

Stratégie démographique de *Vipera ursinii ursinii* au Mont-Ventoux (France)

Life history of Vipera ursinii ursinii at Mont-Ventoux (France)

JEAN-PIERRE BARON, REGIS FERRIERE, JEAN CLOBERT, HUBERT SAINT GIRONS

CNRS URA 258, Institut d'écologie, Université Paris-VI, 7, quai Saint-Bernard, 75252 Paris Cedex 05, France.

RÉSUMÉ

L'étude à long terme d'une population de *Vipera ursinii ursinii*, conduite par marquages-recaptures de 1979 à 1991, a permis de caractériser la stratégie démographique de cette espèce au Mont-Ventoux (France). Les paramètres de croissance, de survie et de reproduction ont été calculés ; l'importance de leur variabilité individuelle, temporelle (d'une année à l'autre) et spatiale (entre 2 sites voisins) a été estimée; les corrélations phénotypiques ont été déterminées. Des variations microgéographiques du taux de croissance et des fluctuations annuelles de la date de mise-bas ont été mises en évidence; elles semblent répondre à des facteurs exogènes: hygrométrie locale et durée d'ensoleillement estival, respectivement. Fécondité (corrigée de la taille maternelle) et masse moyenne par portée d'un nouveau-né varient quant à elles d'une année à l'autre, mais ce sont des réserves corporelles constantes qui sont investies différemment, selon l'année, entre nombre d'œufs et masse d'un jeune, sous l'action possible de facteurs endogènes comme le nombre d'accouplements par femelle. Enfin, la fécondité est moins variable entre individus que chez une même femelle au cours de sa vie, alors que la masse d'un nouveau-né varie davantage d'une portée à l'autre qu'au sein d'une même portée. La masse moyenne d'un jeune subirait donc une pression de sélection plus forte que le nombre d'œufs. Probabilités de survie (dépendantes de l'âge), fréquence de reproduction, masse relative de la portée (dépendante de la taille maternelle) et sex-ratio de la portée sont des caractères fortement canalisés. Une estimation de l'effort de reproduction des femelles est fournie par la masse relative de la portée, qui apparaît étroitement corrélée à l'indice de condition après parturition. L'effort de reproduction augmente avec la taille, mais cette relation pourrait être affectée par la séquence de reproduction (biennale ou annuelle). L'effort de reproduction par jeune est quant à lui indépendant de la taille de la mère et ne diffère pas selon le sexe du vipéreau, même si le sex-ratio d'une portée est biaisé (en faveur des mâles). Les coûts de reproduction en survie ne sont pas détectables: les probabilités de survie chez le subadulte et l'adulte ne sont pas différentes; le taux de survie d'une femelle adulte est indépendant de son état reproducteur; la masse d'un nouveau-né, possible indicateur de sa « qualité » (c'est-à-dire de sa probabilité de survie) n'est pas influencée par l'effort de reproduction maternel. En revanche, la fréquence essentiellement biennale de reproduction des femelles exprime un coût de reproduction en fécondité potentielle. Ce coût semble dépendre de l'effort de reproduction et, pour un même effort, de la taille corporelle. Les mâles adultes semblent eux aussi affectés d'un coût de reproduction (dépenses énergétiques liées à la recherche des femelles) en fécondité potentielle, révélé par la tendance également biennale de leur cycle d'activité. En conclusion, nous suggérons que les caractéristiques très originales de l'alimentation de *Vipera ursinii ursinii* (composition du régime, cycle alimentaire annuel) ont dû exercer une influence majeure sur l'évolution de la stratégie démographique de cette espèce au Mont-Ventoux. A

Mots clés: *Vipera ursinii ursinii*, stratégie démographique, croissance, survie, fécondité, fréquence de reproduction, plasticité phénotypique, corrélations phénotypiques, effort de reproduction, coût de reproduction, réserves corporelles, régime et cycle alimentaires, serpents.

Note présentée par Henri Decamps.

Note remise le 14 septembre 1995, acceptée après révision le 4 décembre 1995.

ABSTRACT

The life history of *Vipera ursinii ursinii* at Mont-Ventoux (France) is documented on the basis of mark-recapture data collected on a long-term field study (1979-1991). Traits under consideration relate to the individual growth, survival and reproduction of the snakes. Demographic variations (*i.e.*, among individuals), temporal variations (across years) and spatial variations (between 2 distinct patches of habitat) in the traits are analyzed, as well as phenotypic correlations. In doing so, we get insights into the phenotypic plasticity of *V. ursinii* and the determinants of reproductive effort in this species. Plasticity is demonstrated in individual growth (spatially variable), parturition date and litter size (temporal variations), and offspring mass (temporal and demographic variations). Spatial variations in individual growth and temporal fluctuations in parturition date might be driven by exogenous factors (local humidity and duration of sunny conditions in summer, respectively). Litter size (corrected for maternal body size) and neonate mass vary across years. Controlling for this time effect, litter size and neonate mass appear to be negatively correlated. We suggest that neonate mass might be subject to endogenous factors, *e.g.* female mating success if sperm competition occurs-with yearly fluctuations in litter size that would result as a by-product of a physiological trade-off with neonate mass. Litter size varies less amongst individuals than throughout a female's lifespan, whereas offspring mass varies more among litters than within a given litter. Finally, survival probabilities (that depend on age), reproductive frequency (dominated by a biennial cycle), relative clutch mass (that usually increases with maternal size) and litter sex ratio seem to be strongly canalized. Reproductive effort is assessed by the relative clutch mass, which tightly correlates with post-partum body condition. Except in one year, relative clutch mass increases with body size. In fact, this relationship might differ among broods that are laid after a non-reproductive year versus those laid on the second of 2 consecutive breeding. Reproductive effort per offspring is independent of maternal size and neonate gender, while litter sex ratio is biased (in favor of males). There is no significant survival cost of reproduction : there is no reduction in survival probability when maturity is reached, neither in males nor in females; the adult female survival rate is independent of the reproductive status; offspring mass, as a possible indicator of juvenile survival, is not influenced by maternal reproductive effort. In contrast, a major cost of reproduction impacts on potential fecundity, through the usual alternation of reproductive and non-reproductive years, although consecutive breeding are feasible. Determinants of reproductive frequency may involve the effect of current reproductive effort on subsequent reproductive status, and that of body size. Finally, males might undergo a similar cost in potential fecundity, as they also seem to alternate years of high and low sexual activity. In conclusion, we discuss the constraint exerted by the peculiar foraging ecology of the Orsini's viper (whose diet is almost entirely insectivorous) upon the evolution of its life history.

Key words: *Vipera ursinii ursinii*, life history, growth, survivorship, fecundity, reproductive frequency, phenotypic plasticity, phenotypic correlations, reproductive effort, cost of reproduction, lipid storage, foraging ecology, snakes.

Abridged version (see p. 67)

Les serpents de la zone tempérée, de par la simplicité de leur cycle de vie et de leurs relations sociales (périodes de reproduction bien définies, pas de soins parentaux) se prêtent aisément à la modélisation démographique [1, 2]. Mais à ce jour, force est de constater que la validation empirique des hypothèses et prédictions de la théorie fait grandement défaut [3, 4]. Des raisons pratiques (longue durée de vie des serpents, mœurs discrètes, faibles densités) expliquent cette lacune. Le calcul des paramètres démographiques et l'estimation de leur variabilité intrapopulationnelle requièrent en effet un suivi à long terme, par captures-marquages-recaptures, d'un échantillon aussi large que possible de la population considérée [5]. Une telle étude a été entreprise depuis 1979 pour la vipère d'Orsini, *Vipera ursinii ursinii* (Bonaparte, 1835), au Mont-Ventoux (France). Le but de cette note est de brosser,

sous une forme aussi concise que possible, le portrait démographique de cette population. Certaines hypothèses clés, relatives à l'évolution des stratégies démographiques chez les serpents, sont réexaminées à la lumière de nos résultats.

Animaux et méthodes

Le cycle annuel de la vipère d'Orsini débute avec la sortie d'hivernage des mâles adultes aux environs de la mi-avril, suivie 2 à 3 semaines plus tard environ par celle des femelles. Les accouplements ont lieu durant la deuxième quinzaine de mai. L'ovulation se produit à l'approche ou au début du mois de juin, et les femelles mettent bas à la fin de l'été [6]. *V. u. ursinii* est une espèce à spermatocyt-

togenèse estivale et spermiogenèse vernale [7]. Cas unique chez les vipéridés, le régime alimentaire de la vipère d'Orsi au Mont-Ventoux est quasi exclusivement insectivore [6, 8]. L'entrée en activité des immatures correspond au début de la saison d'alimentation qui, très courte, s'étend de la mi-juin à la fin septembre pour tous les individus.

Quatre cent soixante-dix-sept captures et recaptures ont été effectuées au cours de 26 courtes missions entre 1979 et 1991. Le terrain d'étude (d'environ 4 ha) se partage en 2 sites adjacents et d'égale superficie, mais d'exposition différente (site A sur flanc nord, plutôt mésophile, et site B sur flanc sud, plus xérophile) et séparés par une large route goudronnée. Les vipères sont repérées à vue. Chaque individu est mesuré (longueur museau-cloaque, LMC), pesé après que son contenu stomacal a été récupéré, reçoit une marque permanente [6] pour être ensuite relâché à son point de capture. Le nombre d'œufs portés par une femelle reproductrice est déterminé par palpation. De 1983 à

1987, 24 femelles gestantes ont été capturées 1 à 2 semaines avant parturition et maintenues en cages individuelles jusqu'à la mise-bas (une détention de si courte durée n'est pas susceptible d'affecter sensiblement les paramètres de la reproduction [9]); les masses immédiatement avant et après parturition sont connues, de même que les caractéristiques des portées dans leur ensemble et, individuellement, des nouveau-nés (mesurés, pesés, sexes, marqués, relâchés avec la mère).

Nous définissons le sex-ratio primaire comme le rapport des nombres de jeunes mâles au nombre total de nouveau-nés d'une portée. La masse relative de la portée (MRP) est estimée par la valeur résiduelle de la régression de la masse de la portée contre la masse maternelle après parturition (et non, sauf indication contraire, par le quotient de ces 2 variables). De même, les indices de condition corporelle (ICC) sont mesurés par les résidus de la régression des masses contre les LMC. L'ICC est un paramètre important dans l'étude du déterminisme de la reproduction d'un serpent, en tant qu'indicateur des réserves corporelles [10, 11]. L'âge a été estimé à partir de la LMC pour les individus suffisamment petits lors de leur première capture. La croissance individuelle a été étudiée en paramétrant la relation entre LMC (l) et âge (x) calculé en mois d'activité alimentaire (3,5 mois par année civile), selon le modèle de Bertalanffy [12] : $l_x = l_\infty [1 - \exp(-kx - a)]$, où l_m désigne la longueur maximale, k (unité: mois⁻¹) mesure la vitesse de croissance, et a reflète l'influence de la taille à la naissance. Le calcul des probabilités de survie et des taux de capture sont basés sur le modèle de Cormack-Jolly-Seber appliqué aux histoires individuelles de captures-recaptures [5, 13]. Ce modèle est rendu opérationnel par le logiciel SURGE [13]. Le calcul des probabilités de transitions entre états reproducteurs a nécessité le recours à des développements statistiques récents et l'utilisation du logiciel MSSURVIV [14] (voir [15] pour un exposé complet des calculs).

Toutes les moyennes sont suivies de l'écart type. Analyses de variance et covariance ont été raffinées par la méthode des « blocs aléatoires » en cas de mesures répétées chez un même individu [16]. L'existence, pour certains paramètres, de variations interannuelles corrélées a été testée par calcul des fonctions d'autocorrélations (FAC). Nous avons utilisé le logiciel SPSS/PC+ pour conduire l'ensemble de ces calculs [17]. Si nécessaire, les données auront subi une

transformation logarithmique pour satisfaire à l'hypothèse de normalité. Seuls, les tests significatifs sont accompagnés des statistiques correspondantes. Le lecteur est invité à se reporter à la référence [15] pour un exposé plus détaillé des analyses.

Résultats

Taille corporelle et croissance individuelle

La LMC moyenne d'un nouveau-né vivant est de 13,64 cm \pm 0,79 (min-max = 10,7-15 cm; $n = 58$). La différence entre sexes n'est pas significative à la naissance. La plus petite femelle reproductrice, mesurée en mai, accusait 31,5 cm de LMC. La LMC maximale d'une femelle est de 43,5 cm. A l'exception d'un individu atypique n'atteignant que 24,5 cm, la plus petite LMC mesurée au printemps chez les mâles ayant effectué une mue pré-nuptiale (donc adultes) était de 26,0cm. Le plus grand mâle mesurait 42,7 cm de LMC.

Au sein de l'échantillon des femelles reproductrices, nous avons mis en évidence une différence significative de LMC selon le site de capture: les femelles gestantes capturées sur le site A sont significativement plus grandes que les femelles gestantes capturées sur le site B ($F_{156} = 13,35$, $p = 0,001$): 38,80 cm \pm 2,80 sur A ($n = 41$), contre 36,52 cm \pm 2,86 sur B ($n = 26$). Cette variation spatiale de la LMC mesurée en été n'apparaît pas chez les femelles non reproductrices et ne semble exister ni chez les mâles adultes, ni chez les immatures. Enfin, quelle que soit la catégorie individuelle envisagée, il n'existe pas de variation significative de la LMC d'une année à l'autre. Les taux de croissance des mâles et des femelles ne diffèrent pas, alors que les femelles habitant le site A ont une vitesse de croissance supérieure à celle des femelles du site B (Fig. 1): $k = 0,070 \pm 0,025$ ($n = 23$) pour les mâles, $k = 0,071 \pm 0,034$ ($n = 10$) pour les femelles du site A, $k = 0,057 \pm 0,025$ ($n = 16$) pour les femelles du site B. La petite taille des échantillons rend impossible l'étude d'une différence de croissance annuelle des femelles selon leur statut reproducteur.

Âge à la maturité, fréquence de reproduction, taux de capture et probabilités de survie

Les recaptures d'individus marqués dans leur première ou deuxième année ont permis d'identifier l'âge à la maturité. En général, les mâles entrent en activité sexuelle dès leur troisième hivernage, mais certains mâles, dont la première mue vernale est tardive, ne s'accouplent pas avant le printemps de leur quatrième année. La plus jeune femelle reproductrice rencontrée était dans sa quatrième année, mais de nombreuses femelles n'atteignent la maturité qu'après leur cinquième hivernage. Une femelle n'a cependant pas effectué sa première reproduction avant d'avoir accompli 6 hivernages.

La probabilité de capture d'une femelle adulte est fortement influencée par son état reproducteur. Une femelle reproductrice est capturée avec une probabilité de 0,638 \pm 0,084, tandis qu'une femelle non reproductrice ne l'est qu'avec une probabilité de 0,240 \pm 0,053. Une femelle adulte alternera le plus souvent (avec une probabilité esli-

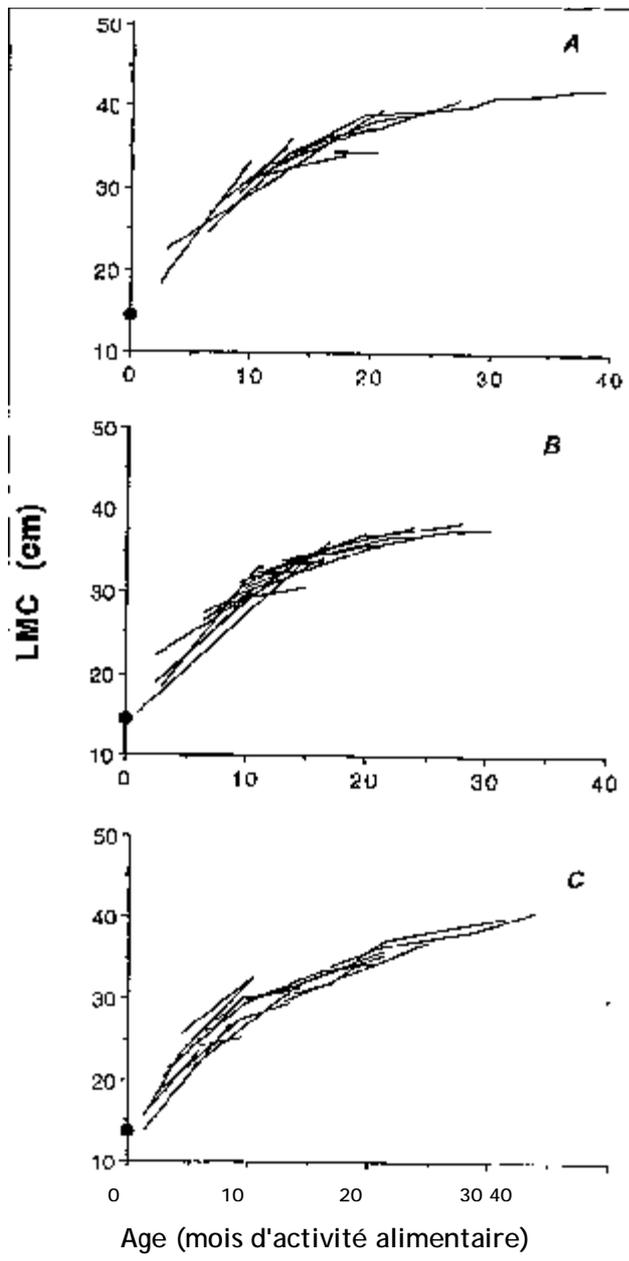


Figure 1. Courbes individuelles de croissance. (A) Femelles du site A. (B) Femelles du site B. Les taux de croissance de Bertalanffy des femelles diffèrent entre les 2 sites: test multivarié, $F_{2,23} = 3,96$, $p = 0,03$. (C) Mâles des 2 sites. Le symbole • indique la LMC moyenne des nouveau-nés.

mée à $0,879 \pm 0,035$) reproduction et non-reproduction. Le rythme de reproduction des femelles est donc essentiellement biennal, mais avec une probabilité non négligeable (0,121) de transitions annuelles ou triennales. Les fréquences de reproduction directement observées sont données par le Tableau I.

La probabilité de survie annuelle des femelles adultes s'élève à $0,707 \pm 0,041$, indépendamment de leur statut reproducteur. La survie des immatures, de 1 à 2 ans, est plus faible ($0,532 \pm 0,079$), mais atteint ensuite un niveau comparable: ainsi les survies des femelles, entre 2-3 ans et

Tableau I

Séquences de statuts reproducteurs individuels, obtenues par capture-recapture de 20 femelles pour lesquelles se sont écoulés de 3 à 10 ans entre la première et la dernière observation. Les séquences qui ont été comptabilisées couvrent 4 années au plus; elles débutent et se terminent par une reproduction. Nous n'avons jamais observé 3 années consécutives de reproduction pour une même femelle

| Statut reproducteur | | | | n | Fréquence de reproduction |
|---------------------|------|------|------|-----|---------------------------|
| an 1 | an 2 | an 3 | an 4 | | |
| R | R | | | * 4 | annuelle |
| R | - | R | | 18 | biennale ? |
| R | NR | R | | 8 | biennale |
| R | - | - | | R 1 | triennale? |

n = nombre de séquences observées. R = année de reproduction ; NR = année de non-reproduction. Le tiret (-) indique une année durant laquelle l'individu n'est pas observé.

3-4ans, sont-elles égales, estimées à $0,755 \pm 0,056$. L'espérance de vie à la maturité est de 3,41 ans pour une femelle. Le nombre moyen de reproductions d'une femelle qui survit jusqu'à la maturité est de 2,03 (voir le détail des calculs dans (15)).

Curieusement, la probabilité annuelle de capture d'un mâle adulte alterne aussi entre 2 valeurs ($0,373 \pm 0,043$ et $0,516 \pm 0,066$). Cependant, la probabilité de survie annuelle des mâles adultes, qui atteint $0,579 \pm 0,047$, ne varie pas d'une année à l'autre et n'est pas statistiquement différente de celle des mâles immatures. Cette dernière est elle-même indépendante de l'âge, égale à la survie des femelles de 1-2 ans ($0,532 \pm 0,079$). L'espérance de vie d'un mâle à la maturité est de 2,38 ans. Fréquence de reproduction, taux de capture et probabilités de survie des mâles et des femelles adultes ne montrent pas de variations spatiales significatives à l'intérieur de la population.

Indice de condition corporelle (ICC)

Chez les femelles reproductrices, le rapport masse/LMC atteint $1,04 \pm 0,05$ ($n = 20$) en mai avant l'ovulation, sans fluctuations annuelles significatives. En septembre, immédiatement après parturition, ce rapport s'abaisse à $0,93 \pm 0,04$ ($n = 25$) et sa variabilité annuelle est alors proche du niveau de signification à 5%: $F_{4,24} = 2,57$, $p = 0,07$. L'analyse de la condition des femelles non reproductrices à la fin de l'été révèle des fluctuations annuelles significatives ($F_{7,26} = 2,57$, $p < 0,05$), que nous retrouvons en mai en considérant l'échantillon composé de toutes les femelles adultes capturées à cette période ($F_{5,31} = 3,47$, $p < 0,05$). Il n'y a pas, d'ailleurs, de différence de condition entre femelles non reproductrices observées au cours de la dernière semaine d'août et femelles reproductrices l'année suivante, avant l'ovulation. Ces observations viennent illustrer un principe général chez les serpents paléarctiques, selon lequel l'amaigrissement est très limité au cours de la latence hivernale [181,

L'ICC des femelles adultes en mai (corrige des variations annuelles) diffère selon le statut, «reproducteur» versus

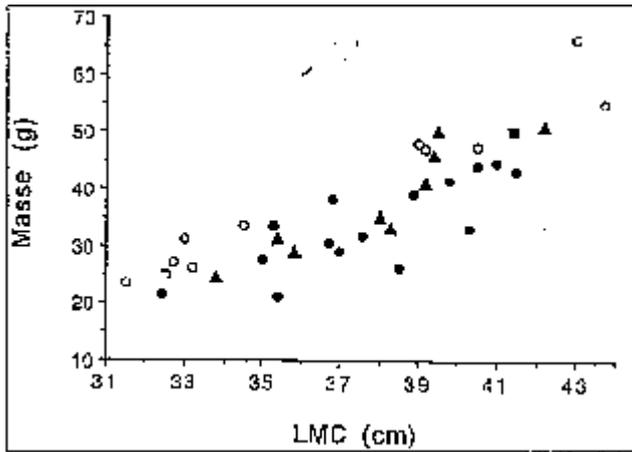


Figure 2. Longueur (LMC) et masse des femelles postparturientes (symboles noirs), et des femelles adultes en mai dont le statut reproducteur a pu être déterminé par réobservation ultérieure (symboles blancs). Cercles noirs : statut indéterminé au cours de l'année suivante. Carré noir: femelle recapturée reproductrice l'année suivante. Triangles noirs: femelles capturées non reproductrices l'année suivante, ou très probablement non reproductrices l'année suivante car gestantes 2 ans plus tard. Cercles blancs: femelles avérées reproductrices. Carré blanc: femelle avérée non reproductrice.

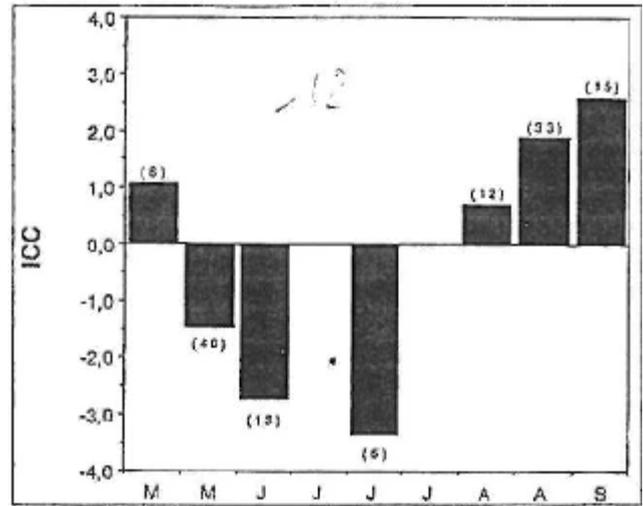


Figure 3. Indice de condition corporelle (ICC) des mâles adultes au cours de l'année. Les colonnes (accompagnées de l'effectif de chaque échantillon) indiquent la moyenne de Y ICC calculée sur chaque quinzaine, depuis le début du mois de mai et jusqu'à la mi-septembre. Un test de Scheffé à 5% montre que les moyennes des ICC sur la deuxième quinzaine de mai et la première quinzaine de juin sont significativement plus faibles que sur la deuxième quinzaine d'août et la première quinzaine de septembre.

« non reproducteur ou indéterminé » ($F_{1,33} = 4,14, p = 0,05$), mais l'interaction statut x taille n'a pas d'effet significatif. Ce résultat suggère l'existence d'un indice de condition minimal au-delà duquel la reproduction est possible. Toutefois, certaines femelles ont, immédiatement après parturition, une condition comparable à celle de femelles capturées en mai et avérées reproductrices, et se révèlent pourtant non reproductrices durant la saison suivante (Fig.2). Il est à noter que l'unique individu (#58) pour lequel nous connaissons les indices de condition lors de 2 épisodes consécutifs de reproduction, présentait un ICC plus élevé à l'issue de la deuxième parturition (LMC = 41,4 et ICC = -0,5, contre LMC = 42,3 et ICC = 3). Quant à l'influence de la taille sur la condition, elle semble inexistante chez les femelles non reproductrices capturées à la fin de l'été, alors que la distribution statistique des indices de condition est plus hétérogène chez les «grandes» (> 38,5cm, n = 12) que chez les «petites» (<38,5cm, n=12) femelles postparturientes (test de Mann-Whitney, $U = 91, p = 0,001$).

L'ICC des mâles adultes, qu'il soit mesuré à la fin de la période des accouplements (derniers jours de mai) ou à la fin de l'été (dernière quinzaine d'août et première semaine de septembre), ne présente pas de fluctuations annuelles significatives. Nos mesures, qui s'échelonnent du début mai à la mi-septembre, montrent que l'ICC chute en début de saison (en lien avec l'activité sexuelle) pour atteindre son minimum peu après le début de la période d'alimentation, dans la première quinzaine de juillet. Les mâles recouvrent ensuite leurs réserves pour voir leur ICC culminer en septembre (Fig.3). Individuellement, la perte de masse entre la période préhibernale et la fin des accouplements s'élève à $18,22\% \pm 5,08$ (min-max = 12,23-26,53 ; n = 10).

Fécondité et dates de parturition

En moyenne, le nombre d'œufs portés par une vipère d'Orsini au Mont-Ventoux est de $4,03 \pm 0,13$ (min-max = 2-7, n = 91), mais ainsi qu'il est de règle chez un grand nombre de serpents [19], la fécondité (nombre d'œufs) est étroitement liée à la taille corporelle. Le nombre d'œufs augmente avec la LMC, et, corrigé de cette dépendance, varie de façon significative d'une année à l'autre (Fig.4). En particulier, un niveau remarquablement faible était atteint en 1985. Il n'existe pas d'autocorrélations (les pics du spectre d'autocorrélation ne diffèrent de 0 pour aucune valeur du retard) ni entre moyennes annuelles du nombre d'œufs, ni entre estimations annuelles des pentes ou intercepts de la régression taille-nombre d'œufs. La fécondité varie aussi selon le site d'étude (test multivarié, $F_{1,41} = 5,36, p < 0,01$), mais cette variation illustre principalement la différence spatiale de taille corporelle et disparaît lorsque les nombres d'œufs sont corrigés par la taille maternelle. Par ailleurs, la fécondité (corrigée des effets de la taille et du temps) est empreinte d'une faible variabilité interindividuelle, dans le sens où le nombre d'œufs varie plus largement au cours de la vie d'un même individu qu'entre différentes femelles. Il semblerait en particulier que lorsqu'une même femelle se reproduit 2 années de suite, le nombre d'œufs portés durant la deuxième année soit plus faible (4 cas ont été observés : 4 œufs suivis de 2, 7 suivis de 4, et 4 suivis de 3 dans les 2 autres cas). Enfin, la condition d'une femelle reproductrice avant l'ovulation influence sa fécondité: l'indice de condition corporelle est corrélé au nombre d'œufs (nombre d'œufs corrigé de la LMC maternelle par passage aux valeurs "résiduelles", $r^2 = 0,63, p = 0,01, n = 11$).

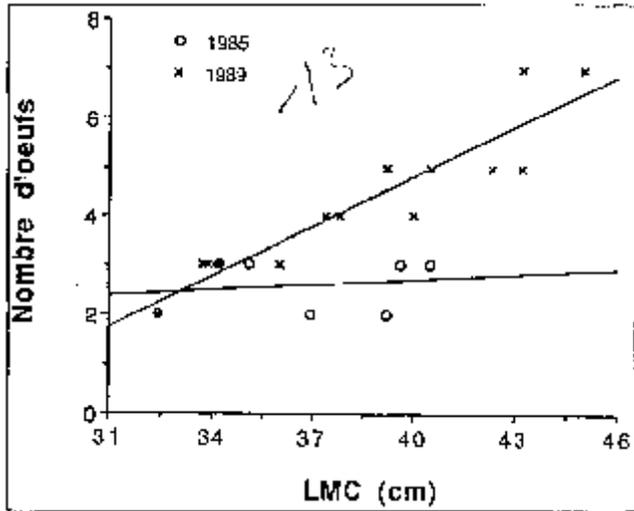


Figure 4. Relation entre nombre d'oeufs et taille maternelle (LMC), fluctuations annuelles. Le nombre d'oeufs augmente avec la LMC: $F_{1,91} = 59,02$, $p < 0,0001$. L'année 1989 illustrée sur ce graphe (x) est typique ($r^2 = 0,86$, $y = 0,34x - 8,80$). Cependant, le nombre d'oeufs corrigé de la LMC maternelle varie d'une année à l'autre (effet «année»: $F_{8,91} = 3,91$, $p = 0,001$; pas d'effet d'interaction LMC x année). L'année 1985 (o) est remarquable ($r^1 = 0,04$), mais la variabilité annuelle de la fécondité reste significative si les données relatives à 1985 sont retirées de l'échantillon ($F_{7,84} = 2,84$, $p < 0,01$).

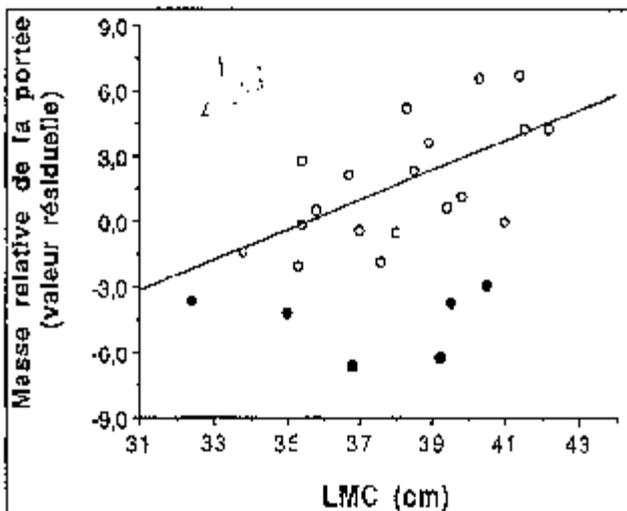


Figure 5. Relation entre masse relative de la portée (MRP) et taille maternelle (LMC). Si les données collectées en 1985 (o) sont exclues de l'analyse, on détecte un effet positif de la LMC sur la MRP ($F_{1,18} = 2,33$, $p = 0,05$).

Les mises-bas des femelles gestantes maintenues en laboratoire se sont déroulées du 18 au 23 septembre 1983 ($n = 3$), du 16 au 28 septembre 1984 ($n = 8$), du 10 au 17 septembre 1985 ($n = 6$), le 3 septembre en 1986 ($n = 3$), et du 12 au 19 septembre 1987 ($n = 4$). Ces variations annuelles sont statistiquement significatives ($F_{4,24} = 10,85$, $p < 0,0001$), même si l'on fait exception des dates précoces de 1986 ($F_{3,19} = 3,36$, $p = 0,05$).

Masse relative de la portée

La masse relative de la portée (MRP) est une caractéristique distincte et importante de la stratégie démographique d'un reptile [20]. Chez *V. u. ursinii*, la MRP varie d'une année à l'autre, mais cette variabilité apparente est expliquée par la très faible valeur atteinte en 1985. Ainsi la MRP s'abaisse-t-elle à $0,21 \pm 0,05$ ($n = 6$) en 1985, contre $0,39 \pm 0,09$ ($n = 18$) sur l'ensemble des autres années. Si les données recueillies en 1985 sont exclues de l'échantillon, l'effet «année» disparaît et l'on met en évidence une corrélation positive entre masse relative de la portée et taille corporelle (Fig.5). Dans la mesure où l'indice de condition corporelle après parturition est étroitement corrélé à la MRP (analyse des rapports avec effet annuel envisagé, $F_{h2A} = 10,51$, $p = 0,005$; résultats similaires pour les valeurs résiduelles), la MRP peut être considérée comme mesure de l'effort de reproduction. Ce faisant, on observe, pour un même effort de reproduction, une augmentation de la condition après parturition avec la taille corporelle (condition et investissement sont calculés comme des rapports et non comme des résidus; un possible effet annuel est éliminé en soustrayant à ces variables, pour chaque année, leur moyenne annuelle; l'investissement est ensuite rapporté à un même niveau en calculant les résidus de la régression condition versus investissement; la corrélation entre ces résidus et la taille est significative: $r^2 = 0,59$, $p < 0,001$, $n = 24$).

Rapportée à l'effectif de la portée, le MRP fournit une mesure de l'effort de reproduction par jeune [21]. La MRP par jeune s'élève à $0,09 \pm 0,02$ ($n = 25$), et demeure constante d'une année à l'autre. Ce paramètre ne montre pas d'allométrie significative.

Succès de la ponte et sex-ratio primaire

Parmi 26 portées examinées, seules 9 d'entre elles étaient entachées de quelque perte, se chiffrant toujours à un seul œuf: 1 mort-né dans 7 cas, 1 embryon mort et 1 œuf clair dans les 2 autres. Le succès moyen de la portée s'élève donc à $0,90 \pm 0,15$. La proportion d'individus à succès partiel ne diffère pas entre classes de femelles jeunes (3-6 ans), d'âge intermédiaire (7-9 ans), ou plus vieilles (plus de 10 ans). Cette proportion est également indépendante de la LMC maternelle, ainsi que de l'effectif de la portée. Le sex-ratio primaire est légèrement déséquilibré en faveur du sexe mâle, atteignant $0,57 \pm 0,26$ ($n = 23$) sans montrer de fluctuations au cours du temps. Ni l'âge ni la taille de la mère n'ont d'influence significative sur le sex-ratio de sa portée. Le déséquilibre observé semble s'atténuer avec une augmentation du nombre de jeunes vivants (corrélation entre sex-ratio et nombre de jeunes vivants au sein d'une portée: $r^2 = 0,16$, $p = 0,05$, $n = 23$). Néanmoins, le sex-ratio n'est pas différent selon que l'on considère les petites (1 à 3 jeunes vivants, $n = 11$) ou grandes (4-7, $n = 12$) portées.

Caractéristiques des nouveau-nés

La masse moyenne (par portée) d'un jeune à sa naissance est de $2,98 \text{ g} \pm 0,34$ ($n = 25$). On ne décèle ni différence entre sexes, ni variations annuelles significatives. De plus, l'analyse des masses de 78 vipéreaux répartis en 18 portées démontre que la variabilité de la masse du nouveau-né au sein d'une même portée ne subit pas d'effet annuel et reste significativement plus faible que la variabilité mesurée d'une portée à l'autre ($F = 6,22$, $p < 0,0001$). La masse moyenne d'un nouveau-né n'est pas influencée par la masse relative de la portée, mais à taille maternelle fixée, la masse moyenne d'un jeune diminue si l'effectif de la portée augmente ($F_{1,24} = 4,02$, $p = 0,05$). Alors qu'une analyse de variance ne révèle pas de fluctuations de la masse moyenne d'un jeune corrigée de la taille maternelle, une comparaison directe des moyennes annuelles met en évidence des différences marginalement significatives (1983 versus 1987: $t_5 = -2,24$, $p = 0,075$; 1984 versus 1987: $t_{10} = -2,01$, $p = 0,073$). Enfin, pour un même nombre d'œufs, plus grande est la mère, plus lourds sont les jeunes ($F_{1,24} = 4,27$, $p = 0,05$).

Discussion

En dépit d'une abondante littérature traitant de la biologie de la reproduction des serpents, fort peu d'études ont tenté de décrire complètement la stratégie démographique d'une espèce. Une telle description demande en effet d'estimer les paramètres démographiques moyens, de rechercher les sources de variation qui affectent ces paramètres ainsi que d'éventuelles corrélations phénotypiques (tenant précisément compte de la variabilité intrapopulationnelle des caractères étudiés). Même chez *Vipera berus*, autre vipéridé européen pour lequel plusieurs populations, à des latitudes et altitudes variées, sont l'objet de recherches intensives [11, 22, 23], les estimations des taux de survie et des proportions de reproducteurs pour différentes classes de population (selon l'âge, le sexe, les microhabitats occupés, etc.) n'ont pas encore été déterminées de manière satisfaisante.

La connaissance approfondie des processus de natalité et de mortalité qui déterminent la dynamique d'une population est indispensable à l'abord d'une question centrale en théorie des stratégies démographiques: les variations phénotypiques observées résultent-elles de facteurs environnementaux ou possèdent-elles une valeur adaptative [24] ? Dans le premier cas, la variabilité d'un caractère sera le reflet de la plasticité phénotypique de l'espèce. En revanche, si un processus adaptatif est impliqué, la sélection naturelle est supposée conduire à un optimum de l'effort de reproduction, équilibrant au mieux coûts et bénéfices de la reproduction. Nous abordons ici ces questions à la lumière des informations recueillies chez *V. u. ursinii* au Mont-Ventoux.

Plasticité phénotypique

La plasticité des stratégies démographiques des serpents demeure à ce jour mal connue. L'essentiel des connaissances actuelles porte sur l'étude de la variabilité annuelle de la proportion de femelles reproductrices (voir les exemples de *Crotalus viridis* [25], *C. horridus* [26], *Agkis-*

trodon piscivorus [27]), étude malheureusement affaiblie par de sérieux problèmes statistiques [28]. Nos résultats montrent notamment que la probabilité de capture d'une femelle non reproductrice est considérablement plus faible que la probabilité de capture d'une femelle reproductrice; cette différence doit être prise en compte dans une analyse complète des histoires individuelles de captures-recaptures et le calcul, par extension du modèle de Cormack-Jolly-Seber, des probabilités individuelles de transition entre états reproducteur et non reproducteur. Nous avons suivi cette approche pour conclure à l'absence de variations temporelles et spatiales significatives de ces probabilités de transition.

La fécondité (corrigée de la taille corporelle) varie d'une année à l'autre, mais pas l'indice de condition des femelles reproductrices avant l'ovulation. Il est généralement admis que les fluctuations de la fécondité reflètent la variabilité des ressources alimentaires, par l'intermédiaire des réserves de graisse mobilisables pour la reproduction. Ce schéma s'applique à l'espèce vivipare *Thamnophis marcianus* [29] et à l'ovipare *Elaphe guttata* [30], mais le cas de *V. u. ursinii* semble s'en démarquer. Les réserves corporelles disponibles au printemps, estimées par l'indice de condition, participent effectivement du déterminisme de la fécondité (voir aussi [31]), mais ces réserves ne portent pas elles-mêmes la marque d'une variabilité interannuelle de l'environnement. La pluviosité au mois de mai pourrait déterminer la quantité de corps gras consacrée à la vitellogenèse et la part dévolue à l'hydratation, mais cette hypothèse nous semble improbable dans le cas présent. En fait, chez les reptiles à faible fécondité, les facteurs environnementaux exogènes n'auraient, directement, qu'un impact limité sur l'effectif des portées [32]. Comme facteur endogène, on peut envisager l'influence d'une proportion variable de mâles adultes plus actifs, ainsi que le suggèrent les hausses et baisses successives de leur probabilité annuelle de capture. A l'instar de *V. berus* en Suède où le nombre d'accouplements affecte la viabilité des œufs [33], des chances réduites de rencontre avec les femelles, diminuant *ipso facto* le nombre d'accouplements, pourraient affecter la masse moyenne d'un jeune (voir les observations faites en Suède chez le lézard *Lacerta agilis* [34]). Cette dernière est négativement corrélée, chez *V. u. ursinii*, à l'effectif de la portée (en accord avec la théorie [35] et certaines observations [9, 36], mais à la différence de *Nerodia rhombifer* [37]), si bien qu'une même réserve lipidique vernal pourrait être investie, diversement selon l'année, dans le nombre d'œufs et la masse de chaque jeune. Alors que la fécondité corrigée de la taille maternelle varie d'une année à l'autre, la pente de la régression taille maternelle-fécondité reste constante, en moyenne $0,25 \pm 0,034$ ($r^2 = 0,615$, $n = 91$). C'est là un niveau intermédiaire parmi les vipéridés, pour lesquels ont été rapportés un minimum de 0,13 chez *Crotalus horridus* en Caroline du Sud, et un maximum de 0,42 chez *V. berus* en Suède [33]. Par ailleurs, la variance de la masse des nouveau-nés d'une même portée ne fluctue pas de manière significative d'année en année. Il a été démontré chez *Thamnophis marcianus*, au contraire, que cette variance pouvait être affectée par des conditions environnementales changeantes [39]. Enfin, Seigel et Fitch (40) ont suggéré que des variations interannuelles de la MRP ne pourraient exister que si la pression de prédation était fortement variable d'une année à l'autre. L'analyse de données collectées sur

2 années pour *Thamnophis sirtalis*, 5 ans pour *Agkistrodon contortrix*, 3 ans pour *Diadophis punctatus* et 2 ans pour *Ophedrys aestivus* [40], ainsi que 5 années d'observations pour *V. berus* [11] n'ont pas révélé de variations annuelles significatives de la MRP. Nos résultats montrent qu'une variation exceptionnelle de la MRP est cependant possible chez *V. u. ursinii*: en 1985, la MRP s'avéra remarquablement faible, indépendamment de la taille corporelle. Sans recourir à l'hypothèse d'une prédation anormale, la synchronie accidentelle de femelles se reproduisant alors pour la deuxième fois consécutive pourrait expliquer cette observation, si l'on envisage que la MRP peut dépendre de la taille lors d'une reproduction succédant à une année de non-reproduction, mais pas lors de 2 reproductions consécutives.

La variabilité interindividuelle de la fécondité est faible chez la vipère d'Orsini (à la différence de *V. berus* [11]): la fécondité varie davantage chez une même femelle au cours de sa vie qu'entre femelles différentes. D'autre part, la masse d'un vipéreau varie plus entre portées qu'au sein d'une même portée. La variabilité interindividuelle d'un caractère est essentielle à son évolution, de sorte que la masse moyenne d'un jeune subit probablement une pression de sélection plus forte que la fécondité. La variabilité microgéographique de la croissance individuelle des femelles entraîne une différence de taille corporelle moyenne entre les 2 sites d'étude. Si l'hétérogénéité de la population pour ce caractère s'explique par sa plasticité phénotypique, il n'en est pas de même dans une population suédoise de *V. berus* [41]. Dans ce cas en effet, il semblerait qu'un morphe génétiquement distinct, aisément identifiable par la coloration particulière des adultes et caractérisé par une plus grande taille corporelle des mâles, soit apparu récemment, se propageant rapidement dans la population. Chez *V. u. ursinii* au Mont-Ventoux, la variabilité microgéographique de la croissance individuelle des femelles pourrait trouver son origine dans une différence d'hygrométrie entre les 2 sites d'étude, dont les effets sur l'habitat sont en tout cas bien visibles. Puisque le rythme de croissance des mâles n'est pas différent d'un site à l'autre, la différence de croissance entre femelles des 2 sites est probablement liée à une fonction physiologique qui leur est propre. On peut notamment imaginer une allocation différente des prises alimentaires entre croissance et stockage de réserves destinées à la vitellogenèse. Dans un milieu plus sec, pour une même quantité d'énergie, un stockage en corps gras plus important (donc moins d'énergie disponible pour la croissance) serait nécessaire à la conversion en liquides pendant la gestation.

Effort et coût de reproduction

La forte corrélation négative entre MRP et indice de condition après parturition suggère que ces 2 mesures fournissent une estimation cohérente de l'effort de reproduction. Seigel *et al.* [42] ont affirmé que la MRP pourrait évoluer avec l'âge de la mère (donc dépendre de la taille corporelle) si celle-ci était susceptible de modifier, au cours de sa vie, son comportement de défense vis-à-vis des prédateurs ou son comportement alimentaire. Cela n'est pas le cas de la vipère d'Orsini, dont la MRP est pourtant influencée par la taille maternelle. Sur 12 analyses intraspécifiques rapportées dans la littérature, seules 2 études ont démontré une relation entre taille et MRP: la MRP est négativement cor-

rélée à la taille maternelle chez les élapidés vivipares *Notechis scutatus* et *Pseudechis porphyriacus* [43]. Ainsi que nous l'avons suggéré plus haut, la relation taille-MRP pourrait être obscurcie par la nature des séquences de reproduction (annuelles ou biennales) dans lesquelles sont engagés les individus observés.

L'effort de reproduction par jeune n'est pas influencé par la taille maternelle, et ne diffère pas entre vipéreaux mâles et femelles. Le sex-ratio biaisé n'est pas lié à la taille de la mère (comme chez *Nerodia rhombifer* [37], mais à la différence de *Thamnophis sirtalis* [44]) et n'est pas le résultat d'une mortalité différentielle des embryons (le cas est pourtant connu chez une espèce ovipare [45]). Le déséquilibre doit donc être déterminé au moment de l'ovulation. La tendance à une augmentation du biais avec l'effectif de la portée viable est en accord avec les prédictions d'un modèle d'évolution du sex-ratio basé sur l'hypothèse d'un conflit pour la reproduction entre femelles de même cohorte [46]. Un scénario de ce type, mais inversant le rôle des mâles et des femelles, semble expliquer le sex-ratio biaisé (en faveur des vipéreaux femelles) que l'on observe dans une population suédoise de *V. berus*, espèce chez laquelle la concurrence sexuelle entre mâles adultes est intense [47].

La théorie des stratégies démographiques postule que l'effort de reproduction est optimisé sous la contrainte de coûts à la reproduction, parmi lesquels on distingue coûts en survie et coûts en fécondité potentielle. Un modèle mathématique dû à Shine et Schwarzkopf [1] suggère qu'un coût en survie serait prépondérant chez les serpents. Cette prédiction trouverait une formidable confirmation dans l'exemple de *V. berus* en Suède [11, 48], mais la vipère d'Orsini semble échapper à ces vues théoriques. De façon générale, la composante la plus évidente d'un coût en survie est une mortalité accrue des femelles reproductrices, due à leur plus grande vulnérabilité aux prédateurs (exposition à découvert plus fréquente [49], mobilité réduite [50]) et à l'affaiblissement physiologique lié à la gestation [51]. Chez *V. u. ursinii* au contraire, la survie des femelles adultes est indépendante de l'état reproducteur, même si la probabilité de capture d'une femelle gestante est nettement supérieure. Le passage à la maturité s'accompagne d'une diminution du taux de survie, mais la différence est faible (de 0,755 à 0,707). Le coût direct de la reproduction en survie semble donc réduit. Un coût indirect en survie pourrait toutefois se manifester par une plus grande mortalité juvénile en réponse à une augmentation de l'effort maternel [2]. Le taux de survie à la première année d'une vipère d'Orsini est inconnu, mais nous savons que la masse moyenne d'un vipéreau est indépendante de la masse relative de la portée. Si l'on suppose, à la suite d'observations réalisées chez d'autres reptiles [52, 53], que la masse d'un nouveau-né influence sa survie, un coût indirect de la reproduction en survie nous est donc lui aussi indétectable.

Il semble en revanche exister un coût de reproduction important en fécondité potentielle, démontré par la biennialité de la fréquence de reproduction des femelles. Comme chez *V. aspis* [54], l'initiation de la vitellogenèse semble dépendre d'un indice de condition minimal à la sortie d'hivernage. Cette hypothèse trouve appui dans: (1) la différence marginalement significative entre les conditions des femelles reproductrices *versus* non reproductrices (ou statut indéterminé) au début de la saison d'activité; (2)

l'absence de variations annuelles dans la condition des femelles reproductrices avant l'ovulation. Après reproduction, une seule année doit suffire, en règle générale, à la reconstitution des réserves. Les suivis individuels et les calculs de probabilités de transition entre statuts reproducteurs font même état de séquences de reproductions annuelles non rares, en conformité avec l'hypothèse d'Aldridge [55] selon laquelle les serpents de la zone tempérée doivent être capables de reproductions consécutives. Toutefois le cas de *V. u. ursinii* au Mont-Ventoux contraste avec celui des autres vipères européennes des zones de montagnes, dont les cycles reproducteurs des femelles s'étendent souvent sur 3 à 4 ans, voire davantage [56]. Plus encore, la condition de certaines femelles postparturientes qui s'avéreront non reproductrices l'année suivante, atteint ou même dépasse celle de femelles reproductrices en mai avant l'ovulation.

La périodicité qui se dégage du cycle de vie des mâles adultes pourrait être le signe d'une activité sexuelle dominée, comme chez les femelles, par un rythme biennal. Parmi les vertébrés ectothermes, la reproduction intermittente des mâles n'est connue que chez quelques urodèles comme les *Taricha* sp. et *Triturus* sp. (voir la compilation [57]), qui, lorsqu'ils ne se reproduisent pas, mènent une «activité accessoire» [57] à la reproduction, telle la migration entre sites de reproduction. On voit mal quelle pourrait être cette activité accessoire chez *V. u. ursinii*. Plus simplement, la recherche des femelles au printemps, qui représente une dépense énergétique substantielle [58] (voir aussi F/g. 3), pourrait nécessiter une saison de récupération. Lorsque les réserves corporelles d'un mâle sont reconstituées, les déplacements peuvent être plus importants, avec pour conséquences possibles une probabilité de capture plus élevée et un plus grand nombre d'accouplements. Quelques rares études portant sur d'autres vertébrés apporteraient des exemples analogues - notamment le cas du lièvre variable, espèce chez laquelle la perte de poids hivernale des mâles influence leur activité sexuelle durant la saison de reproduction suivante [59]. Chez la vipère d'Orsini, l'irrégularité de l'activité sexuelle des mâles exprimerait ainsi un coût de reproduction supplémentaire, qui affecterait la fécondité potentielle (par le nombre de femelles inséminées) et la viabilité de la progéniture si celle-ci était effectivement fonction du nombre d'accouplements par femelle. La survie ne paraît pas directement touchée par ce coût car, à la différence de la probabilité de capture, le taux de survie des mâles adultes demeure indépendant du cycle d'activité.

Dans ces conditions, l'augmentation prétendue de la mortalité avec l'âge chez les mâles de la vipère Péliade en Suède [60] nous semble improbable ici, tout phénomène de sénescence mis à part. Quoi qu'il en soit, la survie annuelle de l'immature et l'espérance de vie adulte sont notablement plus faibles chez les mâles. Ce dimorphisme sexuel de la mortalité pourrait induire une pression de sélection favorisant, d'une part, un sex-ratio biaisé à la naissance et, d'autre part, une maturité plus précoce des mâles, en accord avec l'observation. Le bimaturisme explique d'ailleurs la différence de taille entre adultes des 2 sexes (les vitesses de croissance des vipères du site A ne différant pas entre sexes), sans qu'il soit besoin de recourir à l'hypothèse d'une forte asymétrie des coûts de reproduction [60].

Alimentation et stratégie démographique

Chez les lézards, cycle et comportement alimentaires peuvent influencer l'évolution de certaines composantes de leur stratégie démographique, notamment la masse relative de la portée [20, 61]. Parmi les serpents, le cas de *V. u. ursinii* pourrait fournir l'exemple d'une espèce chez laquelle l'action de la sélection naturelle sur l'ensemble de la stratégie démographique est fortement contrainte par la stratégie alimentaire de l'espèce.

Le régime de la vipère d'Orsini au Mont-Ventoux est constitué à plus de 99% d'orthoptères [6]. Les prises alimentaires sont légères mais «fréquentes». Le recouvrement des spectres de taille de proies chez les « petites » et «grandes» vipères est très large [6], mais l'abondance des orthoptères dans le milieu est telle que des phénomènes de concurrence alimentaire entre classes d'âge sont improbables. L'égalité disponibilité des ressources au cours de la saison d'alimentation et d'une année à l'autre explique la grande cohérence des profils de croissance individuelle (cohérence qui vient elle-même, *a posteriori*, appuyer nos estimations de l'âge).

La survie des immatures est élevée - au moins égale, passé l'âge de 2 ans, à celle des adultes. Cette caractéristique est révélatrice d'une sédentarité importante et de risques de mortalité limités grâce à une très courte période d'activité annuelle (3 mois et demi) synchronisée sur le cycle des proies.

Concernant les femelles adultes, le lien entre cycle alimentaire et cycle reproducteur a été étudié par Plummer [62] chez *Ophedrys aestivus*. Au moment d'amorcer sa vitellogenèse, *O. aestivus* voit ses réserves de graisse considérablement réduites si les conditions environnementales ont été défavorables - réduction pourtant sans répercussions sur les caractéristiques de la reproduction. C'est en fait le succès alimentaire au printemps qui, compensant des réserves déficientes, fournit directement l'énergie nécessaire à la vitellogenèse. La vipère d'Orsini, quant à elle, ne se nourrit pas au printemps, et c'est donc le «score alimentaire » affiché à l'entrée en hivernage qui est susceptible d'affecter la reproduction l'année suivante. A l'issue de 2 mois et demi d'activité alimentaire (de la mi-juin à la fin août), une femelle non reproductrice durant l'année f dispose déjà des réserves (corps gras abdominaux) nécessaires à la vitellogenèse au printemps de l'année f + 1. On ne trouve pas, en effet, de différence significative entre indices de condition moyens des femelles non reproductrices à la fin août et des femelles reproductrices en mai avant l'ovulation. Que les disponibilités alimentaires préhivernales, en septembre, varient d'une année à l'autre (abondance des orthoptères, date de disparition des dernières proies), c'est donc sans effet sur les réserves qu'une femelle non reproductrice pourra mobiliser au printemps suivant. L'alimentation en fin de saison ne viendrait compenser, tout au plus, que les dépenses énergétiques, notoirement très faibles [18], durant la latence hivernale.

Chez les femelles reproductrices, on observe une activité alimentaire régulière pendant la gestation, facilitée par le faible encombrement volumique des repas. Cette particularité, unique chez les vipéridés européens [8], combinée à l'absence de prédateurs naturels au Mont-Ventoux, explique sans doute l'absence de coûts de reproduction mesurables en survie et rend improbable l'existence d'un coût significatif en fécondité lié à une réduction de la

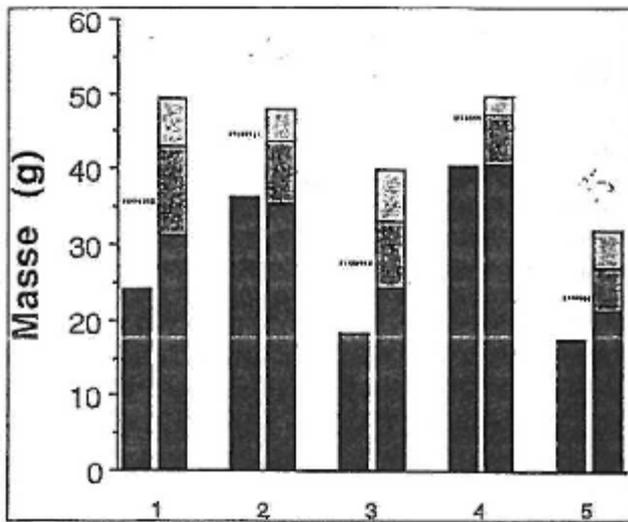


Figure 6. Évolution des réserves corporelles au cours de la gestation. Pour 5 femelles (# 1 à 5), la colonne de gauche représente la masse à l'ovulation diminuée de la masse de la portée, le trait pointillé indiquant la masse totale. La colonne de droite donne la masse avant parturition, avec, en grisé, la masse perdue lors de la mise-bas (grisé foncé : masse de la portée). La comparaison des colonnes noires pour chaque individu montre que la masse des réserves peut rester stable, voire augmenter (cf. # 1, 3, 5) durant la gestation.

croissance corporelle chez les femelles reproductrices (à la différence de *V. berus* [60]). La condition des femelles post-parturientes n'est jamais mauvaise, et certains individus semblent même capables de mettre à profit des prises alimentaires fréquentes pour équilibrer les dépenses énergétiques liées à la reproduction et reconstituer, au moins partiellement, leurs réserves (Fig. 6). Cette observation est à opposer au cas d'autres serpents comme *Storeria dekayi*, espèce chez laquelle le nourrissage placental semble contribuer au développement de l'embryon [9] ; ou encore de *V. aspis*, pourtant phylogéniquement proche, dont l'alimentation occasionnelle de certaines femelles au cours de la gestation « ne s'accompagne pas d'une restauration des réserves mais semble plutôt liée à un transfert de matière vers les embryons » [54]. De plus, une alimentation régulière des femelles reproductrices doit gommer l'effet, sur la durée totale du cycle alimentaire annuel, des fluctuations de la date de parturition. Enfin, la disponibilité de plus grandes proies à l'approche de l'hivernage permettrait à certaines femelles postparturientes une reconstitution rapide des réserves en dépit d'une faible condition corporelle due à un effort de reproduction plus important (chez *V. aspis* au contraire, les femelles postparturientes entrent en hivernage sans avoir pu restaurer leurs réserves lipidiques). A en juger par les résultats expérimentaux de Charland et Gregory [63] chez *Crotalus viridis*, le gain de masse réalisé après parturition serait bien plus sensible à la date d'entrée en hivernage (qui détermine la durée d'alimentation en fin de saison) qu'à l'abondance des proies à cette période de l'année. Ces auteurs ont en effet montré que des prises alimentaires moins fréquentes ne réduisaient pas sensiblement le gain de masse. En fait, alors que les femelles post-

parturientes auxquelles des proies sont proposées en abondance se nourrissent à un rythme élevé, les prises alimentaires se font rares lorsqu'on espace la présentation des proies. Ce moindre appétit, conséquence possible d'un abaissement de la température corporelle, limiterait de fait les dépenses énergétiques liées à l'activité de chasse lorsque les ressources alimentaires viennent à manquer. Au Mont-Ventoux, la vipère d'Orsini pourrait, quant à elle, compenser une raréfaction des orthoptères à la fin de l'été par une entrée plus précoce en hivernage.

Conclusions

La stratégie démographique de *V. ursinii* au Mont-Ventoux se caractérise, dans ses grandes lignes, par une mortalité relativement faible durant le stade immature, une maturité tardive, une mortalité annuelle forte au stade adulte, une faible fécondité et, conditionnellement à la survie, une fréquence de reproduction élevée en comparaison des autres vipéridés paléarctiques de zone montagnueuse. L'ensemble de l'analyse de la plasticité de cette stratégie, et du bilan des coûts et bénéfices qu'elle induit s'intègre à la connaissance du comportement alimentaire de l'espèce pour, d'une part, fournir une explication organisée du déterminisme de la fécondité et, d'autre part, souligner la complexité du déterminisme de la fréquence de reproduction.

Notre étude permet ainsi de proposer un schéma du déterminisme de la fécondité. Les réserves corporelles des femelles reproductrices avant l'ovulation conditionnent le nombre d'œufs. Ces réserves ne peuvent être augmentées à la sortie d'hivernage, et sont donc fixées par le succès alimentaire durant l'année précédente. L'effectif moyen d'une portée est variable dans le temps et dans l'espace. Puisque les réserves corporelles en mai ne montrent pas de fluctuations annuelles, le contrôle des variations temporelles de la fécondité (corrélée négativement à la masse moyenne des nouveau-nés) semble endogène. Ce contrôle pourrait impliquer un rythme cyclique de l'activité sexuelle des mâles, qui affecterait indirectement la « qualité » des œufs (c'est-à-dire leur masse) en modifiant la moyenne annuelle d'accouplements par femelles. Les variations spatiales de la fécondité ne sont, elles, que le reflet de différences microgéographiques de l'habitat qui affectent les paramètres de croissance (donc la taille corporelle et, par là même, l'effectif des portées), sans influence directe sur la reproduction, ni sur la survie.

Le déterminisme de la fréquence de reproduction reste plus difficile à analyser. Un rythme biennal est la règle générale. Cependant, les femelles reproductrices peuvent assurer la stabilité de leurs réserves par une alimentation régulière au cours de la gestation, si bien que la condition élevée de certaines femelles après parturition rend possibles des séquences annuelles de reproduction. De façon inexplicable, ces opportunités ne sont pas systématiquement exploitées. L'influence de la taille (âge) n'est à cet égard pas évidente. Dans la mesure où les coûts à la reproduction sont concentrés en termes de fécondité potentielle, l'effort de reproduction peut augmenter avec la taille sans conséquence néfaste sur la survie individuelle. En revanche, une répercussion sur la fréquence de reproduction est envisageable. Cette hypothèse ne pourra être mise

à l'épreuve qu'après avoir rassemblé de nouvelles observations visant: (1) à clarifier l'effet de la condition corporelle à la sortie d'hivernage sur le statut reproducteur; (2) à étudier l'évolution de la condition depuis la parturition jus-

qu'au début de la latence hivernale; (3) à estimer plus précisément en fonction de l'âge les taux de survie des adultes et les probabilités de transition entre statuts reproducteurs. T

ABRIDGED VERSION

This paper provides detailed information on the determinants and plasticity of life-history traits of the Orsini's viper (*Vipera ursinii ursinii*, Bonaparte 1835). The study has been carried out in a small, isolated population located at Mont-Ventoux (Southeastern France), from 1979-1991. Data from 477 captures and recaptures were collected during 26 trips, each about 1 week long, over 2 adjacent field sites of ca. 2 ha each, distinctive by their exposure and microhabitat characteristics. In addition, 24 gravid females (captured in summer 1983-1987) were maintained in the laboratory until they gave birth, so as to gather information on their offspring. Our study aims at providing numerical estimates for life-history parameters (mean and standard error, whenever applicable), and analyzing the species' phenotypic plasticity and phenotypic correlations. Statistical treatments involve analyses of variance and multiple regressions, and the use of software SURGE and MSSURVIV to estimate survival probabilities, reproductive frequency and other related parameters. We use these results to discuss the determinants of 2 major components of reproductive success: litter size and reproductive frequency.

Demographic analysis: life cycle. Hibernation starts in mid-October. Adult males emerge mid-April, and adult females, early May. Mating in second half of May, ovulation in the first days of June and parturitions in September. Annual cycle of immature tightly connected with food (99% orthopterians for both youngsters and adults) availability, thus immatures are active from mid-June to late September only. Remarkably, reproductive females feed during gestation. Preys always plentiful: should not be a limiting factor. No natural predator has been reported.

Demographic analysis: body size and individual growth. Mean newborn SVL = 13.64 cm (SE = 0.79, n = 58), no significant difference between male and female neonates. Minimum SVL at maturity: 31.5cm in females, 26.0cm in males. Maximum SVL: 43.5 cm in females, 42.7 cm in males. Spatial variation (between sites) in gravid females' SVL and female growth rate.

Demographic analysis: age at maturity, reproductive frequency, capture rates, survival rates. Usually, first reproduction in males' fourth year (3-4) and females' fifth year (4-6). Recapture probability influenced by reproductive status in females: 0.638 (SE = 0.084) if reproductive vs. 0.240 (SE = 0.053) if non-reproductive. Biennial effect detected in males' recapture probability, which alternates between 0.516 (SE = 0.066) and 0.373 (SE = 0.043). Transitions "reproductive year - non-reproductive year" and reverse occur with same probability in females: 0.879 (SE = 0.035). Survival rates 5 from age x to age $x + 1$: $S_x = 0.532$ (SE = 0.079) for males and females, $S_2 = 0.755$ (SE = 0.056) for females, $S_2 = 0.532$ (SE = 0.079) for males, and for $x > 4$, $S_x = 0.707$ (SE = 0.041) in females and $S = 0.579$ (SE = 0.047) in males. No temporal or spatial variations in recapture, survival and reproductive transition probabilities.

Demographic analysis: body condition (BC). BC = residuals of the regression of mass against SVL. In reproductive females in May, no BC variation across years, and no difference with BC of non-reproductive females in late summer. BCs of reproductive versus non-reproductive (or undefined status) females differ in May: there may exist a threshold in BC that determines reproductive status. Howe-

ver, BC is high in some post-partum females that yet not breed in the following year. SVL does not influence BC in non-reproductive females in late summer, but the distribution of post-partum females' BCs is more heterogeneous in large than in small vipers. Males' BC drops significantly during the mating period.

Demographic analysis: litter size and parturition dates. Mean litter size: 4.03 (SE = 0.13, range = 1-7, n = 91). Litter size increases with SVL and with BC prior to ovulation, and fluctuates across years (with no autocorrelation). It is less variable among individuals that during one female's lifespan. Parturition dates vary from year to year.

Demographic analysis: relative clutch mass (RCM). Tightly correlated with post-partum BC. No annual variation, except low score in 1985. Without 1985 data, positive relationship between RCM and SVL. Controlling for RCM, post-partum BC increases with SVL. RCM per offspring does not correlate with SVL.

Demographic analysis: litter success and primary sex-ratio. Nine litters out of 26 did not score 100% success. In any failure case, only one offspring was lost. Proportion of mothers with incomplete success does not differ among small and large vipers, nor among females with small or large litter. Primary sex-ratio is skewed in favor of males (0.57, SE = 0.26, n = 23). No influence of maternal age or size, but negative correlation with the total number of live neonates in the litter.

Demographic analysis: offspring characteristics. Mean offspring mass = 2.98 g (SE = 0.34, n = 78); no difference between sexes, no annual variation, no influence of RCM. Offspring mass more variable among litters than within a given litter. Controlling for maternal SVL, mean offspring mass decreases with litter size. Controlling for litter size, mean offspring mass increases with maternal SVL. Temporal variations in offspring mass corrected for maternal SVL. Determinants of reproductive success. The above results can be discussed to gain insights into the determinants of 2 major components of lifetime reproductive success: (1) litter size and (2) reproductive frequency. (1) Litter size depends upon lipid storage in May, before ovulation. Vipers do not feed at this time, thus fat reserves are determined by foraging success during the previous year. Litter size varies in time and space. Because there is no temporal variation in reproductive females' body condition in spring, annual fluctuations in litter size could be due to endogenous factors. Mating success may be involved - if multiple matings lead to sperm competition and eventually affect offspring characteristics, like offspring mass which negatively correlates with litter size. Variable mating success would result from "mating stochasticity" due to a biennial cycle of male reproductive activity. Spatial variations in litter size, on the other hand, only reflect differences in individual growth rates and SVLs between the 2 study sites. (2) Reproductive frequency usually follows a biennial rhythm, but annual breeding can occur with non-negligible likelihood. Indeed, reproductive females can maintain their fat reserves stable by feeding during gestation. Unexpectedly, however, high post-partum body condition does not always anticipate a second consecutive breeding. Future reproductive frequency might be influenced by current reproductive effort (RE). Increasing RE may entail a survival cost (survival is even independent of reproductive status), but it may impact as a potential fecundity cost. This needs to be clarified by future research. A

RÉFÉRENCES

1. Shine R., Schwarzkopf L. 1992. The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. *Evolution* 46: 62-75.
2. Niewiarowski P.H., Dunham A.E. 1994. The evolution of reproductive effort in squamate reptiles: costs, trade-offs and assumptions reconsidered. *Evolution* 48: 137-45.
3. Stearns S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford: Oxford University Press.
4. Roff D.A. 1992. The evolution of life histories. New York: Chapman and Hall.
5. Lebreton J.D., Pradel R., Clobert J. The statistical analysis of survival in animal populations. *Trends Ecol. Evol.* 8: 91-5.
6. Baron J.P. 1992. Régime et cycles alimentaires de la vipère d'Orsini [*Vipera ursinii* Bonaparte, 1835] au Mont-Ventoux, France, *Revue Écol. (Terre Vie)* 47: 287-311.
7. Saint Girons H. 1976. Les différents types de cycles sexuels des mâles chez les vipères européennes. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. III* 282: 1017-9.
8. Bea A., Brana F., Baron J.P., Saint Girons H. 1992. Régimes et cycles alimentaires des vipères européennes (Reptilia, Viperidae). Étude comparée. *L'Année Biologique* 31: 25-44.
9. King R.B. 1993. Determinants of offspring number and size in the Brown snake, *Storeria decayi*. *J. Herpetol.* 27: 175-85.
10. Bonnet X., Naulleau G. 1994. Utilisation d'un indice de condition corporelle (BCI) pour l'étude de la reproduction chez les serpents. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. III* 317: 34-41.
11. Madsen T., Shine R. 1992. Determinants of reproductive success in female adders, *Vipera berus*. *Oecologia (Berlin)* 92: 40-7.
12. Calder W.A. III. 1984. Size, function, and life history. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
13. Lebreton J.D., Burnham K.H., Clobert J., Anderson D.R. 1992. Modeling survival and testing hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monog.* 62: 67-118.
14. Brownie C., Hines J.E., Nichols J.D., Pollock K.H., Hestbeck J.B. 1993. Capture-recapture studies for multiple strata including non-markovian transitions. *Biométries* 49: 1173-87.
15. Baron J.P., Ferrière B., Clobert J., Saint Girons H. Demography and populations viability of an endangered viviparous snake, *Vipera ursinii ursinii* (soumis à *Ecology*).
16. Sokal R.R., Rohlf F.J. 1981. *Biometry*, 2nd ed. New York: W.H. Freeman.
17. Norusis M.J. 1986. SPSS: PC+ for the IBM PC/XT/AT. Chicago, Illinois: SPSS.
18. Duguy R. 1963. Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* (L). *Vie et Milieu* 14: 311-43.
19. Fitch H.S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *Univ. Kansas Museum Nat. Hist., Misc. Publ.* 52: 1-247.
20. Vitt I.J., Price H.J. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38: 237-55.
21. Ford N.B., Killebrew D.W. 1983. Reproductive tactics and female body size of Butler's garter snake (*Thamnophis bultleri*). *J. Herpetol.* 17:271-5.
22. Andren C., Nilson G. 1983. Reproductive tactics in an island population of adders, *Vipera berus* (L), with a fluctuating food resource. *Amphibia-Reptilia* 3: 81-96.
23. Capula M., Luiselli L. 1994. Reproductive strategies in alpine adders, *Vipera berus*. The black females bear more often. *Acta Oecologica* 15: 207-14.
24. Ballinger R.E. 1983. Life-history variations. In : Huey R., Pianka, E.R., Schoener T.W., eds. *Lizard ecology: studies on a model organism*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
25. Glissmeyer H.G. 1951. Egg production of the Great Basin rattlesnake. *Herpetologica* 7: 24-7.
26. Martin W.H. 1993. Reproduction of the Timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) in the Appalachian Mountains. *J. Herpet.* 27: 133-43.
27. Blem C.R. 1981. Reproduction of the eastern coho-mouth Agkistrodon piscivorus piscivorus (Serpentes: Viperidae) at the northern edge of its range. *Brimleyana* 5: 117-28.
28. Blem C.R. 1982. Biennial reproduction in snakes: an alternative hypothesis. *Copeia* 1982: 96 V3.
29. Ford N.B., Seigel R.A. 1989. Phenotypic plasticity in reproductive traits: evidence from a viviparous snake. *Ecology* 70: 1768-74.
30. Seigel R.A., Ford N.B. 1991. Phenotypic plasticity in the reproductive characteristics of an oviparous snake, *Elaphe guttata*: implications for life history studies. *Herpetologica* 47: 301-7.
31. Naulleau G., Saint Girons H. 1981. Poids des nouveau-nés et reproduction de *Vipera aspis* (Reptilia: viperidae), dans des conditions naturelles et artificielles. *Amphibia-Reptilia* 2: 51-62.
32. Schwarzkopf L. 1992. Annual variation of litter size and offspring size in a viviparous skink. *Herpetologica* 48: 390-5.
33. Madsen T., Shine R., Loman J., Hakansson T. 1992. Why do female adders copulate so frequently? *Nature* 355: 440-1.
34. Olsson M., Gullberg A., Tegelstrom H., Madsen T., Shine R. 1994. Reply. *Nature* 369: 528.
35. Stewart J.R. 1979. The balance between number and size of young in the live-bearing lizard *Gerrhonotus coeruleus*. *Herpetologica* 35: 342-50.
36. Ford N.B., Seigel R.A. 1989. Relationships among body size, clutch size, and egg size in three species of oviparous snakes. *Herpetologica* 45: 75-83.
37. Plummer M.V. 1992. Relationships among mothers, litters, and neonates in diamondback water snakes (*Nerodia rhombifer*). *Copeia* 1992:1096-8.
38. Parker W.S., Plummer M.V. 1987. Population ecology. In : Seigel R.A., Collins J.T., Nowak S.S., eds. *Snakes: ecology and evolutionary biology*, New York: Macmillan Publishing Co.
39. Seigel R.A., Ford N.B. 1992. Effect of energy input on variation in clutch size and offspring size in a viviparous reptile. *Funct. Ecol.* 6: 382-5.
40. Seigel R.A., Fitch H.S. 1984. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecologia (Berlin)* 61: 293-301.
41. Madsen T., Shine R. 1992. A rapid, sexually selected shift in mean body size in a population of snakes. *Evolution* 46: 1220-4.
42. Seigel R.A., Fitch H.S., Ford N.B. 1986. Variation in relative clutch mass in snakes among and within species. *Herpetologica* 42: 179-85.
43. Shine R. 1977. Reproduction in Australian elapid snakes. 11. Female reproductive cycles. *Aust. J. Zool.* 25: 655-66.
44. Dunlap K.D., Long J.W. 1990. Offspring sex ratio varies with maternal size in the common garter snake, *Thamnophis sirtalis*. *Copeia* 1990: 568-70.
45. Burger J., Zappalorti R.T. 1988. Effects of incubation temperature on sex ratio in pine snakes: Differential vulnerability of males and females. *Am. Nat.* 132: 492-505.
46. Stubblefield J.W., Seger J. 1990. Local male competition with variable fecundity: dependence of offspring sex ratios on information utilization and mode of male production. *Behav. Ecol.* 1: 63-80.

48. Madsen T., Shine R. 1994. Costs of reproduction influence the evolution of sexual size dimorphism in snakes. *Evolution* 48 : 1389-97.
49. Shine R. 1980. «Costs » of reproduction in reptiles. *Oecologia* (Berlin) 46: 92-100.
50. Shine R., Huggins M.M., Ford N.B. 1987. Reduction in locomoter ability as a cost of reproduction in gravid snakes. *Oecologia* (Berlin) 73:481-5.
51. Jones S.M., Ballinger R.E. 1987. Comparative life histories of *Holbrookia maculata* and *Sceloporus undulatus* in western Nebraska. *Ecology* 68: 1828-38.
52. Sinervo B. 1990. The evolution of maternal investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size and its effect on offspring performance. *Evolution* 44: 279-94.
53. Saint Girons H., Naulleau G. 1981. Poids des nouveau-nés et stratégies reproductrices des vipères européennes. *Rev. Ecol.* 35: 597-616.
54. Bonnet X., Naulleau G., Mauget R. 1992. Cycle sexuel de la femelle de *Vipera aspis* (Squamata, Viperidae), importance des réserves et aspects métaboliques. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 117: 279-90.
55. Aldridge R.D. 1979. Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. *Herpetologica* 35 : 256-61.
56. Saint Girons H. 1992. Stratégies reproductrices des Viperidae dans les zones tempérées fraîches et froides. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 117: 267-78.
57. Bull, J.J., Shine R. 1979. Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction. *Am. Nat.* 114: 296-303.
58. Saint Girons H. 1982. Reproductive cycles of mole snakes and their relationship with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica* 38: 5-16.
59. Keith L.B., Windberg L.A. A demographic analysis of the snowshoe hare cycle. *Wildl. Monog.* 58: 1-70.
60. Madsen T., Shine R. 1993. Costs of reproduction in a population of European adders. *Oecologia* (Berlin) 94: 488-95.
61. Vitt L.J., Congdon J.D. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards : resolution of a paradox. *Am. Nat.* 112 : 595-608.
62. Plummer M.V. 1983. Annual variation in stored lipids and reproduction in green snakes (*Opheodrys aestivus*). *Copeia* 1983: 741-5.
63. Charland M.B., Gregory P.T. 1989. Feeding rate and weight gain in postpartum rattlesnakes : do animals that eat more always grow more ? *Copeia* 1989:211-4.