus grande partie des journées de la saison active.

Proies potentielles. Compte tenu de ce qui est déjà connu du régime des vipères européennes (Bea *et al.*, sous presse), nous pouvons établir une liste des proies potentielles des vipères.

Micromammifères, lézards et araignées. Deux micromammifères au moins sont assez abondants : *Sorex araneus*, souvent rencontrés pris dans les pièges à carabes illégalement disposés sur le terrain par les collectionneurs et *Apodemus sylvaticus*, dont nous avons observé jusqu'à 20 individus à l'hectare en une journée de chasse à la vipère.

Podarcis muralis est fréquent dans les pâturages, particulièrement dans les zones d'affleurements rocheux. Il est toutefois moins représenté sur le terrain d'étude qu'on ne pourrait *a priori* le penser, et la biomasse des lézards des murailles dans le biotope est à l'évidence très inférieure à celle des vipères. Une araignée est très abondante de mai à septembre, particulièrement sur les flancs exposés au sud où elle tisse sa toile à quelques cm du sol, généralement en bordure de touffes de genévrier. Il s'agit de *Philaeus chrysops*, dont l'abdomen peut atteindre 1 cm de diamètre chez les plus grosses femelles.

Orthoptères. Très abondants dans le milieu, et proies principales de la Vipère d'Orsini, ils ont fait l'objet d'une étude détaillée. Dans le tableau I (et dans toutes les figures et tableaux où elles sont énumérées), les 11 espèces d'Orthoptères habituellement observées sur le terrain d'étude, 4 ensifères (espèces 7, 9, 10 et 11) et 7 acridiens, sont classées par ordre de masse moyenne croissante. *Oedipoda germanica*, espèce peu courante et assez difficile à capturer ne figure dans aucun de nos prélèvements ; malgré cela, la présence très régulière de quelques individus de cette espèce sur le terrain nous a incité à la faire figurer dans cette liste (d'autant qu'elle est parfois consommée par les vipères).

Les Orthoptères sont totalement absents du milieu de la fin de l'hiver à la fin du mois de mai.

Fin mai-début juin, les premières larves émergent massivement. Le 1^{er} juin, la faune d'une parcelle de 100 m² ne comprenait que de jeunes larves juste écloses (masse individuelle moyenne 0,028 g). Les éclosions étant en cours, la densité est encore faible (Tab. II).

C'est à la fin du mois de juin que l'on rencontre les premiers adultes. Toutefois, les prélèvements effectués à cette période n'en comportent aucun. Environ 16 % des larves prélevées atteignent ou dépassent 16 mm de longueur

TABLEAU I

Les principaux Orthoptères du Mont Serein : taille et masse moyennes, fréquence relative sur le terrain d'étude après l'ensemble des prélèvements.

Les Orthoptères sont classés par ordre de masse moyenne croissante. Les fréquences relatives sont exprimées en pourcentage du nombre total d'Orthoptères prélevés (n). Date des prélèvements : Fin juin : 23-25/06/86 (100 % de larves). Fin juillet : 28-20/07/86 (1,4 % de larves). Fin août : 21-23/08/85 et 29-31/08/86 (1,0 % de larves). Les moyennes sont suivies, entre parenthèses, du nombre d'individus mesurés ou pesés.

ORTHOPTÈRES	Longueur et masse des imagos				Fréquence relative en %			
	Code	LT (mm)	M (g)		Fin juin n = 545	Fin juil. n = 631	Fin août n = 580	
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	1	M 12,7 F 15,3	(16) (37)	0,06 0,11	(91) (182)	8,6	53,6	42,1
	<i>Chorthippus biguttulus</i>	2	M 16 F 22	(2) (3)	0,17 0,25	(3) (3)	0,4	0,2
<i>Stenobothrus lineatus</i>		3	M 18,7 F 25,3	(4) (12)	0,15 0,39	(7) (27)	6,8*	3,6
	<i>Stauroderus scalaris</i>	4	M 21,5 F 26,6	(42) (37)	0,22 0,40	(110) (152)	54,9	27,4
<i>Stenobothrus grammicus</i>		5	M 20,0 F 26,0	(6) (9)	0,18 0,48	(9) (36)	6,8*	2,1
	<i>Oedipoda germanica**</i>	6	M 15-21 F 22-28		0,27 0,46	(1) (1)		
<i>Platycleis albopunctata</i>		7	M 22,1 F 22,5	(13) (11)	0,48 0,59	(27) (46)	1,1	2,2
	<i>Podisma pedestris</i>	8	M 22,5 F 27,9	(31) (31)	0,41 0,88	(39) (41)	4,0	5,2
<i>Anonconotus alpinus</i>		9	M 23,0 F 26,0	(29) (29)	0,66 1,11	(95) (84)	17,1	5,5
	<i>Pholidoptera chabrieri</i>	10	M 23,2 F 26,6	(5) (7)	0,76 1,19	(6) (7)	0,4	
<i>Ephippiger ephippiger</i>		11	M 32,7 F 34,4	(6) (7)	1,58 2,23	(7) (6)		0,2

* Les larves de ces deux espèces voisines n'ont pu être différenciées.

** Cette espèce, assez rare dans le milieu et absente des prélèvements, a toutefois été régulièrement observée. Les longueurs indiquées sont celles données par Chopard (1951).

totale, les plus grandes larves appartenant à la classe 20-24 mm (Fig. 5). Les éclosions sont pour la plupart terminées et les larves sont très abondantes (Tab. I et II). Leur masse individuelle moyenne atteint 0,07 g.

Fin juillet, la proportion d'imagos est très forte pour la quasi-totalité des espèces (Tab. I), mais deux gros ensifères, *Pholidoptera chabrieri* et *Ephippiger ephippiger* se trouvent encore souvent aux derniers stades larvaires. On ne rencontre plus d'Orthoptère de longueur inférieure à 12 mm et on commence à observer quelques *E. ephippiger* dépassant 32 mm. La proportion d'individus atteignant ou dépassant 16 mm de longueur totale a considérablement augmenté (45,8 %) et la biomasse par unité de surface s'est élevée malgré une chute nette de la densité (voir Tab. II). La masse individuelle moyenne sur le carré de référence était de 0,51 g le 28 juillet 1986.

A partir de la mi-août et jusqu'au début du mois de septembre, on ne rencontre pratiquement plus que des imagos (Tab. I) et la biomasse des Orthop-

tères est maximale. Deux criquets (espèces 1 et 4) pullulent localement et leur densité maximale est de 250 individus/10 m². Celle des autres acridiens s'échelonne de moins de 0,6 à 35 individus/10 m² (Luquet, 1978). Les densités des ensifères varient, d'après nos observations entre des valeurs inférieures à 1 individu/10 m² (espèces 10 et 11) à environ 10 individus/10 m² (espèces 7 et 9). Les imagos des grandes espèces sont plus nombreux qu'en juillet : 57,5 % des Orthoptères dépassent 16 mm de longueur totale. La biomasse atteint son * maximum en août alors que la densité globale reste stable (environ 10 Orthoptères/10 m², voir Tab. II et Fig. 1). La masse individuelle moyenne des Orthoptères est de 0,77 g (prélèvements du 29/8/1986).

TABLEAU II

Evolution de la densité d'Orthoptères au cours d'une même année, d'après des prélèvements exhaustifs effectués sur une même parcelle de 100 m², choisie au hasard.

Une grosse espèce, *Anonconotus alpinus*, présentait fin juin et fin août une densité inhabituellement élevée dans la parcelle de référence. Nous avons complété les prélèvements correspondants par ceux d'autres parcelles, elles aussi choisies au hasard : deux fin juillet et quatre fin août. L'ensemble (entre parenthèses) donne des résultats probablement plus conformes à la réalité moyenne.

Date	Densité n/10 m ²	Biomasse g/10 m ² = kg/ha	Larves (%)	Remarques
1 ^{er} juin 1986	4,4	0,123	100,0	Éclosions en cours.
25 juin 1986	30,5	2,235	100,0	Premières mues imaginale
28 juillet 1986	9,8 (13,2)	4,949 (3,190)	2,0 (0,5)	27,6 % <i>A. alpinus</i> 7,3 % <i>A. alpinus</i>
29 août 1986	9,1 (10,9)	7,046 (4,644)	0,0 (0,9)	74,7 % <i>A. alpinus</i> 22,3 % <i>A. alpinus</i>
30 octobre 1986	0,6	0,330	0,0	Disparition des derniers imagos

Les Orthoptères disparaissent progressivement à partir de la deuxième moitié du mois de septembre jusqu'à devenir très rares à la fin du mois d'octobre où 21 individus seulement furent observés sur 3 ha en 2 jours de recherche.

LES MÉTHODES

Les Orthoptères du terrain d'étude ont été échantillonnés en différentes périodes de leur cycle d'activité entre le début juin (premières éclosions) et la fin octobre (disparition des derniers imagos). L'effort de prospection a été accentué fin août, période d'occurrence maximale des adultes pour la majorité des espèces. Les prélèvements d'Orthoptères ont été effectués vers 12 h GMT et par beau temps, c'est-à-dire au moment où ils étaient en pleine activité. Deux méthodes de prospection ont été utilisées. La première consiste à capturer à la main ou au filet à papillons les Orthoptères rencontrés sur un parcours standard couvrant l'ensemble du terrain d'étude, en éliminant autant que possible toute sélection (Voisin, 1980).

La seconde vise à effectuer un prélèvement total (au filet ou à la main) de la faune de carrés de 100 m² choisis au hasard et délimités à l'avance.

Ces deux méthodes ont été utilisées conjointement pour l'étude de la composition spécifique du peuplement, et la deuxième a été employée seule pour l'estimation de la densité des Orthoptères.

Pour les estimations de biomasse par unité de surface, nous avons utilisé la masse réelle des Orthoptères prélevés. Dans les autres cas, la longueur et la masse des imagos ont été estimées à partir des moyennes correspondant, pour chaque espèce, à chaque sexe (Tab. I). Les larves ont été systématiquement pesées et mesurées individuellement quand elles étaient rares dans les échantillons (juillet-août) ou pesées par classes de taille quand elles étaient plus nombreuses (juin).

La période située entre le début d'avril et la fin du mois d'octobre a été couverte entre 1971 et 1989 par 34 séjours de courte durée (en moyenne 5 jours), totalisant 174 journées de présence sur le terrain d'étude.

En tout 419 observations de vipères ont été réalisées entre 1971 et 1989, de nombreux individus ayant, bien sûr, été capturés plusieurs fois.

Les vipères sont mesurées de la pointe du museau à l'extrémité de la queue, puis pesées après régurgitation du contenu stomacal et évacuation des fèces. Les œufs sont bien perceptibles par massage sitôt leur descente dans l'oviducte : nous pouvons ainsi vérifier la date d'ovulation et déterminer, à partir de cette date, le statut reproducteur des femelles.

Nous considérons comme adultes les mâles qui préparent ou qui ont effectué une mue vernale précoce. Le passage à la maturité sexuelle se traduit en effet, chez les mâles des espèces à spermiogénèse vernale, par la précocité de la première mue (Saint Girons, 1980b). La longueur totale des mâles adultes est supérieure ou égale à 31 cm (si l'on excepte un petit adulte de 29 cm). Les femelles considérées comme adultes sont celles dont la longueur totale est au moins égale à celle de la plus petite femelle s'étant révélée reproductrice (35 cm en mai).

La présence (ou l'absence) de proies dans l'estomac est perçue sans aucune ambiguïté à la palpation et a été notée systématiquement durant plusieurs séjours (339 données).

L'étude du régime alimentaire repose principalement sur l'analyse de 104 contenus stomacaux et 89 fèces recueillis par massage *in vivo*, sans conséquences ultérieures pour les vipères, entre le 24 juin et le 21 septembre. Ces données furent récoltées en 1977, en 1979 et tous les ans de 1981 à 1988. Nous avons aussi examiné les fèces d'un mâle capturé le 29 avril 1979. Les contenus stomacaux ont été pesés sitôt régurgités. Les contenus stomacaux et les fèces ont été analysés sous loupe binoculaire. L'appartenance taxinomique des proies identifiées a été déterminée jusqu'au niveau spécifique. Il n'a pas été tenu compte des débris indéterminés d'Orthoptères.

Nous avons calculé la fréquence relative de chaque espèce consommée, exprimée en pourcentage du nombre total de proies identifiées, ainsi que son degré de présence (Lescure, 1971). Le régime alimentaire a aussi été analysé en termes de biomasse relative, exprimée pour chaque catégorie consommée en pourcentage de la biomasse estimée de l'ensemble des proies identifiées. Pour cela, les masses des Orthoptères adultes ont été estimées en tenant compte de l'espèce et du sexe, à partir des données du tableau I. Quand le sexe de l'imago identifié était inconnu, nous avons assimilé sa masse à la moyenne des masses moyennes obtenues pour chacun des deux sexes. La masse des rares larves identifiées (toutes au dernier stade) a été estimée égale à celles des imagos de leur espèce. Les masses de

l'araignée et du lézard consommés (Tab. III) ont été estimées à partir des pesées de deux gros adultes capturés sur le terrain d'étude, une femelle *Philaeus chrysops*, et un mâle *Podarcis muralis*.

Les Orthoptères identifiés ont été mesurés de l'apex aux valves anales, quand ils étaient ingérés de fraîche date et encore entiers (n = 87). La taille des Orthoptères non mesurables a été estimée à partir des données du tableau I. L'amplitude des spectres de proies a été caractérisée par l'indice de diversité de Simpson (1949) et leurs chevauchements ont été mesurés à l'aide de l'indice de similitude de Schoener (1970). C'est toujours l'écart type (ou déviation standard) qui figure après la moyenne. Les moyennes ont été comparées à l'aide du test de Student (t) ou de l'analyse de variance (test F) et les proportions par le test du Chi carré. Les corrélations ont été établies par la méthode des moindres carrés.

Les termes de « prise alimentaire », « prise de nourriture » ou « repas » correspondent à l'ensemble des proies consommées au cours d'une journée.

CYCLE ANNUEL ET PÉRIODE D'ALIMENTATION DES VIPÈRES (Fig. 1)

ENTREE EN ACTIVITE DES ADULTES

Les mâles sortent d'hivernage vers la mi-avril, sitôt le début de la fonte de la couverture neigeuse. On les rencontre en général isolément, aux heures les plus chaudes de la journée, exposés entièrement au soleil à proximité immédiate de leur

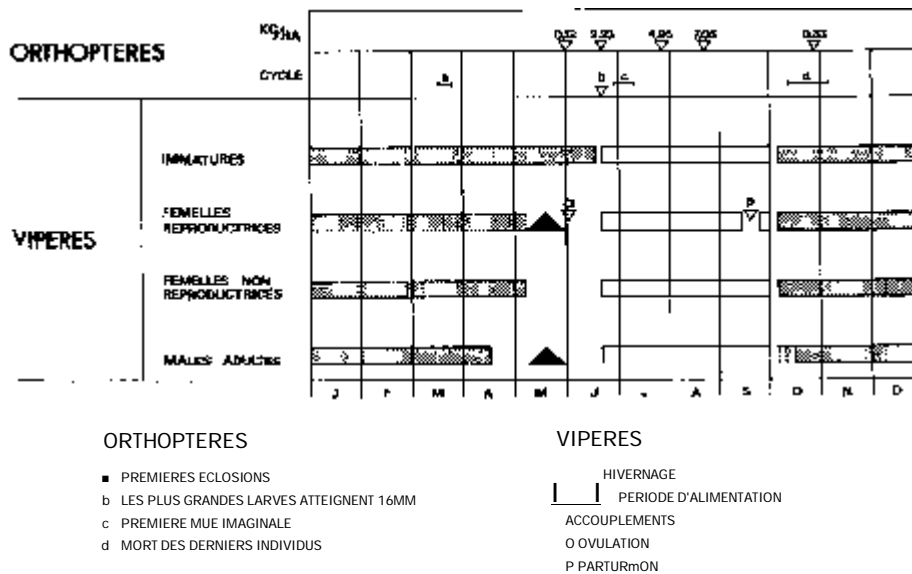


Figure 1. — Cycle annuel d'activité des vipères et de leurs proies.

abri. Leurs yeux sont alors opalescents : la mue est proche. D'abord assez rares, ils sortent de plus en plus nombreux jusqu'à être tous en activité au début du mois de mai.

Nous avons observé les premières femelles en activité aux alentours du 10 mai (8 mai 1986, 10 et 11 mai 1988), alors que nous commençons à noter les premières mues des mâles. L'émergence des femelles est progressive et se termine aux environs de la mi-mai.

REPRODUCTION

La période des accouplements s'étend sur toute la seconde moitié du mois de mai. Les animaux sont alors souvent observés par couples. Les mâles dont la spermiogénèse, vernale chez cette espèce (Saint Girons, 1976), est terminée ont mué pour la plupart : 94,1 % des mâles capturés dans la deuxième moitié de mai (n = 51) ont effectué leur première mue. Les mâles ne courtisent les femelles qu'après avoir mué.

L'ovulation intervient dans les premiers jours de juin et les parturitions entre le 12 et le 28 septembre, en moyenne le 18 + 4 jours (n = 21). Durant la période de gestation, les femelles reproductrices représentent 69,3 % (88/127) des femelles adultes observées. Cette proportion et les résultats des captures-recaptures à long terme montrent que le cycle sexuel des femelles est le plus souvent biennal.

CYCLE DES MUES

Les mâles adultes muent trois fois par an. Leur première mue est précoce et pré-nuptiale comme celle des autres vipères européennes à spermiogénèse vernale (Saint Girons, 1980b) ; elle intervient vers la mi-mai (voir plus haut). Leurs autres mues coïncident grosso-modo avec celles des femelles qui, elles, ne muent que deux fois par an, fin juin-début juillet et fin août-début septembre.

Les femelles non reproductrices semblent effectuer leur dernière mue un peu plus tardivement que les reproductrices qui, dans tous les cas, muent avant la mise bas.

Les immatures des deux sexes muent vraisemblablement au moins trois fois entre la fin juin et la fin septembre.

ENTRÉE EN ACTIVITÉ DES IMMATURES

De la mi-avril à la mi-juin, les adultes représentent 98,3 % des animaux capturés (116/118). Brutalement, fin juin, nous assistons à l'entrée en activité des immatures dont l'abondance relative, dans l'ensemble des animaux capturés passe de 1,7 % (2/118) pour la période du 18 avril au 11 juin à 27,6 % (61/221) pour celle du 22 juin au 22 septembre, la différence étant très significative (test du Chi carré, $p < 0,001$).

Chez la Vipère d'Orsini, l'émergence des premiers immatures (fin juin) intervient donc plus d'un mois après celle des dernières femelles adultes (mi-mai).

La période annuelle d'activité des immatures s'étend sur environ 5 et 6 mois respectivement chez les femelles et les mâles adultes.

LA PÉRIODE D'ALIMENTATION

Aucune des vipères capturées entre le 18 avril et le 11 juin ne s'était nourrie récemment (0/118).

Dans la période suivante (22 juin-22 septembre), la proportion de vipères présentant des proies dans l'estomac passe, suivant les quinzaines de 20 % à la fin juin à 85,2 % au début de septembre, la moyenne générale pour l'ensemble de la période considérée étant de 55,7 % (123/221).

La période d'alimentation commence fin juin-début juillet pour toutes les vipères, quel que soit leur âge ou leur sexe. Elle commence très peu de temps après l'entrée en activité des immatures, environ trois semaines après le début de la gestation et plus de deux mois après les premières sorties de mâles.

La période d'alimentation n'est interrompue, pour les femelles gestantes, qu'au moment de la parturition. Les vipères en cours de mue continuent à se nourrir, 29,9 % d'entre elles (n = 67) ont quelque chose dans l'estomac, mais elles se nourrissent moins souvent que celles qui ont mué récemment, pour lesquelles ce rapport est de 75 % (n = 96), la différence étant très significative ($p < 0,001$).

LE DÉBUT DE LA PÉRIODE DE LATENCE HIVERNALE

La dernière vipère vue en activité était une femelle subadulte observée le 25 septembre, l'estomac plein. L'entrée en hivernage s'effectue probablement pendant le mois d'octobre mais nous possédons très peu de données permettant de préciser cette phase du cycle annuel.

En octobre, le mauvais temps survient assez brusquement et pour plusieurs jours, à des dates variables suivant les années. Toutes les vipères disparaissent alors, mais on peut en revoir éventuellement lors de courtes périodes ensoleillées ultérieures. Comme chez les autres vipères européennes, les mâles adultes disparaissent probablement les derniers.

RÉGIME ALIMENTAIRE

ESPÈCES CONSOMMÉES (Tab. III)

Au Ventoux, la Vipère d'Orsini se nourrit pour l'essentiel d'Orthoptères : sur 626 proies identifiées, 624 (99,7 %) appartiennent à ce groupe qui représente environ 98,6 % de la biomasse ingérée.

La prédation s'exerce principalement sur 4 espèces qui forment ensemble 87,6 % du nombre total des proies identifiées et 79,4 % de la biomasse ingérée :

deux espèces volantes, l'espèce 4 (degré de présence de 61,2%) et l'espèce 7 (DP = 26,5 %) et deux espèces à élytres très courts, l'espèce 8 (DP = 41,5 %) et l'espèce 9 (DP = 44,2 %).

A ces quatre espèces principalement consommées, on peut en ajouter 2 autres, très massives (n° 10 et 11), qui, si elles n'ont qu'une importance modérée dans le régime alimentaire en termes de fréquence relative (8 %), y jouent un rôle non négligeable en termes de biomasse (17 %).

TABLEAU m

Composition taxinomique du régime alimentaire de Vipera ursinii au Mont Serein.

A. Régime alimentaire global, d'après l'examen de 90 fèces et 104 contenus stomacaux (147 vipères). B. Régime alimentaire pour le seul mois d'août (à comparer avec la disponibilité en août, colonne de droite du tableau I).

n : Nombre de proies identifiées.

Fr % : Fréquence relative en pourcentage du nombre total de proies identifiées.

DP : Degré de présence (pour 100 vipères).

M % : Biomasse relative, en pourcentage de la biomasse totale estimée.

Proies	Code	Fr %	A (n = 626)		B (n = 150)	
			DP	M %	F %	F %
ORTHOPTÈRES	<i>Mynochotettix maculatus</i>	1	0,2	0,7	0,03	
	<i>Chorthippus biguttatus</i>	2	0,5	2,0	0,2	1,3
	<i>Stenobothrus lineatus</i>	3	1,3	4,1	0,7	
	<i>Stauroderus scalaris</i>	4	38,3	61,2	19,3	22,0
	<i>Stenobothrus grammicus</i>	5	1,9	5,4	1,2	4,0
	<i>Oedipoda germanica</i>	6	0,2	0,7	0,1	
	<i>Platycleis albopunctata</i>	7	11,0	26,5	10,2	14,0
	<i>Podisma pedestris</i>	8	19,0	41,5	20,5	20,7
	<i>Anoncoerus alpinus</i>	9	19,3	44,2	29,4	24,0
	<i>Pholidoptera chabrieri</i>	10	5,8	15,0	9,6	10,0
	<i>Ephippiger ephippiger</i>	11	2,2	8,2	7,4	4,0
Total Orthoptères			99,7	98,6	100	
ARAIGNÉES	<i>Philaeus chrysops</i>		0,2	0,7	0,1	
LÉZARDS	<i>Podarcis muralis</i>		0,2	0,7	1,3	

Les restes du seul lézard identifié (*Podarcis muralis*) ont été trouvés dans les fèces d'un mâle adulte capturé le 29 avril et qui n'avait pas encore effectué sa mue pré-nuptiale. Ce lézard avait donc très certainement été ingéré avant l'entrée en hivernage. Même en biomasse relative, les lézards comptent peu dans le régime alimentaire: 1,3 %. Notons que nous avons, sur le terrain d'étude, constaté la consommation de *P. muralis* par *Vipera aspis* (juvénile) et par *Coronella austriaca*, deux espèces rares dans les pâturages (7 *V. aspis* et 8 *C. austriaca* observés entre 1971 et 1989).

La seule araignée identifiée parmi les proies consommées appartient à l'espèce *Philaeus chrysops*.

Les micromammifères ne prennent, au Ventoux, aucune part au régime alimentaire de l'espèce, malgré leur présence régulière sur le terrain. Les proies autres que les Orthoptères ne jouent qu'un rôle anecdotique dans le régime alimentaire étudié ici. Nous négligerons donc la consommation d'araignées et de lézards dans la suite de ce travail.

VARIATIONS DU RÉGIME ALIMENTAIRE AU COURS DE LA PÉRIODE D'ALIMENTATION

Au Début de la saison d'alimentation (juin-juillet), deux espèces (n° 4 et 8) sont principalement consommées par, respectivement, 79,2 % et 45,8 % des vipères. Ces deux espèces représentent alors à elles seules 88,7 % de l'ensemble des proies et 80,1 % de la biomasse consommée (Fig. 2).

Durant la période suivante (juillet-août), une troisième espèce (esp. 9) commence à jouer, dans le régime alimentaire, un rôle important au côté des deux espèces précédemment citées. Ces 3 espèces représentent ensemble 87,3 % du régime en fréquence relative et 85,6 % en biomasse relative.

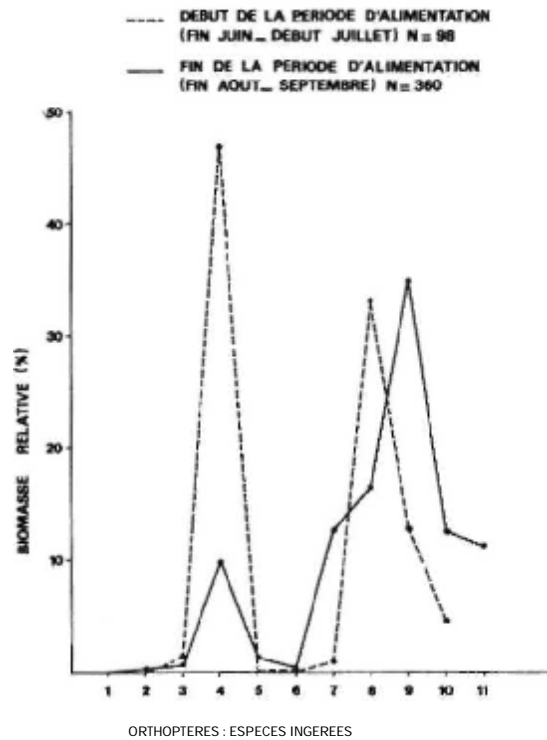


Figure 2. — Biomasse relative consommée (en pourcentage de la masse totale ingérée) en début et fin de période d'alimentation.

En août-septembre, l'essentiel de la biomasse ingérée (87,9 %) est formé des 5 espèces les plus massives, parmi lesquelles l'espèce 9 occupe une place prépondérante (35 % de la biomasse). L'espèce 4, plus petite, bien qu'encore largement consommée par 51,1 % des vipères ne représente plus, en biomasse, que 9,9 % du régime (Fig. 2). La prédation s'exerce donc, au fil de la saison, sur un nombre croissant d'espèces. Cette augmentation graduelle de l'amplitude du spectre taxinomique des proies consommées par la Vipère d'Orsini est mesurée par l'indice de diversité de Simpson (1949) qui passe de 1,99 en juin-juillet à 2,69 en juillet-août et à 5,28 en août-septembre. D'autre part, la taille moyenne des proies consommées augmente de façon significative entre le début et la fin de la période d'alimentation ($p < 0,01$), en même temps que la taille moyenne des proies disponibles.

COMPARAISON DES RÉGIMES ALIMENTAIRES DES PETITES ET GRANDES VIPÈRES

Aspect taxinomique

Nous différencierons les petites vipères (P.V.) dont la longueur totale est au plus égale à 30 cm et les grandes vipères (G.V.) dont la taille est au moins égale à 40 cm.

Les amplitudes des régimes alimentaires de ces 2 catégories sont très proches — on a : $IS_{(PV)} = 4,05$ et $IS_{(GV)} = 3,99$ — et les spectres se chevauchent très largement ($C_{jk} = 0,83$).

En revanche le test du Chi carré fait apparaître une différence significative ($p < 0,05$) entre les spectres alimentaires des petites et des grandes vipères. En effet les plus grandes proies peuvent atteindre une taille qui dépasse les possibilités d'ingestion des plus petites vipères et sont donc sous-représentées (ou non représentées) dans leur régime. C'est le cas, notamment, des femelles de l'espèce 8 et des deux sexes de l'espèce 11 (voir Tab. I). Des comportements particuliers de certains Orthoptères peuvent expliquer d'autres différences. L'espèce 7 par exemple, se rencontre fréquemment sous les pierres mobiles où se réfugient non rarement les petites, mais jamais les grandes vipères.

Tailles des Orthoptères consommés

Toutes périodes confondues, il n'y a pas de différence significative entre les spectres de consommation par classes de taille des petites et des grandes vipères (test du Chi carré, $p > 0,05$). En outre, que l'on considère ces deux catégories (test t) ou l'ensemble des vipères rangées en quatre classes de taille (test F), on n'observe aucune différence significative pour ce qui est de la longueur moyenne des Orthoptères ingérés.

En conséquence, il n'existe pas de corrélation significative entre la taille des vipères et la taille des Orthoptères consommés (Fig. 3). Quelle que soit la longueur des vipères, la limite inférieure de taille des proies ingérées se situe entre 16 et 17 mm.

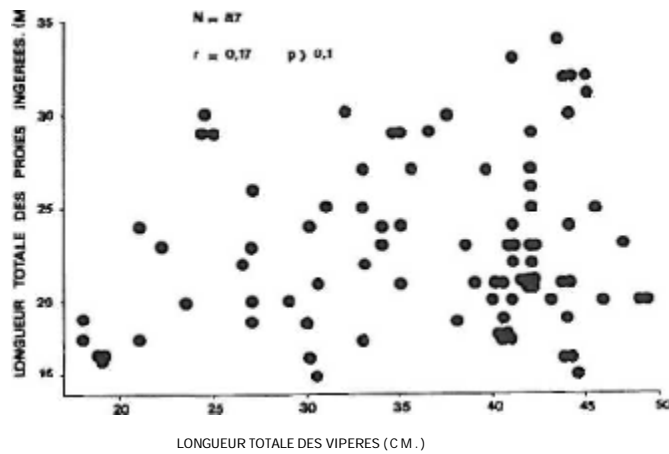


Figure 3. — Relation entre la taille des Orthoptères ingérés et la longueur des vipères (Période du 24 juin au 21 septembre). Il n'est tenu compte ici que des Orthoptères mesurables trouvés dans les contenus stomacaux.

Si nous comparons les structures par classes de taille des Orthoptères consommés par les petites et par les grandes vipères au début et à la fin de la période d'alimentation (Fig. 4), nous constatons que le recouvrement des spectres, presque total en début de la période d'alimentation ($C_{jk} = 0,90$), est encore important en fin de période d'alimentation ($C_{jk} = 0,84$). Pourtant, la taille moyenne des proies consommées est plus élevée en fin qu'en début de période d'alimentation et les plus grands Orthoptères ne sont alors consommés que par les grandes vipères.

COMPARAISON ENTRE LE RÉGIME DES VIPÈRES ET L'ABONDANCE DE LEURS PROIES DANS LE MILIEU

Aspect taxinomique

Au mois d'août, où tous les Orthoptères du terrain d'étude atteignent leur densité maximale, la consommation est globalement fonction de la disponibilité (Tab. I et III). Cependant le chevauchement entre le spectre taxinomique des Orthoptères échantillonnés et celui des Orthoptères ingérés par les vipères est relativement faible ($C_{jk} = 0,51$), même si nous ne tenons pas compte de l'espèce non consommée qui n'atteint pas la taille minimale acceptée.

Les différences entre nos prélèvements et ceux des vipères peuvent tenir à deux causes. L'une est la non-représentativité de nos échantillons : il est certain, par exemple, que les espèces 10 et 11 qui fréquentent essentiellement les profondeurs des touffes de genévriers, sont sous-représentées dans nos prélèvements au filet. L'autre est le choix éventuel des vipères. C'est bien évidemment le cas pour la plus petite espèce, *Myrmeleotettix maculatus*, qui n'est pas consommée en dépit

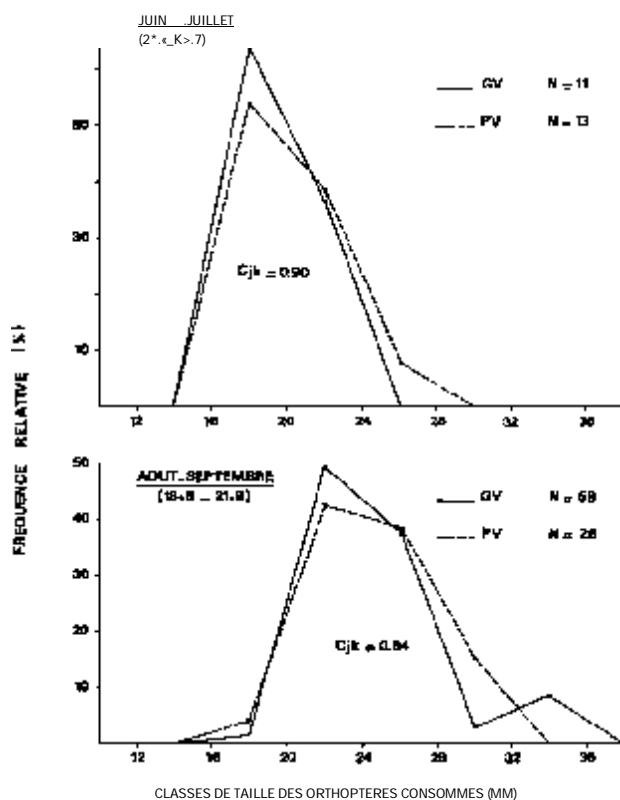


Figure 4. — Comparaison des spectres par classes de taille des Orthoptères consommés par les petites et par les grandes vipères, en juin-juillet et en août-septembre. GV : grandes vipères, LT (cm) > 40.

PV : petites vipères, LT (cm) < 30.

Il n'a pas été tenu compte ici que des proies identifiées dans les estomacs. Quand les Orthoptères n'étaient pas mesurables (52,9 % des cas) leur taille a été estimée. Les nombres, en abscisses, correspondent aux intervalles des classes de taille retenues.

de sa grande abondance sur le terrain. Il est difficile de dire, en revanche, si l'espèce 8 est sous-représentée dans nos échantillons ou si elle fait l'objet d'une préférence de la part des vipères. Notons que nos observations des animaux en captivité montrent que les vipères ont plutôt tendance à saisir le premier Orthoptère à leur portée, si sa taille s'inscrit dans les limites acceptables.

Analyse des structures par taille (Fig. 5)

Quand on compare la structure par classes de taille des Orthoptères échantillonnés sur le terrain à celle des Orthoptères consommés par les vipères, on constate que la longueur totale des Orthoptères consommés est toujours au moins égale à 16 mm, la masse individuelle moyenne des insectes de la plus petite classe de taille consommée (16-20 mm) étant de 0,15 g.

En début de période d'alimentation (fin juin), il existe une discordance flagrante entre la structure par tailles des larves disponibles sur le terrain et celle des larves ingérées ($C_{jk} = 0,16$), les larves appartenant aux classes de taille non consommées (8 espèces) représentant 83,7 % des larves disponibles.

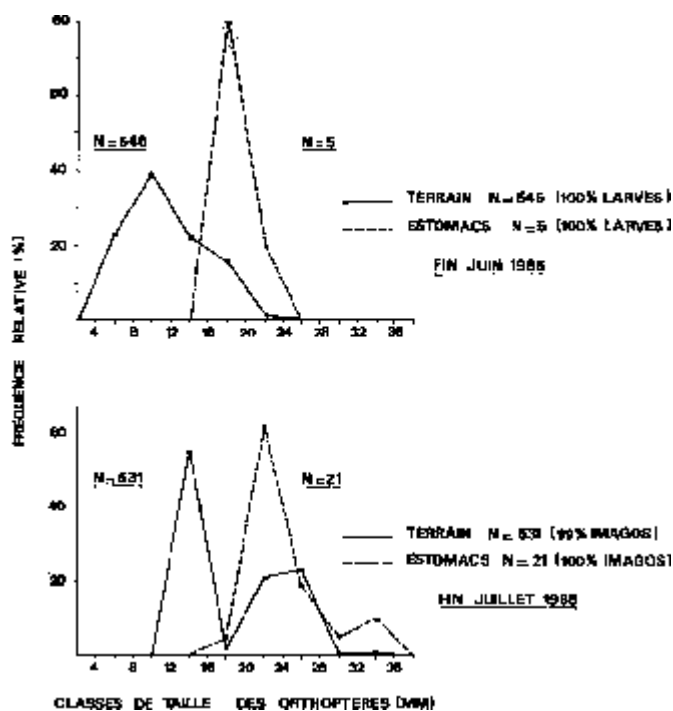


Figure 5. — Comparaison des spectres par classes de taille (longueur totale) des Orthoptères échantillonnés sur le terrain d'étude et de ceux consommés par les vipères.
Orthoptères prélevés : ils ont été mesurés en juin ; en juillet, leur taille a été estimée. Orthoptères consommés : leur taille a été estimée quand ils n'étaient pas mesurables (69,2 % des cas).

Un mois plus tard (fin juillet), la plupart des Orthoptères sont adultes. Ceux de longueur inférieure à 16 mm, qui ne sont pas consommés, ne représentent plus que 54,2 % de la disponibilité. Ils appartiennent, pour 98,8 % d'entre eux à la plus petite espèce (espèce 1). Le spectre par classes de taille des Orthoptères disponibles se rapproche quelque peu de celui des Orthoptères consommés ($C_{jk} = 0,42$). Les Orthoptères les plus grands restent cependant mieux représentés dans les estomacs que dans nos échantillonnages.

FRÉQUENCE DES REPAS, RATIONS ALIMENTAIRES

Les prises de nourriture sont fréquentes et les contenus stomacaux sont petits, aussi bien en valeur absolue qu'en pourcentage de la masse corporelle des vipères (Tab. IV).

On note une évolution de la fréquence des repas au fil de la période d'alimentation. Toutes catégories confondues, les vipères se nourrissent plus souvent en août et au début de septembre (9/08-6/09) qu'en juin-juillet (22/06-29/07), périodes où la proportion de vipères présentant un contenu stomacal est respectivement de 62,8 % (n = 148) et de 46,2 % (n = 52), la différence étant significative (p < 0,05). A la fin de septembre (17-22/09), la proportion d'individus ayant des proies dans l'estomac diminue rapidement (28,6 %, n = 21), la différence par rapport à la période précédente étant très significative (p < 0,001).

TABLEAU IV

Fréquence des prises alimentaires et masse des contenus stomacaux entre le 24 juin et le 6 septembre.

n : Nombre de contenus stomacaux examinés.

A % : Pourcentage d'estomacs contenant les restes d'au moins une proie.

B % : Pourcentage d'estomacs contenant au moins une proie fraîchement ingérée.

	n	A %	B %	Masse des contenus stomacaux						Nombre de proies par estomac					
				Masse absolue, en g				Masse relative en % du poids de la vipère							
				\bar{x}	σ	Mn	Mx	\bar{x}	σ	n	\bar{x}	σ	Mn	Mx	n
Immatures	56	78,6	39,3	0,75 ± 0,43	0,20-2,00	7,2 ± 4,9	35	2,0 ± 0,9	1-4	24					
M adultes	50	72,0	40,0	1,10 ± 0,77	0,13-3,35	4,0 ± 2,6	28	3,0 ± 2,0	1-9	21					
F reproductrices	65	38,5	20,0	1,10 ± 1,05	0,28-4,40	3,0* ± 2,4	16	2,9 ± 1,4	1-5	12					
F non reproductrices	29	41,4	20,7	1,50 ± 0,83	0,47-3,35	3,7 ± 2,3	12	2,3 ± 1,3	1-4	10					

* Dans ce cas, la masse relative moyenne du contenu stomacal est exprimée en pourcentage de la masse corporelle théorique de la femelle reproductrice après la parturition, c'est-à-dire en moyenne 66,4 % de la masse de la femelle gestante.

Il existe aussi des différences selon les catégories de vipères : pour l'ensemble de la période d'alimentation, la proportion d'estomacs contenant des restes de proie(s) est plus importante chez les immatures et les mâles que chez les femelles adultes, qu'elles soient ou non reproductrices, la différence étant très significative (p < 0,001, Tab. IV). La proportion des estomacs contenant des proies fraîchement ingérées atteint 40 % chez les immatures et les mâles adultes contre 20 % environ chez les femelles, ce qui correspond approximativement à un « repas » (composé de une ou plusieurs proies) tous les deux jours en moyenne pour les premiers, tous les quatre jours pour les secondes.

La masse relative du contenu stomacal est significativement plus élevée chez les immatures que chez les adultes (p < 0,01). En revanche, il n'existe pas de différence significative de ce point de vue entre les mâles et les femelles adultes, qu'elles soient reproductrices ou non.

On ne note, d'autre part, aucune évolution significative, quelle que soit la catégorie de vipères considérée, de la masse relative du contenu stomacal au cours de la période d'alimentation.

Le nombre de proies identifiées par estomac varie beaucoup d'un individu à l'autre : de 1 à 4 chez les immatures, de 1 à 5 chez les femelles adultes et de 1 à 9

chez les mâles adultes. En moyenne, le nombre de proies identifiées par estomac est plus faible chez les immatures que chez les mâles adultes ou les femelles reproductrices, les différences étant significatives ($p < 0,05$). Les femelles adultes non reproductrices se situent, de ce point de vue, en position intermédiaire et ne diffèrent significativement d'aucune autre catégorie (Tab. IV).

DISCUSSION

Au Ventoux, le milieu est fondamentalement une pelouse à genévriers de l'étage montagnard, comme c'est le cas pour la presque totalité des populations de la sous-espèce étudiée ici (*Vipera ursinii ursinii*).

Les pelouses du Mont Serein, installées sur un sol particulièrement riche en terre fine sont, pour plus de 60 % de la surface, mésophiles, de recouvrement total et très riches en graminées. Ces caractéristiques favorisent les très fortes densités d'Orthoptères et tous les résultats de cette étude ne peuvent donc être étendus à l'ensemble des populations de la sous-espèce, qui occupent souvent des pelouses xérophiles plus ou moins dégradées.

En revanche, les cycles d'abondance et de croissance des Orthoptères décrits au Mont Serein sont probablement caractéristiques de l'étage montagnard des reliefs de la région méditerranéenne et restent valables pour les autres populations.

RÉGIME ALIMENTAIRE

Le régime alimentaire de *V. u. ursinii* apparaît, au Mont Serein, composé principalement d'Orthoptères, les autres proies (lézards et araignées) n'y jouant qu'un rôle très secondaire.

Il est curieux de constater que les petits mammifères ne figurent pas au régime alimentaire des vipères malgré leur présence régulière sur le terrain, alors que les jeunes micromammifères sont aisément acceptés en captivité (Kopstein, 1914; Kramer, 1961 ; Saint Girons, 1980a et *obs. pers.*). La faible représentation de *P. muralis* dans le régime est tout aussi étonnante. Certes, cette espèce ne s'éloigne guère des affleurements rocheux et sa biomasse dans les pâturages est à l'évidence très inférieure à celle de la Vipère d'Orsini, mais sa disponibilité est toutefois très supérieure à sa représentation dans le régime.

Les araignées, très faiblement représentées dans le régime alimentaire de la sous-espèce au Mont Serein peuvent, dans d'autres populations, être plus régulièrement consommées : sur 64 proies identifiées dans les excréments d'individus adultes capturés en août dans la montagne de Cheiron (Alpes-Maritimes, France), nous avons compté 2 araignées (*Lycosa narbonensis*) pour 62 Orthoptères, soit 3,13 %. La consommation d'araignées a aussi été notée en Italie par Lanza (1958) et Agrimi et Luiselli (sous presse), qui signalent pour les Opilions des fréquences relatives de 3,2 % chez les grandes vipères (LT > 28 cm) et de 14,3 % chez les jeunes (LT < 28 cm).

Cette spécialisation du régime alimentaire, dans un milieu particulièrement riche en Orthoptères est en accord avec la théorie de *Y optimal foraging* qui prévoit que lorsque les proies abondent, les prédateurs ont tendance à réduire la diversité

de leur régime : ils se spécialisent alors dans la consommation des proies particulièrement communes ou « rentables » (Schoener, 1971).

En ce qui concerne la prépondérance des Orthoptères dans le régime de *V. u. ursinii*, nos résultats confirment les observations faites au Mont Serein par Dreux et Saint Girons (1951) qui n'avaient identifié que des Orthoptères dans les fèces de 4 vipères capturées en août. Veith (cité par Kramer, 1961) avait obtenu le même résultat à partir de l'analyse des contenus stomacaux de « plus de 100 » vipères d'Orsini d'origine yougoslave. •

Mais le régime alimentaire de la sous-espèce peut être parfois beaucoup plus diversifié. Une étude menée dans les Abruzzes (Agrimi et Luiselli, sous presse) a mis en évidence un régime où les Vertébrés tétrapodes (micromammifères, lézards et oiseaux) représentent en biomasse plus de 54 % du régime des grands individus, le reste étant représenté par des Arthropodes (essentiellement des Orthoptères, mais aussi des Coléoptères et des araignées). Chez les plus jeunes, par contre, on retrouve en Italie un régime alimentaire beaucoup plus spécialisé, fondamentalement formé d'Arthropodes (surtout des Orthoptères) et de rares jeunes lézards.

Quelques auteurs ont étudié le régime alimentaire d'autres sous-espèces. Kramer (1961) estime que le régime de *V. u. rakosiensis*, sous-espèce des plaines danubiennes, est principalement constitué d'Orthoptères et de lézards, la consommation de petits mammifères n'étant qu'occasionnelle.

Pour *V. u. renardi*, des steppes du sud de P.U.R.S.S., tous les auteurs signalent essentiellement des Orthoptères et des Vertébrés tétrapodes (principalement lézards, micromammifères et oiseaux), en proportions variables selon les disponibilités.

C'est ainsi que pour Nikolsky (1916), la Vipère des steppes se nourrit principalement de micromammifères, seuls les petits individus mangeant des Orthoptères et des lézards, tandis que pour Terentiev et Tchernov (1949) elle consomme surtout des Orthoptères, plus rarement des lézards et des petits mammifères. Deux études locales plus détaillées ne sont pas moins contradictoires. D'après Krassaweff (1943), le régime de *V. u. renardi*, dans les steppes du Caucase septentrional est très éclectique : l'essentiel de la biomasse consommée est formé de petits mammifères, Microtinae et Cricetinae (84,6 %) et de petits lézards, *Lacerta agilis* et *Eremias arguta* (10,5 %). Les Orthoptères représentent 68,6 % du nombre des proies ingérées, mais seulement 2 % de leur biomasse. Cet auteur signale aussi la consommation occasionnelle de jeunes oiseaux, d'amphibiens (*Pelobates fuscus*) et de Coléoptères (*Blaps* sp.). En revanche, dans le Kazakstan, le régime alimentaire de la Vipère des steppes est composé pour 98 % d'Orthoptères (surtout *Calliptamus barbans*) et pour 2 % du lézard *Eremias arguta* (Makeyev, 1964). Dans un travail en russe dont nous ne connaissons que le résumé, Fomina (1965) rapporte que *V. u. renardi* se nourrit principalement de petits lézards du genre *Eremias* et à un moindre degré, d'Orthoptères et de micromammifères. Enfin les vipères adultes de l'île d'Orlov (sud de l'Ukraine) se nourrissent presque exclusivement de poussins de Laridae, Anatidae et Limicoles en mai-juin (période de nidification) pour revenir, le reste de l'année à un régime plus conforme, formé d'Orthoptères, de petits mammifères (*Microtus arvalis*) et de lézards (*L. agilis*) (Kotenko, 1989).

Chez *V. ursinii*, la prépondérance des Orthoptères en termes de fréquence relative paraît un phénomène constant. Par contre, l'essentiel de la biomasse ingérée peut être fournie, en fonction de la disponibilité des proies et de la taille des vipères, soit par les Orthoptères, soit par les mammifères, ou même peut-être

par les lézards. Il est cependant probable, par exemple, que les nouveau-nés de toutes les sous-espèces se nourrissent exclusivement ou presque d'Orthoptères, tandis que les adultes du plus grand taxon (*V. u. renardi*) atteignent une taille suffisante pour ingérer des micromammifères adultes de différentes espèces. Les femelles reproductrices représentent un cas particulier puisque la réduction de l'espace disponible dans la cavité générale ne leur permet plus d'ingérer de grandes proies. Quelle que soit la sous-espèce considérée, leur régime pendant les deux derniers tiers de la gestation est probablement formé principalement d'Orthoptères.

Le régime des autres vipères d'Europe, et particulièrement de *V. berus*, *V. aspis*, *V. seoanei* et *V. latastei*, a fait l'objet de nombreuses études (voir Bea *et al.*, sous presse pour la bibliographie).

Le spectre des proies potentielles comprend toutes les classes de Vertébrés tétrapodes, mais, d'une façon générale, ces vipères se nourrissent principalement de micromammifères, les lézards jouant un rôle important chez les jeunes individus, alors que les adultes, à l'exception de ceux de la très petite espèce *V. monticola* (Saint Girons, 1973), n'en consomment que peu ou pas. Il existe parfois, au sein d'un même taxon, des différences importantes suivant les populations et, par exemple, les grenouilles rousses, non consommées par *V. berus* en Angleterre (Prestt, 1971), représentent suivant les localités, de 25,9 % à 45,5 % du nombre des proies en Pologne (Pielowski, 1962; Pomianowska-Pilipiuk, 1974). De très rares observations d'Arthropodes concernent très probablement des proies de proies, à l'exception des scolopendres qui semblent assez régulièrement consommés par *V. latastei* (Bea et Brana, 1988) et par *V. ammodytes* (Beshkov, 1977).

Le régime alimentaire des Crotalinae des régions tempérées paraît du même type que celui de la majorité des vipères d'Europe (Klauber, 1956 ; Gloyd et Conant, 1990), à ceci près que l'ophiophagie est moins rare (Fitch, 1960), qu'une espèce aquatique est largement piscivore (Kofron, 1978), ou batrachophage (Clark, 1949), et que certains Invertébrés, insectes ou myriapodes, peuvent faire l'objet d'une consommation saisonnière chez les jeunes et les adultes de certains crotales, notamment du genre *Agkistrodon* (Fitch, 1960). A notre connaissance, aucun Crotalinae des régions tempérées ne se nourrit normalement d'Orthoptères, même les très jeunes individus.

CYCLES ALIMENTAIRES ET CYCLES D'ACTIVITÉ

Les cycles alimentaires ont été étudiés chez plusieurs espèces de vipères européennes, notamment *V. berus*, *V. aspis*, *V. ammodytes* et *V. seoanei* (voir Bea *et al.*, sous presse).

Les femelles et les immatures commencent dans tous les cas à se nourrir après la sortie d'hivernage, dès que les possibilités de thermorégulation permettent la digestion, alors que les mâles ne prennent leur premier repas qu'après la fin des accouplements. La période d'alimentation se poursuit pendant tout l'été pour se terminer au début de l'automne, à une date qui varie en fonction des conditions climatiques et souvent aussi d'un individu à l'autre. Toutefois les adultes jeûnent plus ou moins pendant les jours ou les semaines qui précèdent la mue et les femelles reproductrices ne se nourrissent généralement plus pendant les deux

derniers tiers de la gestation. Ce schéma global est apparemment valable pour l'ensemble des Viperidae des régions tempérées, et même pour tous les serpents vivipares de ces mêmes régions.

Comme nous l'avons vu, la Vipère d'Orsini s'en écarte en ce que ni la mue des adultes, ni la gestation, ne correspondent à des périodes déjeune. D'autre part, la période d'alimentation des immatures est très courte puisqu'en pratique, les Orthoptères de taille adéquate, seule proies possibles des nouveau-nés, n'apparaissent qu'à la fin de juin. A notre connaissance, il s'agit du seul cas connu chez les serpents où la période annuelle de latence des immatures est beaucoup plus longue que celle des adultes. Chez les autres vipères européennes notamment, les jeunes entrent en activité à peu près en même temps que les femelles : quelques jours après chez *Vipera berus* (Viitanen, 1967, Prestt, 1971), quelques jours avant chez *Vipera aspis* (Duguy, 1958).

Dans la plupart des cas chez *V. ursinii*, y compris chez *V. u. ursinii* en Italie (Agrimi et Luiselli, *sous presse*), les adultes des deux sexes ingèrent des Vertébrés tétrapodes au printemps, avant que les Orthoptères n'apparaissent, et fournissent alors l'essentiel ou au moins un large complément de leur alimentation. La Vipère d'Orsini du Mont Ventoux représente, de ce point de vue, un cas un peu particulier, puisque même les adultes se nourrissent exclusivement d'Orthoptères et ne commencent donc à s'alimenter qu'à partir de la fin du mois de juin.

Comme nous l'avons vu, la période d'activité des adultes est beaucoup plus longue que leur période d'alimentation. Ce n'est, en revanche, pas le cas chez les jeunes dont les périodes d'activité et d'alimentation se confondent. Ce phénomène est particulièrement net chez la Vipère d'Orsini où les Orthoptères fournissent, quelles que soient les localités, la plus grande part du régime des immatures qui n'émergent que très tardivement au printemps lorsque ces proies deviennent disponibles.

Le cycle d'alimentation (et le cycle d'activité pour les immatures) de la Vipère d'Orsini au Mont Ventoux incite à penser que les lézards et les petits mammifères ne font réellement pas partie de son régime. Tout se passe comme si le cycle alimentaire de *V. ursinii* au Mont Ventoux était très exactement calqué sur le cycle biologique des seuls Orthoptères. On connaît d'autres exemples de ce type chez les serpents : c'est ainsi que pour des populations insulaires de l'Elapidae australien *Notechis ater*, la période d'alimentation des adultes se limite à la période de reproduction des oiseaux marins dont les poussins forment l'essentiel du régime de ce serpent (Worrel, 1963). Mais les populations continentales de cette espèce, qui disposent de nombreux types de proies, ont des cycles alimentaires tout à fait différents et conformes au schéma classique décrit plus haut. Ce n'est pas le cas de la Vipère d'Orsini au Ventoux qui, elle, dispose d'éventuelles proies de remplacement (petits lézards et micromammifères) qu'elle n'utilise pas dans la nature.

TAILLE DES PROIES

L'anatomie des Viperidae ne leur permet pas de saisir de très petits Arthropodes. On pourrait toutefois s'attendre à ce que la taille minimale des Orthoptères ingérés soit plus faible pour les nouveau-nés que pour les grandes vipères. Or il n'en est rien, et cette taille minimale se situe toujours aux environs de 16-17 mm, au point que le plus petit Orthoptère, *Myrmeleotettix maculatus*,

dont la taille est le plus souvent inférieure à ce minimum, n'est normalement pas ingéré en dépit de sa grande abondance sur le terrain (Tab. I et III). La seule exception concerne une très grande femelle de 18 mm.

Bien entendu, comme chez les autres serpents, les grands adultes consomment de grosses proies qui dépassent largement les possibilités d'ingestion des petits individus. Ces occasions sont toutefois assez rares pour que la taille moyenne des insectes ingérés par les « petites » vipères (18-30 cm) ne diffère pas de façon significative de celle des proies consommées par les « grandes » vipères (40-48 cm).

Chez les autres vipères européennes, les adultes se nourrissent assez fréquemment de mammifères nouveau-nés qui, avec les petits lézards, représentent la base de l'alimentation des très jeunes individus (Prestit, 1971 ; Pomianowska Pilipiuk, 1974 ; Saint Girons, 1980a). La taille minimale des proies ne varie donc pas non plus en fonction de la taille des vipères. Toutefois, la taille moyenne des proies ingérées par les plus petites est, de toute évidence très différente de celle des proies consommées par les adultes, car l'essentiel de l'alimentation de ces derniers est constitué de micromammifères adultes dont la masse corporelle est plusieurs fois supérieure à celle des vipéreaux à la naissance.

Il ressort de diverses études (voir notamment Beavers, 1976; Shine, 1977 ; Mushinsky et Vodopich, 1982 ; Greene, 1984) que, d'une manière assez générale parmi les Colubroidea, la taille minimale des proies est la même chez les jeunes et les adultes (comme chez *V. ursinii*) bien que la taille moyenne des proies ingérées augmente régulièrement avec celle du serpent (ce qui n'est pas le cas de *V. ursinii* au Ventoux). Il peut toutefois exister une corrélation beaucoup plus stricte entre la taille du serpent et celle de ses proies : c'est ce qu'ont observé Plummer et Goy (1984) chez la Couleuvre piscivore *Nerodia rhombifera*. En présence de très nombreuses proies, les grands individus cessent d'ingérer les poissons de faible taille relative.

FRÉQUENCE ET IMPORTANCE DES PRISES ALIMENTAIRES

Dans leur ensemble, les Viperidae sont fondamentalement adaptés à l'ingestion de proies volumineuses. Les besoins énergétiques des serpents étant peu élevés, un petit nombre de proies suffit à les couvrir et, de ce fait, le nombre annuel de repas est faible. Chez de nombreuses vipères européennes se nourrissant de Vertébrés, il existe généralement de 2 à 5 périodes d'alimentation composées chacune d'un petit nombre de repas, parfois d'un seul si la proie est grosse. Une Vipère aspic mâle de 100 g pourra, par exemple, subvenir à ses besoins d'entretien en ingérant 6 rongeurs de 20 g par an (Saint Girons, 1979).

Ce schéma n'est évidemment pas applicable aux serpents insectivores et particulièrement à la Vipère d'Orsini, tout au moins pour les nombreuses populations qui se nourrissent pendant l'été presque exclusivement de proies de petite taille relative. Au Ventoux, d'après la proportion des estomacs contenant des proies fraîchement ingérées (Tab. IV), les prises alimentaires sont très fréquentes. Les contenus stomacaux, très petits ne représentent, chez les adultes, que de 0,9 à 10,2 % de la masse corporelle de l'animal, alors que chez d'autres vipères ils atteignent jusqu'à 75,4 % de cette masse (Nauveau, 1966), les petits repas étant très rares puisque, chez les adultes, les micromammifères nouveau-nés sont avalés par portées entières.

Chez de nombreux serpents vivipares qui font le plus souvent de gros repas, les femelles reproductrices cessent de s'alimenter durant la gestation, le volume disponible dans la cavité générale ne leur permettant pas l'ingestion de leurs proies habituelles (voir Seigel *et al.*, 1987 ; Shine, 1980 ; Bea *et al.*, sous presse). Cela ne se vérifie pas chez *V. ursinii* qui dispose de nombreuses proies de faible volume relatif. Les femelles reproductrices continuent à faire de petits repas d'Orthoptères, même durant les deux derniers tiers de la gestation.

RÉSUMÉ

Au Mont Ventoux, le régime de la Vipère d'Orsini est, pour plus de 99 % constitué d'Orthoptères, insectes très abondants dans le milieu, tandis que les Vertébrés tétrapodes, également présents ne sont pratiquement pas consommés. La sélection des proies ne dépend que de leur taille : les Orthoptères ne sont consommés qu'à partir de 16-17 mm de longueur totale. Cette taille minimale est la même quel que soit l'âge des vipères.

La période d'alimentation, très courte, s'étend de la fin-juin à la fin-septembre pour toutes les vipères, quel que soit leur âge ou leur état sexuel. Les immatures n'entrent en activité qu'au début de la période d'alimentation : leur période annuelle d'activité s'étend sur environ 3,5 mois, contre environ 5 et 6 mois respectivement chez les femelles et les mâles adultes.

Les prises alimentaires sont fréquentes et les contenus stomacaux petits. Les femelles gestantes se nourrissent pendant la gestation.

SUMMARY

The diet of *Vipera ursinii* was studied on the Mont Ventoux (Vaucluse, France) by examination of the contents of the stomach and/or the intestine obtained by massage. This species feeds principally on Orthoptera which represent 99 % of the number of prey identified, and over 98 % of the biomass ingested. These insects are very abundant in the habitat studied : in August there are 4 kg/ha, locally even more. The remainder of the diet is made up of small lizards (*Podarcis muralis*) and spiders (*Philaeus chrysops*). Small mammals are abundant on the sites studied ; they are readily eaten in captivity, but curiously, not by free-living vipers.

The smallest Orthoptera eaten are 16-17 mm in total length, regardless of the size of the snake. Above this minimum size, all Orthoptera are eaten, apparently unselectively. Among species only one is generally not eaten, and this is the smallest, which only rarely exceeds 16 mm in length. The very largest Orthoptera are eaten by only the largest vipers. Such opportunities are rare, and the mean length of the prey eaten by the smallest vipers (Total Length \leq 30 cm) is not significantly different from the value for the largest individuals (T.L. \geq 40 cm). The ranges of prey-sizes consumed by the small and large vipers overlap considerably.

Adult males emerge from their winter quarters around mid-April, as soon as the snow melts ; the females come out in the first half of May.

It is surprising that potential prey which are available, and which are eaten in other circumstances such as small lizards and small mammals, are not consumed on the Mont Ventoux in May/June as they are in other populations of this species.

The vipers of both sexes, whatever their size, do not feed until the second half of June when the largest Orthoptera reach the minimal size required by the vipers. The last meals are made at the end of September. The very short period of feeding is therefore three and a half months for all categories of the population.

The immatures become active very late in the year, which is exceptional among vipers. They emerge at the time when feeding begins, in the second half of June, more than two months after the first adult males, and six weeks after the first females.

Meals are frequent : the vipers feed on average every 2-4 days according to their age and reproductive status. The stomach contents are small, and represent only 3 to 7.2 % of the live weight of the vipers, according to their age and reproductive status. Breeding females continue feeding during the last two thirds of gestation ; during the moults, feeding continues, but at a slower rate.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier H. Saint Girons qui a bien voulu critiquer le manuscrit et P. Duncan qui a assuré la traduction du « Summary ». Nous devons la détermination des Orthoptères à J.F. Voisin. Les autorisations de capture ont été délivrées par la Direction de la Protection de la Nature du Ministère de l'Environnement.

RÉFÉRENCES

- AGRIMI, U. & LUISSELLI, L.M. (in press). — Feeding strategies of the viper *Vipera ursinii ursinii* (Reptilia : Viperidae) in the Apennines. *Herpetol. J.*
- ANTONIOLETTI, R. (1986). — Contribution à l'étude du climat du Mont Ventoux. *INRA, Bioclimatologie STEFCE*. Note 86/10 : 42 pp.
- BARON, J.P. (1980). — Données sur l'écologie de *Vipera ursinii ursinii* au Mont Ventoux. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 14: 26-27.
- BARON, J.P. (1989). — Feeding of *Vipera ursinii ursinii* (Bonaparte, 1835) in the Mont Ventoux (France) : diet and feeding cycle. *Abstracts, First World Congress of Herpetology*, Canterbury-
- BEA, A., BRANA, F. (1988). — Nota sobre la alimentación de *Vipera latastei* Bosca, 1878 (Reptilia, Viperidae). *Munibe (Ciencias Naturales)*, 40: 121-124.
- BEA A., BRANA, F., BARON, J.P. & SAINT GIRONS, H. (sous presse). — Régimes et cycles alimentaires des vipères européennes (Reptilia, Viperidae) : étude comparée. *Ann. Biol.*
- BEAVERS, R.A. (1976). — Food habits of the Western Diamondback Rattlesnake, *Crotalus atrox*, in Texas (Viperidae). *Southwest. Nat.*, 20 : 503-515.
- BESHKOV, V. (1977). — Über die Biologie und Ökologie der Schlangen in Maleschewskigebirge (Südwestbulgarien). III. Nahrung und Fortpflanzung der Sandotter (*Vipera ammodytes meridionalis*, Boulenger). *Ekology*, 4 : 3-11.
- CARPENTIER, C.C. (1952). — Comparative ecology of the Common Garter Snake (*Thamnophis s. sirtalis*), the Ribbon Snake (*Thamnophis s. sauritus*), and Butler's Garter Snake (*Thamnophis butleri*) in mixed populations. *Ecol. Monogr.*, 22 : 236-258.
- CHOPARD, L. (1951). — *Orthoptéroïdes*, in *Faune de France*, Paul Lechevalier, Paris, 56 : 359 p.
- CLARCK, R.F. (1949). — Snakes of the hill parishes of Louisiana. *J. Tenn. Acad. Sci.*, 24: 244-261.

- DREUX, P. & SAINT GIRONS, H. (1951). — Ecologie des vipères : *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.
- FITCH, H.S. (1960). — Autoecology of the Copperhead. *Univ. Kansas Pub. Mus. Nat. Hist.*, 13 : 85-288.
- FITCH, H.S. (1965). — An ecological study of Garter Snake, *Thamnophis sirtalis*. *Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.*, 15 : 493-564.
- FOMINA, M.I. (1965). — Alimentation de la Vipère des steppes au printemps et en été (en russe). *Zool. Zh. SSSR*, 44 : 1100-1103.
- GANS, C. (1975). — Tetrapod limblessness : Evolution and functional corolaries. *Am. Zool.*, 15: 455-467.
- GLOYD, H.K. & CONANT, R. (1990). — Snakes of the *Agkistrodon* complex. *Contribution to Herpetology*, 6, 614 pp.
- GREENE, H.W. (1984). — Feeding behaviour and diet of the Eastern Coral Snake, *Micrurus fulvius*, in *Vertébrale Ecology and Systematics : a tribute to Henry S. Fitch*. *Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Spec. Publ.* 10 : 147-162.
- GREGORY, P.T. (1978). — Feeding habits and diet overlap of three species of garter snakes (*Thamnophis*) on Vancouver island. *Can. J. Zool.*, 56 : 1967-1974.
- GREGORY, P.T. & STEWART, K.W. (1975). — Long distance dispersal and feeding strategy of the Red-sided Garter Snake *Thamnophis sirtalis parietalis* in the interlake of Manitoba, Canada. *Can. J. Zool.*, 53 : 238-245.
- KLAUBER, L.M. (1956). — *Rattlesnakes*. University of California Press, Berkeley.
- KLIMSTRA, W.D. (1959). — Foods of the Raccr *Coluber constrictor*, in southern illinois. *Copeia* : 210-214.
- KOFRON, C.P. (1978). — Foods and habits of aquatic snakes (Reptilia, Serpentes) in a Louisiana swamp. *J. Herpetol.*, 12: 543-554.
- KOPSTEIN, F. (1914). — *Vipera macrops* Mehely, in Freiheit und im Terrarium. *Bl. Aquar. Terr. kunde*, 25 : 589-596.
- KOTENKO, T.I. (1989). — ■ *Vipera ursinii renardi* (Reptilia : Serpentes) in the Ukraine. *Abstracts, First World Congress of Herpetology*, Canterbury.
- KRAMER, E. (1961). — Variation, sexual Dimorphism, Wachstum und Taxinomie von *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) und *Vipera kaznakovi* (Nikolskij, 1909). *Revue Suisse Zool.*, 68 : 627-725.
- KRASSAWZEFF, B.A. (1943). — Zur Biologie der Steppenotter im Nord-Kaukasus. *Zool. Anz.*, 142 : 141-144.
- LANZA, B. (1958). — Notizie su due popolazioni insulari di *Lacer ta muralis* e sulla *Vipera ursinii* in Italia. *Ann. Mus. Civ. St. Nat.*, 70 : 305-322.
- LESCURE, J. (1971). — L'alimentation de *Bufo regularis* (Reuss) et de la Grenouille *Dicroglossus occipitalis* (Günther) au Sénégal. *Bull. I.F.A.N.*, 33, Série A : 446-466.
- LUQUET, G.C. (1978). — *Ecologie des Acridiens du Mont Ventoux (Vaucluse)*. *Observations biogéographiques, phénologiques et éthologiques*. Thèse de Doctorat de 3^e Cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI.
- MAKEYEV, M.V. (1964). — Biologie de la Vipère des steppes sur le plateau du Chu-Ili (en russe). *Zool. Zh. SSSR, Moscou*, 43 : 1726-1727.
- MUSHINSKY, H.R. & VODOPICH, D.S. (1982). — Ontogeny of water snake foraging ecology. *Ecology*, 63: 1624-1629.
- NAULLEAU, G. (1966). — La biologie et le comportement prédateur de *Vipera aspis* au laboratoire et dans la nature. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 99 : 395-524.
- NIKOLSKY, A.M. (1916). — *Fauna of Russia and Adjacent Countries. Reptiles*. Vol. II. *Ophidia*. Petrograd (Israël Program for Scientific Translations, Jérusalem 1964).
- OZOL, M.K. (1941). — Beiträge zur Biologie von *Vipera renardi*. *Arb. Woroschilowsk Pedag. Inst.*, 3, Woroschilowsk.
- PIELOWSKI, Z. (1962). — Untersuchungen über Ökologie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.). *Zool. Jb. Syst.*, 89: 479-500.
- PLUMMER, M.V. (1981). — Habitat utilization, diet and movements of a temperate arboreal snake (*Ophedrys aestivus*). *J. Herpetol.*, 15 : 425-432.

- PLUMMER, M.V. & GOY, J.M. (1984). — Ontogenic dietary shift of water snakes (*Nerodia rhombifer*) in a fish hatchery. *Copeia* : 550-552.
- POMIANOWSKA-PILIPUK, I. (1974). — Energy balance and food requirements of adult vipers *Vipera berus* (L.). *Ekol. pol.*, 22 : 195-221.
- PRESTT, I. (1971). — An ecological study of the Viper *Vipera berus* in southern Britain. *J. Zool. Lond.*, 164:373-418.
- SAINT GIRONS, H. (1973). — Nouvelles données sur la Vipère naine du Haut-Atlas, *Vipera latastei monticola*. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 53 : 111-118.
- SAINT GIRONS, H. (1976). — Les différents types de cycles sexuels des mâles chez les vipères européennes. *C. R. Acad. Sel, Paris*, 282 : 1017-1019.
- SAINT GIRONS, H. (1978). — Morphologie externe comparée et systématique des vipères d'Europe. (Reptilia-Viperidae). *Revue Suisse Zool.*, 85 : 565-595.
- SAINT GIRONS, H. (1979). — Les cycles alimentaires des vipères européennes dans des conditions semi-naturelles. *Ann. Biol. Anim. Biophys.*, 19 : 125-134.
- SAINT GIRONS, H. (1980a). — Modification sélective du régime des vipères (Reptilia-Viperidae) lors de la croissance. *Amphibia-Reptilia*, 1 : 127-136.
- SAINT GIRONS, H. (1980b). — Le cycle des mues chez les vipères européennes. *Bull. Soc. Zool. France*, 105: 551-559.
- SAINT GIRONS, H. (1983). — Régime et rations alimentaires des Serpents. *Bull. Soc. Zool. France*, 108 : 431-437.
- SCHOENER, T.W. (1970). — Size patterns in west indian *Anolis* lizards. II. Corrélations with the size of particular sympatric species. Displacement and convergence. *Amer. Nat.*, 104 : 155-174.
- SCHOENER, T.W. (1971). — Theory of feeding stratégies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 369-404.
- SEIGEL, R.A., HUGGINS, M. & FORD, N.B. (1987). — Réduction in locomotor ability as a cost of reproduction in gravid snakes. *Oecologia (Berlin)*, 73 : 481-485.
- SHINE, R. (1977). — Habitats, diets and sympatry in snakes : a study from Australia. *Can. J. Zool.*, 55: 1118-1128.
- SHINE, R. (1980). — Ecology of the australian Death Adder *Acanthophis antarcticus* Elapidae: évidence for convergence with the Viperidae. *Herpetologica*, 36 : 281-289.
- SIMPSON, E.H. (1949). — Measurement of diversity. *Nature* : 163-688.
- SMITH, C.R. (1982). — Food resource partitioning of fossorial Florida reptiles, in *Herpetologica! Communities*, N.J. Scott, Jr. (éd.). *U.S. Fish Wildl. Serv. Wildl. Res. Rep.*, 13 : 173-178.
- TERENTIEV, P.V. & CHERNOV, S.A. (1949). — *Key to Amphibians and Reptiles*. Moscou (Israël Programm for Scientific Translations, Jérusalem, 1965).
- VIITANEN, P. (1967). — Hibernation and seasonal movements of the Viper, *Vipera berus berus* (L.) in southern Finland. *Ann. Zool. Fenn*, 4: 472-546.
- VOISIN, J.F. (1980). — Réflexions à propos d'une méthode simple d'échantillonnage des peuplements d'Orthoptères en milieu ouvert. *Acrida*, 9 : 159-170.
- WORRELL, E. (1963). — *Reptiles of Australia*. Angus and Robertson, Sydney.