

Différenciation morphologique de quatre populations françaises de *Vipera ursinii ursinii* Bonaparte, 1835 (Reptilia, Viperidae)

Jean-Pierre BARON¹, Régis FERRIERE² & Hubert SAINT GIRONS³

¹ et ² Laboratoire d'Ecologie, CNRS URA 258, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75005 Paris, France.

³ Laboratoire d'Evolution, CNRS URA 258, Université Paris VI, 105 boulevard Raspail, 75006 Paris, France.

The morphological differentiation of four French populations of

***Vipera ursinii ursinii* Bonaparte, 1835.** - The present paper is a comparative analysis of the external morphology of 396 Orsini's Vipers from four small isolated French populations, together with a heterogenous sample from the Apennines (Italy). Our study only deals with scales. It turns out that eleven characters show significant differences between at least two samples. More precisely, the vipers from Mt Ventoux significantly differs from all of the other samples. Nevertheless, the latter four significantly differ from one another by one up to eight characters. There is no clinal variation, and the characters seem to have evolved at random in each population.

According to the ecology of *Vipera ursinii ursinii* and the bioclimatic fluctuations during the twenty last millenia in the South-East of France, we believe that such small populations were isolated in their current residual habitat by the post-glacial spread of forests. They may have experienced successive bottlenecks. All of this would have resulted in a fast differentiation on minor characters probably not related to fitness.

Key-words: Reptilia - Viperidae - *Vipera ursinii* - morphology - France.

INTRODUCTION

Vipera ursinii, la plus primitive des Vipères européennes, est une espèce polytypique et peut-être une super-espèce, répandue des Alpes à l'Asie Centrale. Outre de nombreux caractères morphologiques, elle se différencie de tous les autres représentants du genre par deux caractères écologiques très nets et d'ailleurs probablement liés. D'une part, il s'agit d'une espèce d'espaces découverts, prairies ou steppes - étant cependant entendu que des abris, buissons espacés ou affleurements rocheux, restent nécessaires (KRAMER 1961; VANCEA *et al.* 1985). D'autre part, elle se

Manuscrit accepté pour publication le 05.03.1992.

nourrit au moins en partie d'Orthoptères et ces derniers représentent apparemment les seules proies possibles des nouveaux-nés (BARON 1992; BEA *et al.* 1992).

La taxonomie de *Vipera ursinii* est encore controversée (voir NILSON & ANDREN 1987), mais la plupart des auteurs des révisions récentes (KRAMER 1961; SAINT GIRONS 1978, 1980; DELY & STOHL 1984, 1989) s'accordent à reconnaître quatre ensembles: 1) un groupe morphologiquement primitif habitant surtout les prairies à Genévriers nains des montagnes méditerranéennes, des Alpes du Sud aux Balkans et peut-être à la Turquie méridionale. 2) une sous-espèce assez homogène, *V. a. rakkosiensis*, dans la plaine pannonique, de la Basse-Autriche à la Mer Noire. 3) un groupe mal connu et probablement hétérogène, des steppes d'altitude des hauts plateaux Arméno-Turko-Iraniens, ainsi que des montagnes du Kirghistan et des régions voisines (*V. u. ebneri-eriwanensis*), 4) la forme la plus grande et la plus évoluée, *V. u. renardi*, répandue dans une vaste zone de steppes de plaine, de la Moldavie aux Mts Altaï.

Au sein du premier groupe, celui des petites Vipères des montagnes méditerranéennes, différentes sous-espèces ont été décrites, essentiellement sur des critères géographiques. A la forme type, *V. u. ursinii* d'Italie (Abruzzes), se sont ajoutés *macrops* Méhély, 1911, des Balkans, *wettsteini* Knoepffler et Sochurek, 1955, de France (Mgne de Lure) et *anatolica* Eiselt et Baran, 1970, de Turquie (Emali). KRAMER (1961) et SAINT GIRONS (1978) estiment que les formes de France, d'Italie et des Balkans, fort peu différentes morphologiquement, doivent être rassemblées sous le trinôme *V. u. ursinii*. Mais DELY & STOHL (1989), considèrent que *macrops* reste un taxon subsppécifique valable. Le cas de *anatolica*, connue par trois spécimens seulement, ne peut évidemment être résolu. Plus récemment, NILSON & ANDREN (1988) ont décrit d'après l'étude morphologique de 13 individus, une cinquième sous-espèce, *V. u. graeca*, des Mts Pindos. Les animaux de provenance hétérogène dont disposaient les auteurs de révisions, ne permettaient pas une étude plus fine, par population. Or, plusieurs sous-espèces de *V. ursinii* et en particulier les Vipères des montagnes méditerranéennes, sont réparties en petites populations, ou groupes de populations, largement séparés les uns des autres. En Europe, on les trouve exclusivement dans des formations très ouvertes et surtout les prairies à Genévriers nains, le plus souvent entre 1100 et 2000 m d'altitude, selon la latitude et l'exposition. Un simple coup d'œil sur une carte orographique montre que ces zones d'habitat possible sont très dispersées. En outre, toutes ne sont pas occupées, il s'en faut de beaucoup.

A l'occasion de recherches écologiques (BARON 1992; BARON & FERRIERE, en cours), nous avons eu l'occasion d'examiner de nombreuses Vipères provenant de quatre petites populations bien localisées des Alpes méridionales ce qui, joint à l'étude de quelques spécimens de collection, a permis d'analyser le degré de différenciation morphologique de ces isolats probablement récents. Il s'agit là, à notre avis, d'un préambule indispensable à toute étude réellement sérieuse de la systématique et de l'évolution de la Vipère d'Orsini.

ANIMAUX, MILIEUX ET MÉTHODES

Les Vipères étudiées proviennent de quatre localités des Alpes du Sud françaises (voir la carte, fig. 1). Il s'agit, pour la plupart, d'individus récemment capturés et immédiatement relâchés. Toutefois, nous avons également utilisé 18 spécimens de collection pour la montagne de Lure. A titre de contrôle, ces populations françaises ont

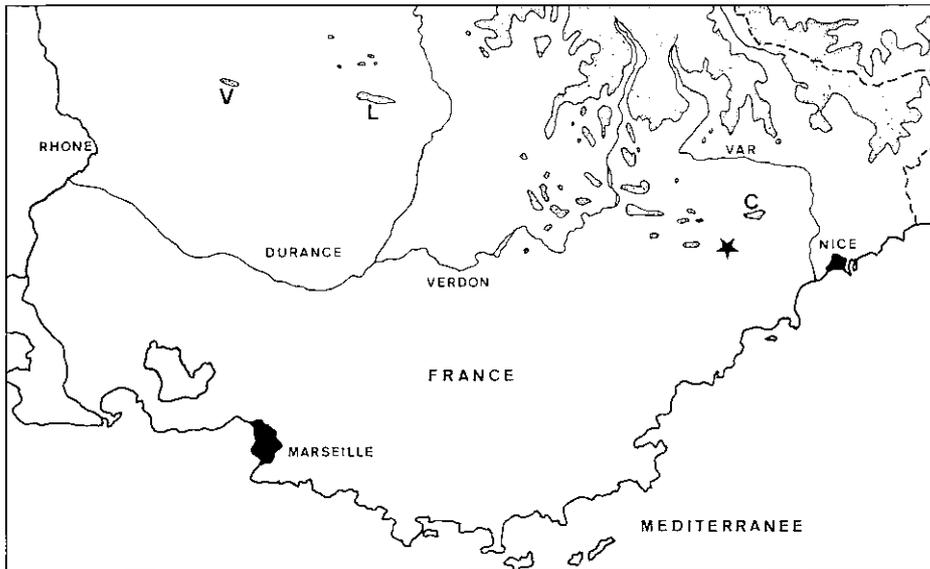


FIG. 1.

Localisation des quatre populations de *V. u. ursinii* étudiées dans le sud-est de la France. V: Mt. Ventoux. L: Montagne de Lure. C: Mt. Cheiron. * : Massif de Caussols. En pointillés, les altitudes supérieures à 1500 m, qui localisent grossièrement les trois premières populations, mais non le massif de Caussols dont l'emplacement est marqué par une étoile. En tirets, la frontière entre la France et l'Italie.

aussi été comparées à un échantillon hétérogène d'Italie (Apenins): 12 spécimens des Mti. Sibilini, 5 du Mt Velino et un du Gran Sasso. A l'exception de quatre exemplaires de nos collections personnelles, toutes ces Vipères, ainsi que celle de Lure, proviennent du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève.

La population du Mt Ventoux occupe, sur un léger ressaut de la face nord, dit Mt. Serein, à une altitude moyenne de 1400 m, une pelouse montagnarde parsemée de Genévriers nains (*Juniperus nana* et *J. hemisphaerica*), plus ou moins entretenue comme pâturage à moutons, mais quelque peu envahie par un peuplement spontané de jeunes Pins sylvestres. La zone habitable par les Vipères s'étend sur environ 100 ha. D'après les données rassemblées au cours de 12 années d'études sur le terrain, la population totale des adultes pourrait être de l'ordre de 500 à 1.000 individus. Le climat est de type méditerranéen montagnard, avec des étés chauds et secs, des hivers froids et des précipitations principalement en automne et au printemps (pour plus de détails sur le biotope, voir BARON 1992). La montagne de Lure, située à une quarantaine de km. à l'est du Ventoux, correspond à un milieu analogue, mais la superficie habitable par les Vipères y est plusieurs dizaines de fois plus grande.

Toutes les autres populations connues de la Vipère d'Orsini sont situées assez loin au sud-est des deux précédentes, au-delà de la vallée de la Durance. Le Mt Cheiron s'étire sur une dizaine de kilomètres d'est en ouest, au nord-ouest de Nice. Sa face nord

est habitée par la Vipère d'Orsini, dès l'altitude de 1100 m et jusqu'au point culminant, à près de 1800 m. Cette amplitude verticale autorise une certaine diversité du peuplement végétal qui reste néanmoins, dans son ensemble, déterminé par une influence méditerranéenne beaucoup plus forte qu'au Mt Ventoux ou sur la montagne de Lure. Ainsi, dans sa partie la plus basse, l'habitat des Vipères est constitué par une lande à Genévriers communs, Buis et (plus rares) Genêts cendrés, parsemée de bosquets de Pins sylvestres. Plus haut, seule la végétation basse subsiste, représentée par la Lavande des Alpes et de multiples graminées. Le climat diffère de celui des stations occidentales par une plus grande sécheresse, bien que les conditions d'enneigement restent comparables. Dans le massif de Caussols, tout proche du Mt Cheiron, la Vipère d'Orsini occupe de vastes étendues typiquement karstiques, pierreuses et plates, creusées de nombreuses dolines, à environ 1300 m d'altitude. Curieusement, la strate arbustive est à peu près absente de la flore qui se trouve réduite à une pelouse (pâturée) à lavande et graminées, rappelant la zone élevée du Mt Cheiron. Les abris nécessaires aux Vipères sont fournis par de nombreux pierriers dont l'origine est, pour beaucoup, anthropique, attestant d'une occupation humaine des lieux et d'une activité pastorale très ancienne (probablement antérieure à 7000 ans). Mais à part les assauts du vent, d'une extrême violence, les caractéristiques climatiques du massif de Caussols sont très voisines de celles du Mt Cheiron.

Le décompte des plaques et écailles a été fait selon la méthode déjà utilisée par l'un d'entre nous (SAINT GIRONS 1978). Précisons que les ventrales sont comptées à partir de la première plaque plus large que longue et ne comprennent pas la plaque anale. Pour les animaux vivants, l'écaillure céphalique a été contrôlée par l'examen des photographies prises à cette occasion.

Les comparaisons ont porté sur les 11 caractères répertoriés dans les tableaux I et II (9 caractères seulement pour l'échantillon des Apennins, où les maies ne sont représentés que par un individu). En ce qui concerne les plaques et écailles du dessus de la tête, nous avons regroupé les internasales et les intersusoculaires, et nous ne donnons pas le détail de leurs subdivisions, pour éviter les redondances. Toutefois, nous traiterons séparément le nombre des loréales et la proportion des contacts entre la préoculaire supérieure et la nasale, bien que ces deux caractères ne soient pas indépendants.

Pour chaque caractère, les comparaisons entre les échantillons ont été faites à l'aide du test *t* de Student pour les données numériques, du test du X^2 pour les caractères qualitatifs. Nous avons aussi calculé le coefficient de différence ($CD = x_1 - x_2 / \sigma_1 + \sigma_2$), critère plus utile en taxonomie à partir d'un seuil de 0,67 (75% des individus de l'échantillon 1 différant de 75% de ceux de l'échantillon 2), mais qui, puisqu'il ne tient pas compte du nombre des données, n'est applicable que lorsque l'effectif du plus petit échantillon approche d'une trentaine.

RÉSULTATS

Les teintes et le patron de coloration, s'ils varient quelque peu d'un individu à l'autre ou selon le sexe, ne diffèrent pas de façon notable entre les populations étudiées ici. Il en est de même de l'aspect général du corps et de la tête, mais non pour les dimensions ou la masse corporelle qui relèvent apparemment de facteurs écologiques et font l'objet d'un autre travail.

TABLEAU I

Caractères de l'écaillure de cinq populations de *Vipera ursinii*

	Ventoux		Lure		Cheiron		Caussole Apennins			
	x	σ	x	σ	x	σ	x	σ	x	σ
	Mn Mx	(N)	Mn Mx	(N)	Mn Mx	(N)	Mn Mx	(N)	Mn Mx	(N)
Ventrales mâles	124,48 ± 2,29	(56)	124,57 ± 2,82	(7)	124,57 ± 3,98	(14)	122,00 ± 2,37	(6)	124	(1)
Ventrales femelles	126,55 ± 2,12	(61)	126,72 ± 3,03	(23)	126,81 ± 2,01	(37)	123,62 ± 5,10	(8)	127,43 ± 2,06	(14)
Souscaudales ♂	32,91 ± 1,69	(53)	31,43 ± 1,62	(7)	29,00 ± 2,98	(8)	30,17 ± 1,17	(6)	32	(1)
Souscaudales ♀	26,05 ± 1,18	(55)	25,05 ± 1,20	(21)	22,74 ± 1,81	(23)	23,37 ± 1,06	(8)	23,20 ± 1,66	(15)
Apicales	1,44 ± 0,53	(244)	1,00 ± 0,00	(37)	1,02 ± 0,14	(53)	1,22 ± 0,40	(60)	1,06 ± 0,24	(18)
Intercanthes + intersusoculaires	16,22 ± 2,67	(205)	10,86 ± 2,19	(37)	11,06 ± 2,30	(53)	12,58 ± 3,20	(60)	10,67 ± 1,91	(18)
Loréales	4,38 ± 0,95	(203)	3,02 ± 1,03	(64)	3,26 ± 1,13	(81)	3,56 ± 0,93	(73)	3,69 ± 0,95	(36)
Périoculaires	8,89 ± 0,69	(185)	8,46 ± 0,75	(65)	8,49 ± 0,65	(82)	8,78 ± 1,18	(73)	8,83 ± 0,70	(36)
Labiales supérieures	7,89 ± 0,40	(166)	8,02 ± 0,13	(63)	7,95 ± 0,37	(86)	8,12 ± 0,37	(73)	8,00 ± 0,34	(36)

TABLEAU II

Autres caractères de l'écaillage de *Vipera ursinii*

	Ventoux		Lure		Cheiron		Caussols		Apennins	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Segmentation des pariétales	E	57 29,1	26 70,3		36 69,2		17 28,3		13 72,2	
	S	100 51,0	10 27,0		15 28,8		42 70,0		5 27,8	
	D	39 19,9	1 2,7		1 1,9		1 1,7		0 0,0	
Contact préoculaire -nasale	Oui	17 8,9	53 79,1		74 85,1		55 93,2		33 97,1	
	Non	173 91,1	14 20,9		13 14,9		4 6,8		1 2,9	

En ce qui concerne l'écaillage, le nombre des rangées d'écaillés dorsales au milieu du corps est toujours de 19. Pour les 11 autres caractères étudiés ici (tableaux I et II), la population du Ventoux diffère de façon significative ($p < 0,01$) de toutes les autres par un plus grand nombre de souscaudales femelles, d'intercanthales + intersusoculaires et de loréales, par la fréquence de deux apicales au lieu d'un et par l'absence très générale de contact entre la préoculaire supérieure et la nasale (tableau III). Pour les autres caractères, elle ne diffère - et souvent de façon moins significative - que d'une à trois des quatre autres populations.

Les échantillons de Lure, Cheiron, Caussols et Apennins sont nettement plus proches les uns des autres. Caussols se différencie des trois autres populations par un plus petit nombre de ventrales femelles, un plus grand nombre d'intercanthales + intersusoculaires et une segmentation plus poussée des pariétales, et Lure par un plus grand nombre de souscaudales femelles. Pour les autres caractères, chaque population diffère de façon significative d'une au moins et souvent de deux des trois autres (tableau III). On voit que, pour les 11 caractères étudiés ici, Lure est proche de Cheiron (un caractère différent seulement), alors que Caussols s'individualise assez nettement (huit et cinq caractères différents avec, respectivement, Lure et Cheiron). En fait, bien que plusieurs différences ne soient pas significatives, il existe dans la population de Caussols une nette tendance à une plus grande segmentation des plaques et écailles de la tête (voir les tableaux I et II). D'après neuf caractères seulement, les Vipères des Apennins diffèrent de celles de Lure par quatre caractères, de celles de Caussols par trois et de celles du Cheiron par deux seulement.

Le calcul de la moyenne du nombre des caractères différant de façon significative entre une population et les quatre autres (en % du nombre des différences possibles), montre que la proportion est de 73,8% pour le Ventoux, 57,1% pour Caussols, 52,4% pour Lure, 41,7% pour les Apennins et 38,1% pour le Cheiron. Comparées entre elles, les quatre dernières populations gardent la même position relative, les chiffres étant, respectivement, de 51,6%, 41,9%, 33,3% et 25,8%.

Parmi les caractères qui diffèrent de façon très significative entre deux populations ($p < 0,001$), le coefficient de différence ne dépasse le seuil de 0,67 que pour la moitié d'entre eux environ (tableau III). Avec ce seuil minimal, seule la population du Ventoux diffère de toutes les autres, et par un caractère seulement: l'absence très générale de contact entre la préoculaire supérieure et la nasale ($CD = 1$ à 1,91).

TABLEAU III

Niveaux de signification des différences entre les cinq populations étudiées et pour 11 caractères de l'écaillage (9 seulement pour les Apennins).

	Ventoux				Lure			Cheiron		Causs.
	Lu.	Ch.	Ca.	Ap.	Ch.	Ca.	Ap.	Ca.	Ap.	Ap.
Ventrales ♂	-	-	+	?	-	-	?	-	?	?
Ventrales ♀	-	-	++	-	-	+	-	++	-	+
Souscaudales ♂	+	+++	+++	?	-	-	?	-	?	?
Souscaudales ♀	++	+++	+++	+++	+++	++	+++	-	-	-
Apicales	+++	+++	++	++	++	++	-	++	-	-
Intercanthes + intersusoculaires	+++	+++	+++	+++	-	++	-	++	-	+
Pariétales	+++	+++	-	+++	-	+++	-	+++	-	+++
Loréales	+++	+++	+++	+++	++	++	-	-	+	-
Contact préoculaire										
-nasale	+++	+++	+++	+++	-	+	+	-	-	-
Périoculaires	+++	+++	-	-	-	+	-	-	+	-
Labiales supérieures	+	-	+++	-	+	-	++	-	-	-
Total différences	" "	" "	" "	" "	" "	" "	" "	" "	" "	" "
significatives	9	8	8	6	1	8	4	5	2	3
Id., en %	82	73	73	67	9	73	44	45	22	33

Lu. = Lure. Ch. = Cheiron. Ca. = Caussols. Ap. = Apennins. -, différence non significative. ?, échantillon trop petit. +, $p < 0.05$. ++, $p < 0.01$. +++, $p < 0,001$. Les résultats en gras indiquent un coefficient de différence supérieur à 0,67.

Sauf peut-être en ce qui concerne le nombre des souscaudales, où Lure est intermédiaire entre le Ventoux et les populations plus orientales, aucun cline géographique n'apparaît dans les variations. Et si certains caractères, comme la coloration et le nombre des rangées d'écaillés dorsales, sont assez stables, les autres semblent varier au hasard d'une population à l'autre, indépendamment de la distance qui les sépare et sans qu'aucun schéma cohérent ne se dessine. Il convient également de remarquer que, même lorsque les moyennes diffèrent de façon très significative, les polygones de variation se recoupent très largement.

En ce qui concerne les Vipères d'Italie, les comparaisons ont aussi porté sur la seule population des Mt Sibillini (12 spécimens), sans modification importante des résultats. Ce qui ne signifie nullement que les différentes populations des Apennins, tout aussi isolées les unes des autres que celles des Alpes méridionales françaises, soient identiques.

DISCUSSION

Les résultats montrent clairement: 1) que les Vipères du Mt Ventoux s'individualisent nettement parmi toutes les autres populations. 2) que ces dernières n'en diffèrent pas moins entre elles de façon significatives par au moins un et jusqu'à huit caractères, les différences étant particulièrement accentuées entre la montagne de Lure et le massif de Caussols, alors que le Mt Cheiron et l'ensemble des Apennins (ou les Mti. Sibillini seuls) se situent généralement en position intermédiaire. En l'absence de variation clinale, tout se passe comme si chacune de ces populations s'était, une fois

isolée, différenciée un peu au hasard et à des vitesses variables. Reste alors à envisager les événements qui ont pu aboutir à cette situation.

Vipera ursinii, sensu lato, est essentiellement un serpent de steppes ou de prairies, inféodé à la présence de populations importantes d'Orthoptères, hôtes de ces milieux. En conséquence, on estime généralement que les populations dispersées des montagnes méditerranéennes représentent une relique glaciaire, plus précisément d'une période sèche et froide contemporaine d'une extension des steppes, et que leur habitat s'est progressivement réduit au cours du post-glaciaire à la suite de l'expansion des forêts. Et si aucune communication n'est actuellement possible entre les populations étudiées ici, tout laisse à penser qu'il n'en était pas de même lors que des formations steppiques couvraient assez uniformément les avant-monts des Alpes méridionales. Il est en tout cas certain que Ventoux et Lure d'une part, Cheiron et Caussols d'autre part, ont subi la même évolution bio-climatique.

Dans cette optique, l'isolement serait assez récent, de l'ordre de 10 à 12000 ans, ce qui est peu pour des variations phénotypiques certes mineures, mais tout de même notables. L'explication pourrait tenir au fait qu'il s'agit de petites populations, occupant des surfaces réduites, et qui ont dû passer, au cours des fluctuations climatiques mineures du post-glaciaire, par des phases successives de régression encore plus accentuée qu'actuellement et de légère expansion. Au Ventoux, par exemple, les pelouses à Genévriers nains du Mt Serein sont en majeure partie d'origine anthropique et il est probable que la population actuelle d'environ 500 à 1000 adultes (BARON & FERRIERE, à paraître) était encore moins nombreuse avant le déboisement et a fortiori lors de la période Atlantique. Ces goulots d'étranglement ont dû être d'autant plus fréquents que la surface habitable était plus petite, ce qui explique assez bien la différenciation plus accentuée de la population du Ventoux, alors qu'elle a certainement subi les mêmes fluctuations bio-climatiques que la population voisine de Lure. Le fait que les caractères de l'écaillage varient, d'une population à l'autre, indépendamment du milieu où vivent celles-ci, suggère fortement que - tout au moins dans la marge de variation relevée ici - ces caractères ne sont pas soumis à une pression de sélection notable.

Le manque de données paléontologiques ne permet pas de retracer avec assurance l'histoire plus ancienne de ces petites Vipères des montagnes méditerranéennes. Qu'il s'agisse (SAINT GIRONS 1980), ou non (NILSON & ANDREN 1987), de la forme la plus primitive de l'ensemble *Vipera ursinii*, sa différenciation n'est pas récente et elle a dû subir à plusieurs reprises les grandes fluctuations climatiques du Quaternaire. Une panmixie retrouvée à chaque épisode steppique expliquerait que les grands ensembles géographiques (France, Italie et Balkans) ne se soient guère différenciés morphologiquement, en tout cas moins que certaines petites populations locales actuelles, comme celle du Ventoux (étudiée ici) et de Grèce (NILSON & ANDREN 1988).

Les études biochimiques sont encore très rares. Dans un abstract récent qui ne permet évidemment pas de discussion, JOGER *et al.* (1991) évoquent les résultats d'électrophorèses sériques et de tests immunologiques sur les albumines sériques. D'après ces auteurs, l'ensemble *ursinii* serait composé de deux super-espèces, la première comprenant *graeca*, *macrops* et des Vipères de Roumanie, la seconde trois lignées (*ursini* + *rakosiensis*, *renardi* + *eriwanensis*, et *anatolica*), soit au total au moins cinq taxons de rang spécifique. Par ailleurs, des électrophorèses de venins ne montrent que de très faibles différences (inférieures au seuil de sécurité de la technique) entre les Vipères du Ventoux, de Cheiron, de Caussols et des Abruzzes, alors que le venin de *V. u. eriwanensis* diffère notablement des précédents (SAINT GIRONS et DETRAIT 1992).

Les données rapportées ici sont trop ponctuelles pour qu'il soit raisonnable d'en tirer des implications taxonomiques dans un groupe aussi difficile et encore mal connu que *V. ursinii*. De nombreux travaux, portant sur des critères variés d'expression des gènes dans de nombreuses populations, restent encore nécessaires avant que nous puissions nous faire une idée raisonnablement exacte de la phylogénie et, partant, de la systématique de ces Vipères. De constantes modifications taxonomiques, basées sur de simples hypothèses, n'y aident en rien et encombrant simplement la nomenclature.

Dans ce travail, nous avons seulement tenté d'évaluer, d'après des critères facilement accessibles et portant sur des échantillons assez nombreux, quel pouvait être le degré de différenciation morphologique de populations isolées depuis 10 à 12000 ans. Les résultats montrent qu'en ce qui concerne l'écaillage ces populations se différencient plus ou moins nettement les unes des autres, les variations des différents caractères étant indépendantes et non liées à la proximité géographique. C'est là une situation que l'on retrouve chez d'autres Vipères des zones montagnardes méditerranéennes, par exemple dans le complexe *Vipera xanthina* au Moyen-Orient (SCHÄTTI *et al* 1991).

RESUME

La morphologie externe de 396 Vipères d'Orsini, provenant de quatre petites populations françaises isolées et d'un lot hétérogène des Apennins, a été étudiée. Parmi les caractères notés 11, provenant de l'écaillage, présentent des différences significatives entre certains au moins des échantillons. Les résultats montrent: 1) que les Vipères du Mt Ventoux se différencient nettement des quatre autres échantillons. 2) que ces derniers n'en diffèrent pas moins les uns des autres de façon significative par au moins un et jusqu'à huit caractères. Il n'existe pas de variation clinale et l'évolution des différents caractères paraît s'être faite au hasard dans chaque population.

Compte tenu de l'écologie de *V. ursinii ursinii* et des fluctuations bioclimatiques des 20 derniers milliers d'années dans le sud-est de la France, les auteurs estiment que ces petites populations ont été isolées dans leur habitat résiduel actuel par l'expansion post-glaciaire des forêts et soumises à plusieurs reprises à des goulots d'étranglement. D'où une différenciation rapide, portant sur des caractères mineurs probablement dépourvus de valeur adaptative.

BIBLIOGRAPHIE

- BARON, J. P. 1992. Régime et cycles alimentaires de la Vipère d'Orsini, *Vipera ursinii ursinii* (Bonaparte, 1835) au Mont Ventoux, France. *Rev. Ecol.* 46: 11-35.
- BEA, A., F. BRANA, J. P. BARON & H. SAINT GIRONS. 1992. Régime et cycles alimentaires des Vipères européennes (Reptilia. Viperidae). Etude comparée. *Ann. Biol.* 31: 25-44.
- DELY, O. G. und G. STOHL. 1984. Weitere Beiträge zur Kenntnis des *Vipera ursinii*-Formenkreises (Viperidae). *Vertebrata Hungarica*, 22: 15-46.
- 1989. Phylogenetische Probleme in dem *Vipera ursinii*-Formenkreis (Serpentes, Viperidae). *Vertebrata hungarica*, 23: 9-20.
- Joger, U., G. Nilson and H.-W. Herrmann. 1991. A revision of the *Vipera ursinii* group (Viperidae). *Abstracts 6th. O. G. M. Societas Europaea Herpetologica, Budapest*, p. 44.

- KRAMER, E. 1961. Variation, Sexualdimorphismus, Wachstum und Taxionomie von *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) und *Vipera kaznakovi* Nikolskij, 1909. *Rev. Suisse Zool.* 68: 627-725.
- NILSON, G. & C. ANDREN. 1987. Morphological and phylogenetical considerations of alpine European and Asiatic *Vipera ursinii* populations. *Proc. 4th. O. G. M. Societas Europaea Herpetologica*, J. J. van Gelder, H. Strijbosch and P. J. M. Bergers ed., pp. 293-296.
- 1988. A new subspecies of the subalpine meadow viper, *Vipera ursinii* (Bonaparte) (Reptilia, Viperidae), from Greece. *Zool. Scripta*, 17: 311-314.
- SAINT GIRONS, H. 1978. Morphologie externe comparée et systématique des Vipères d'Europe (Reptilia, Viperidae). *Rev. Suisse Zool.*, 85: 565-595.
- 1980. Biogéographie et évolution des Vipères européennes. *C. R. Soc. Biogéogr.*, n° 496: 146-172.
- SAINT GIRONS, H. & J. DETRAIT. 1992. Etude électrophorétique des venins de Viperinae du genre *Vipera*: variations des protéinogrammes et implications phylogéniques. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 117 (sous presse).
- SCHATTI, B., I. BARAN & H. SIGG. 1991. Rediscovery of the Bolkar viper: morphological variation and systematic implications on the "*Vipera xanthina-complex*". *Amphibia-Reptilia*, 12: 305-327.
- VANCEA, ST., H. SAINT GIRONS, I. E. FUHN & B. STUGREN. 1985. Systématique et répartition de *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) (Reptilia, Viperidae), en Roumanie. *Bijdr. Dierk. Amsterdam*, 55: 233-241.