

RÉGIMES ET CYCLES ALIMENTAIRES DES VIPÈRES EUROPÉENNES (REPTILIA, VIPERIDAE)

Étude comparée

PAR A. BEA ⁽¹⁾, F. BRAÑA ⁽²⁾, J. P. BARON ⁽³⁾
et H. SAINT-GIRONS ⁽⁴⁾

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	25
RÉGIME ALIMENTAIRE.....	26
A. — COMPOSITION GÉNÉRALE ET VARIATIONS SPÉCIFIQUES.....	26
B. — VARIATIONS RÉGIONALES ET LOCALES	29
C. — VARIATIONS EN FONCTION DE L'ÂGE	31
D. — RÉGIME DES VIPÈRES EN CAPTIVITÉ	33
E. — DISCUSSION.....	34
CYCLES ALIMENTAIRES.....	36
A. — CYCLES ANNUELS	36
B. — CYCLES ALIMENTAIRES À COURT TERME. NOMBRE ET IMPORTANCE DES PRISES DE NOURRITURE.....	38
C. — DISCUSSION	39
CONCLUSIONS	41
BIBLIOGRAPHIE	41

INTRODUCTION

Parmi les Viperidae du genre *Vipera*, les petites espèces des zones tempérées et froides d'Eurasie occidentale et d'Afrique du Nord représentent

(¹) Sociedad de Ciencias Aranzadi, Sección de Vertebrados, Plaza I. Zuloaga (Museo), 20003-Donostia, Espagne.

(²) Dpto. Biología de Organismos y Sistemas Zoológica, Facultad de Biología, Universidad de Oviedo, 33005-Oviedo, Espagne.

(³) Laboratoire de Biogéographie et Écologie des Vertébrés, EPHE, Université de Montpellier II, place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier, France.

(⁴) Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, CNRS, URA 258, Université Pierre-et-Marie-Curie, 105, boulevard Raspail, 75006 Paris, France.

un groupe évolutif particulier qui a fait l'objet de nombreuses études systématiques, biogéographiques, éco-éthologiques, etc. (voir SAINT-GIRONS, 1980 *a*). Ce sont là des conditions favorables à l'étude de l'évolution et des possibilités d'adaptation de diverses fonctions, en comparant ce qui se passe chez les différentes espèces et dans des milieux variés. C'est ce que nous avons tenté de faire en ce qui concerne le régime et les cycles alimentaires.

Les informations à ce sujet ne sont, certes, ni complètes, ni uniformes. Les variations régionales du régime, par exemple, ne sont connues que chez quelques espèces. De nombreuses informations ponctuelles, ou anecdotiques, sont peu utilisables et la plupart d'entre elles ne seront pas rapportées ici. Mais l'ensemble des données cohérentes disponible est assez important pour permettre une tentative de mise au point qui, même incomplète, aura au moins l'avantage de mettre l'accent sur les lacunes.

RÉGIME ALIMENTAIRE

Les méthodes de chasse d'un animal exercent évidemment une influence importante sur son régime alimentaire. Toutes les Vipères du groupe étudié ici — nous les désignerons désormais sous le terme « d'européennes » pour simplifier — chassent le plus souvent à l'affût durant la journée. Certes, lors de périodes très chaudes, quelques individus peuvent rester à l'extérieur pendant la nuit et, d'autre part, les Vipères se déplacent de temps en temps, explorant notamment les terriers de Rongeurs où elles capturent des portées au nid. Cependant, l'essentiel de l'alimentation est fournie par la chasse diurne à l'affût, ce qui explique la nette sous-représentation dans le régime des espèces-proies principalement nocturnes.

Le régime alimentaire des Vipères est connu soit par l'examen de proies assez fraîches régurgitées par un animal récemment capturé, soit par l'étude ultérieure de ses excréments, ou bien par l'autopsie du tractus digestif d'individus de collections. L'analyse des débris trouvés dans les excréments, ou dans l'intestin, est délicate. Il n'est pas toujours possible de déterminer l'espèce exacte, non plus que le nombre d'individus du même taxon qui ont été ingérés. D'autre part, les Amphibiens ne laissent guère de traces et ils risquent d'être sous-représentés. Enfin, des débris d'Arthropodes peuvent provenir de proies de proies, si bien que l'on n'en tient généralement pas compte lorsqu'ils sont en très petit nombre et associés à des restes de proies insectivores.

A. — COMPOSITION GÉNÉRALE ET VARIATIONS SPÉCIFIQUES

Le tabl. I donne une idée générale du régime alimentaire de différentes Vipères européennes, en fréquence relative des différents types de proies

TABLEAU I

Fréquence des différents types de proies dans le régime des Vipères européennes, en pourcentage.

N : nombre de données.

	<i>ursinii</i>			<i>berus</i>					<i>seoanei</i>	<i>aspis</i>		<i>latastei</i>	<i>ammodytes</i>
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)
Invertébrés	99,8	84,4	69,9									12,8	13,0
Amphibiens			0,5			46,9	26,2	0,8	9,3				
Lézards	0,2	6,4	5,7	13,4	19,7	4,7	13,1	7,9	13,6	7,8		20,5	22,8
Oiseaux		2,8	0,5	5,2		1,6	3,6	2,4	5,1		2,3	7,7	3,3
Mammifères		6,4	23,3	81,4	80,3	46,9	57,1	89,0	72,0	92,2	97,7	59,0	60,9
N	626	109	369	97	61	64	84	127	118	90	43	39	92
Soricidae				31,7	25,0	20,0	10,0	15,9	29,3	22,0	14,3	55,0	8,7
Cricetidae		100	100	55,6	75,0	50,0	80,0	79,5	50,7	62,7	81,0	35,0	54,3
Muridae				12,7		30,0	10,0	4,5	20,0	15,3	4,8	10,0	37,0
N		7	86	63	24	30	30	88	75	59	42	20	46

D'après : (1) BARON, 1990. Mont Ventoux, France, 1.400 m. (2) AGRIMI et LUISELLI, 1991. Abruzzes, Italie, 1.700 m. (3) KRASSAWZEFF, 1943. Steppes du Caucase septentrional. (4) PRESTT, 1971. Sud de l'Angleterre. (5) KJAERGAARD, 1981. Danmark. (6) PIELOWSKI, 1962. Pologne, forêt mixte. (7) POMIANOWSKA-PILIPIUK, 1974. Pologne, prairies en bordure de forêt mixte. (8) SEBELA, 1980. Tchécoslovaquie. (9) BRAÑA et coll., 1988. Nord-ouest de l'Espagne. (10) SAINT-GIRONS, 1971, complété. France, Loire-Atlantique. (11) MONNEY, 1990. Suisse, Préalpes fribourgeoises, 900 m. (12) BEA et BRAÑA, 1988. Espagne. (13) BESHKOV, 1977. Sud-ouest de la Bulgarie.

consommées. On voit immédiatement que *Vipera ursinii* se différencie par l'abondance des Invertébrés (presque exclusivement des Orthoptères) dans son régime, alors que chez les autres espèces ce sont presque toujours les Mammifères qui dominent, parfois très largement. Cependant, *V. latastei* et *V. ammodytes* consomment une quantité non négligeable d'Invertébrés qui sont pour la plupart des Scolopendres de grande taille.

Les Amphibiens ne sont assez bien représentés que chez deux espèces. Il s'agit d'Anoures chez *V. berus* et d'Urodèles chez *V. seoanei*. Ils ont toutefois été cités, à titre exceptionnel, chez pratiquement toutes les autres espèces. Les Lézards, eux, figurent presque toujours au régime, mais le plus souvent en proportion assez faible. Parmi les Mammifères, les Cricetidae (essentiellement des Microtinae) dominent très largement, sauf chez *V. latastei*, suivis par les Soricidae ou par les Muridae.

Des observations ponctuelles, ou générales mais non chiffrées (par exemple ROLLINAT, 1934, ou les nombreuses faunes nationales), confirment ces données. Il convient cependant de signaler le cas particulier de la Vipère naine du Haut-Atlas, *V. monticola*, dont les plus grands adultes ne dépassent pas 40 cm de longueur totale et paraissent se nourrir principalement, sinon exclusivement, de Lézards (SAINT-GIRONS, 1973).

En terme de biomasse, l'importance respective des différents types de proies peut être très différente de celle fournie par leur fréquence (tabl. II). Les données à ce sujet sont évidemment assez approximatives car, sauf lorsqu'elle est fraîchement ingérée, il est très difficile d'évaluer la masse d'une proie. En pratique, les auteurs se contentent d'une détermination spécifique, ou générique, rapportant le poids de l'individu au poids moyen des adultes du taxon considéré. Cette différence entre biomasse et fréquence des différents types de proies est particulièrement importante dans le cas de *V. ursinii* lorsque le régime n'est pas presque exclusivement constitué par des Orthoptères. Par exemple, dans les populations du Nord du Caucase, bien que les Orthoptères représentent 68,6 pour 100 du nombre des proies, ils ne fournissent plus que 2 pour 100 de la biomasse ingérée. La différence entre fréquence et biomasse est moindre parmi les Vertébrés. Cependant, comme on peut le voir en comparant les tabl. I et II, les Amphibiens, les Lézards et les Soricidae sont, individuellement, moins lourds que les Microtinae et les Muridae.

A partir des données sur la composition générale du régime (tabl. I), nous avons tenté de regrouper les différentes espèces en fonction de leurs affinités alimentaires, en élaborant un dendrogramme selon la méthode de « group-averaging strategy » (LUDWIG et REYNOLDS, 1988). L'indice de proximité utilisé est la distance absolue moyenne (fig. 1). On constate que *V. ursinii* se situe tout à fait à part des autres Vipères. Parmi celles-ci, les populations de Pologne de *V. berus* se différencient nettement. Enfin, dans le groupe majoritaire restant, on distingue d'une part *V. latastei* et *V. ammodytes*, d'autre part *V. aspis*, *V. seoanei* et les trois autres populations de *V. berus*.

Les différents échantillons présentés sur les tabl. I et II ne sont mal-

TABLEAU II

Biomasse des différents types de proies consommées par des Vipères européennes, en pourcentage.

	<i>ursinii</i>			<i>berus</i>		<i>seoanei</i>	<i>aspis</i>
	France	Italie	Caucase	Angleterre	Pologne	Espagne	France
Invertébrés	98,7	45,7	2,2				
Amphibiens			0,6		15,9	3,1	
Lézards	1,3	21,9	10,5	3,4	3,3	5,3	2,2
Oiseaux		5,7	2,2	5,1	4,6	3,3	
Mammifères		26,6	84,6	91,5	76,2	88,3	97,8
Soricidae				11,2	3,8	13,9	8,4
Cricetidae		100	100	75,8	86,8	55,7	76,7
Muridae				13,0	9,4	30,4	15,0

Les calculs ont été faits sur les mêmes échantillons que ceux du tabl. I. D'après, de gauche à droite : BARON (1990); AGRIMI et LUISELLI (1991); KRASSAWZEFF (1943); PRESTT (1971); POMIANOWSKA-PHILIPUK (1974); BRAÑA et coll. (1988); SAINT-GIRONS (1971, complété). Pour *Vipera berus* d'Angleterre, la biomasse a été calculée par les auteurs, d'après les données de PRESTT et les poids individuels retenus par SAINT-GIRONS et POMIANOWSKA-PHILIPUK pour les mêmes espèces.

heureusement pas strictement comparables. Certains proviennent d'une population, d'autres d'une région plus ou moins étendue et hétérogène, d'autres encore de l'ensemble des données rassemblées sur toute l'aire de répartition de l'espèce. En outre, la proportion des jeunes et des adultes y est variable. Leur interprétation exige donc des analyses plus détaillées.

B. — VARIATIONS RÉGIONALES ET LOCALES

Le tabl. I montre clairement qu'au sein d'une même espèce le régime alimentaire peut varier dans une large mesure d'une région à l'autre. La proportion très importante des Amphibiens chez *V. berus* en Pologne, alors qu'ils sont absents ou à peine représentés dans les autres échantillons, en fournit un bon exemple. De même, en Italie centrale, le régime de *V. aspis* diffère notablement de ce qu'il est en France et en Suisse, avec une proportion beaucoup plus importante de Soricidae (34,8 pour 100) et de Muridae (32,7 pour 100), les Cricetidae ne représentant que 5,1 pour 100 du nombre de proies (LUISELLI et AGRIMI, 1991). Le cas de *V. ursinii*, déjà évoqué, est une illustration de ce phénomène et quelques données concernant *V. u. renardi*, qui ne figurent pas dans le tabl. I, méritent d'être citées ici. D'après MAKEYEV (1964), dans le Kazakstan les débris des proies trouvés dans les excréments de 40 Vipères sont consti-

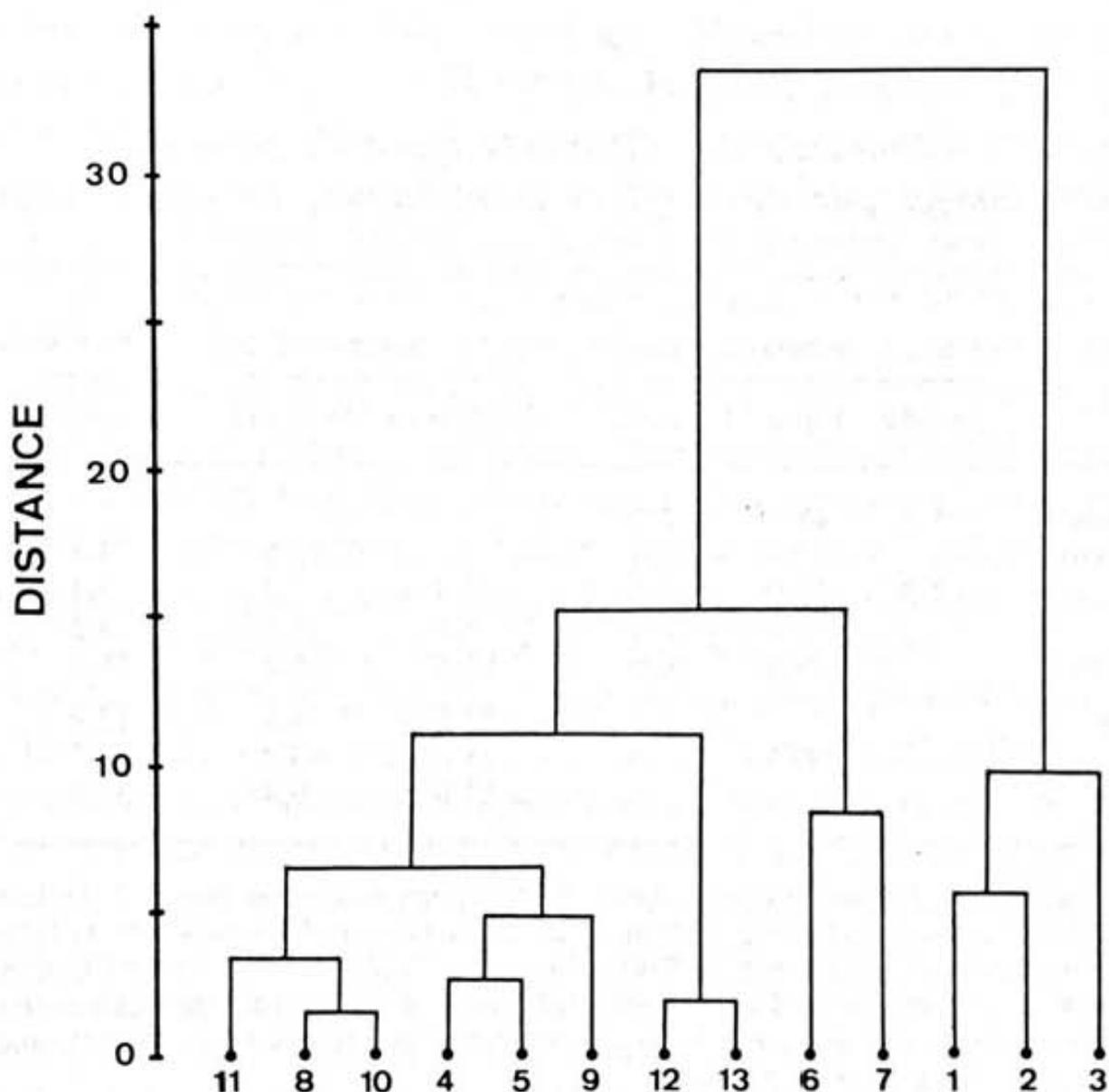


Fig. 1. — Affinités des régimes alimentaires de différentes espèces et populations de Vipères européennes.

Les numéros (1, 2, 3, ..., 13) sont les mêmes que sur tabl. I et indiquent l'espèce et la localité. 1 à 3 : *Vipera ursinii*. 4 à 8 : *V. berus*. 9 : *V. seonaei*. 10 et 11 : *V. aspis*. 12 : *V. latastei*. 13 : *V. ammodytes*.

tués par 98 pour 100 d'Orthoptères et 2 pour 100 de Lézards, régime qui se rapproche donc beaucoup de celui de *V. u. ursinii* au Mont Ventoux. En revanche, les Vipères adultes de l'île d'Orlov (sud de l'Ukraine), qui atteignent une grande taille, se nourrissent exclusivement de poussins de Laridae, Anatidae et Limicoles en mai et juin, période de nidification (KOTENKO, 1989). Le reste de l'année, leur régime est le même que celui des populations continentales voisines, c'est-à-dire constitué par des Orthoptères, des Lézards et des petits Rongeurs.

Bien entendu, au sein d'un même groupe de proies la composition spécifique peut varier selon les régions. Ainsi, parmi les Mammifères cités sur le tabl. I, la proie principale est *Microtus agrestis* chez *V. berus* dans le sud de l'Angleterre (57,1 pour 100), *M. arvalis* chez *V. aspis* dans l'ouest de la France (44,1 pour 100), *Clethrionomys glareolus* chez *V. berus* en Pologne (60 pour 100) et *Pitymys lusitanicus* chez *V. seonaei* dans la région Cantabrique (41,4 pour 100). Il peut aussi ne pas y avoir d'espèce-proie principale et, par exemple, en Italie centrale *Mus musculus* et deux espèces

de *Crocidura* représentent respectivement 16,4 et 18,4 pour 100 des proies de *V. aspis* (LUISELLI et AGRIMI, 1991).

Dans une même localité, y compris au sein d'une même population lorsqu'il existe des déplacements saisonniers, la proportion des espèces-proies varie d'un biotope à l'autre. Ainsi, *V. aspis* consomme davantage de *Clethrionomys* et d'*Apodemus* en zone boisée, davantage de *Microtus* en zone découverte, ce qui correspond évidemment à la répartition locale de ces différentes espèces (SAINT-GIRONS, 1971; MONNEY, 1990). Comme il est très difficile d'apprécier les densités respectives des Micromammifères, la proportion des différentes espèces variant selon le mode de piégeage, les comparaisons avec les proies consommées ne peuvent être que grossières. La seule donnée claire est la constante sous-représentation d'*Apodemus* dans le régime, ce qui résulte très probablement de son cycle d'activité assez strictement crépusculaire et nocturne (SEBELA, 1980; BRAÑA et coll., 1988). Il est cependant possible que les Soricidae soient aussi quelque peu sous-représentés dans le régime des Vipères adultes par rapport aux petits Rongeurs (MONNEY, 1990). Les difficultés d'obtenir des densités relatives des espèces-proies sur le terrain sont probablement moindres pour les Orthoptères. Au Mont Ventoux, il existe une corrélation globale très significative entre l'abondance, sur le terrain et dans les tractus digestifs de *V. ursinii*, des Orthoptères consommables (BARON, 1990). En fait, d'une façon générale et en dépit de quelques exceptions probables, pour un même type de proie la composition spécifique du régime des Vipères correspond de près aux occasions de rencontre.

Pour des types de proies différents, cette corrélation globale entre disponibilité et consommation n'existe plus. Par exemple, les Amphibiens du genre *Rana* sont presque toujours abondants dans les biotopes occupés par *V. berus*. Or, ils ne sont consommés, et en grand nombre, que dans deux régions d'ailleurs voisines. On peut considérer qu'ils jouent alors le rôle de proies de remplacement, mais il serait intéressant de savoir si les Vipères de ces populations acceptent plus volontiers que d'autres les Amphibiens.

C. — VARIATIONS EN FONCTION DE L'ÂGE

Sauf chez *V. monticola* et, parfois, *V. ursinii*, le régime des Vipères évolue nettement avec l'âge et donc avec la taille (tabl. III). Les très jeunes Vipères étant généralement mal représentées dans les échantillons, les auteurs séparent le plus souvent les animaux en deux groupes seulement, de plus et de moins de 30 cm environ, si bien que les différences sont quelque peu atténuées par l'existence d'individus de taille voisine de la limite. Même dans ces conditions, il apparaît nettement que les jeunes Vipères ingèrent beaucoup plus de Lézards (ainsi que d'Urodèles chez *V. seoanei*) et beaucoup moins de Mammifères. En outre, parmi ces derniers, les Soricidae sont constamment mieux représentés que chez

TABLEAU III

Variations ontogéniques du régime chez les Vipères européennes.

Fréquence (en pourcentage) des différents types de proies consommées, selon la taille des Vipères (en cm).

N : nombre de données.

	<i>ursinii</i>		<i>berus</i>				<i>seoanei</i>		<i>aspis</i>		<i>latastei</i>					
	France < 30 > 40	Italie < 28 <	Angleterre < 30 <	Danemark < 30 <	Tchécoslovaquie < 30 <		Espagne < 30 <		France < 22 > 45		Espagne < 34 <					
Invertébrés	100	99,7	92,8	83,3												
Amphibiens																
Lézards		0,3	7,2	6,3	31,3	4,6	87,5	9,4	80,0	1,7	17,2	7,1	100	1,2	41,7	10,7
Oiseaux				3,1		7,7				2,6		7,1				10,7
Mammifères				7,3	68,8	87,7	12,5	90,6	20,0	94,9	58,6	77,4		98,8	33,3	67,9
N	91	352	14	95	32	65	8	53	10	117	29	84	6	83	12	28
Soricidae					41,7	21,7	100	21,7			47,1	24,1		22,0	100	43,8
Cricetidae				100	50,0	63,0		78,3			29,4	56,9		62,7		43,8
Muridae					8,3	15,2					23,5	19,0		15,3		12,5
N				7	12	46	1	23			17	58		59	4	16

Les dimensions correspondent à la longueur totale pour *V. ursinii*, à la longueur du museau au cloaque pour les autres espèces. D'après : BARON (1990); AGRIMI et LUISELLI (1991); PRETT (1971); KJAERGAARD (1981); BRAÑA et coll. (1988); SAINT-GIRONS (1971, complété); BEA et BRAÑA (1988).

les adultes, la différence étant de l'ordre du simple au double. Lorsqu'elle est possible, la prise en compte des seuls très jeunes individus (par exemple de moins d'un an et de 22 cm chez *V. aspis*) montre que leur régime peut être exclusivement constitué par des Lézards et que, s'il y en a, les Mammifères ne sont représentés que par des très jeunes pris au nid (PRESTT, 1971). Un vipéreau dont le poids à la naissance varie chez la plupart des espèces entre 4,5 et 8 g (SAINT-GIRONS et NAULLEAU, 1981), ne peut ingérer que des animaux d'une masse au plus égale à la sienne, les Lézards représentant les proies les plus favorables en raison de leur forme allongée. C'est seulement lorsqu'elles atteignent une longueur du museau au cloaque de 35 à 40 cm que les Vipères deviennent capables d'avaler, avec quelques difficultés d'ailleurs, des Microtinae adultes. La prédominance des Lézards, puis dans un deuxième temps des Soricidae, dans le régime des jeunes Vipères s'explique donc aisément. Il est, en revanche, beaucoup plus étonnant de constater que les adultes, tout en continuant à absorber des Mammifères nouveau-nés, cessent pratiquement de se nourrir de Lézards.

Vipera ursinii représente un cas particulier. Les jeunes, très petits à la naissance (2,5 à 3 g), se nourrissent exclusivement d'Orthoptères d'une taille au moins égale à 16 mm. Il en est souvent de même des adultes et, curieusement, le spectre de taille des proies est à peu près le même dans toutes les classes d'âge, à ceci près que les adultes sont les seuls à avaler quelques grandes espèces d'Orthoptères (BARON, 1990). Dans certaines populations, en grandissant, les Vipères d'Orsini commencent à ingérer des Lézards, puis des Mammifères et parfois des Oiseaux. Mais les Orthoptères continuent à figurer à leur menu, même chez les grands adultes.

D. — RÉGIME DES VIPÈRES EN CAPTIVITÉ

Les observations, en cage et surtout dans de grands enclos de plein air, permettent de savoir quels sont les types de proies que les Vipères acceptent, ou non, selon les espèces et le stade de la croissance. En captivité, si les nouveau-nés de *V. ursinii* ne peuvent, pour des raisons mécaniques, ingérer que de petits Orthoptères, les adultes (y compris ceux du Mont Ventoux) recherchent activement les Orthoptères, les Lézards et les portées de Rongeurs, les Micromammifères subadultes ou adultes de taille convenable pouvant aussi être occasionnellement acceptés (BARON, 1990; AGRIMI et LUISELLI, 1991). En dépit de sa petite taille, *V. monticola* ne s'intéresse pas aux Orthoptères, non plus d'ailleurs qu'aux Micromammifères nouveau-nés et se nourrit exclusivement de Lézards.

Chez les autres espèces (y compris *V. kaznakovi*), les jeunes ingèrent indifféremment les Lézards et les portées de Micromammifères (SAINT-GIRONS, 1980 b). Les adultes se nourrissent préférentiellement de Mammifères mais ils acceptent aussi des Oiseaux. Les Amphibiens ne parais-

sent pas avoir été testés de façon systématique. *V. seoanei* peut ingérer des Salamandres vivantes. Dans nos enclos de plein air les Anoures (genre *Rana*) n'ont jamais été attaqués lorsqu'ils étaient vivants, mais les individus morts étaient occasionnellement ingérés par la plupart des espèces, surtout *V. berus* et *V. seoanei*. Les Lézards vivants peuvent cohabiter indéfiniment avec les adultes de toutes ces Vipères, alors que les Lézards morts sont très généralement avalés, quelle que soit leur taille, c'est-à-dire aussi bien des *Lacerta muralis* subadultes de 3 à 4 g, que des *L. viridis* adultes de 20 à 30 g.

E. — DISCUSSION

L'ensemble de ces données suggère que le régime des Vipères européennes dépend de plusieurs facteurs. Des motivations innées déterminent la liste des proies acceptables. Il existe des différences spécifiques dont la plus importante est le goût prononcé — mais nullement exclusif — de *V. ursinii* pour les Orthoptères. Toutes les autres espèces sont fondamentalement des mangeurs de Vertébrés tétrapodes, même si *V. latastei* et *V. ammodytes* acceptent éventuellement des Scolopendres de grande taille (BESHKOV, 1977; BEA et BRAÑA, 1988), phénomène très intéressant d'un point de vue éthologique, mais qui ne joue qu'un rôle modeste dans l'alimentation. Parmi cette majorité de Vipères, *V. monticola* se différencie par un régime exclusivement constitué de Lézards. D'éventuelles différences spécifiques chez les autres Vipères sont difficiles à mettre en évidence. Il est cependant possible que *V. berus* et *V. seoanei* acceptent plus volontiers les Amphibiens comme proies de remplacement et que les adultes de *V. latastei* fassent de même vis-à-vis des Lézards.

Les variations régionales du régime peuvent être plus importantes que les variations spécifiques; dans les groupes zoologiques considérés comme proies acceptables, le choix dépend essentiellement des occasions de rencontre. Certainement vraie lorsqu'il s'agit du remplacement d'une espèce par une autre, très voisine et de taille comparable, cette affirmation doit être nuancée dans les autres cas. Les Amphibiens, éventuellement majoritaires dans le régime, tant en fréquence qu'en biomasse, ne sont manifestement que des proies de remplacement. Le cas des Oiseaux est peut-être un peu différent. Presque toujours présents dans le régime, mais avec une fréquence très faible, ils peuvent devenir localement des proies exclusives au moment de la nidification (KOTENKO, 1989). Leur statut pourrait donc ne pas être celui de proies de remplacement, mais de proies normales dont le caractère habituellement « occasionnel » serait lié simplement aux faibles chances de rencontre dans la plupart des milieux. Parmi les Mammifères qui représentent le plus souvent l'essentiel de l'alimentation des Vipères adultes, il est possible que les Rongeurs soient quelque peu « préférés » aux Insectivores — plus petits et certainement d'odeur différente. Seules des expériences en captivité permettraient de tester cette

hypothèse. Il est également possible que les préférences alimentaires varient quelque peu d'une région à l'autre au sein d'un même taxon. Nous manquons d'information en ce qui concerne les Vipères, mais ce phénomène a été démontré chez la Couleuvre *Thamnophis elegans* (ARNOLD, 1981).

Pour des raisons de capacité d'ingestion, le régime des jeunes Vipères diffère obligatoirement de celui des adultes, ce qui ne signifie pas qu'il en soit toujours de même pour leurs préférences alimentaires. Parfois, comme chez *V. monticola* qui se nourrit exclusivement de Lézards, seule la taille des proies change au cours de la croissance, non leur nature. Plus souvent, on constate des modifications du spectre des proies. Cette évolution ontogénique du régime peut être liée aux seules capacités d'ingestion, comme c'est probablement le cas chez *V. ursinii*. Mais une modification des préférences alimentaires s'y surajoute chez la plupart des autres espèces. En effet, les Lézards — proies les plus fréquentes des très jeunes — finissent par ne plus être consommés par les adultes. Cette modification des préférences alimentaires est d'ailleurs probablement indispensable puisque, dans la plupart des régions, les populations de Vipères ont une biomasse supérieure à celle des Lézards. Si les adultes s'en nourrissaient, ils les feraient rapidement disparaître, privant ainsi leurs nouveau-nés d'une source de nourriture souvent irremplaçable (SAINT-GIRONS, 1980 *b*). Il n'empêche que dans certaines conditions, par exemple dans des régions méditerranéennes pauvres en petits Rongeurs, ou en périphérie de zones humides très riche en *Lacerta vivipara*, les Vipères adultes consomment probablement des Lézards au titre de proies complémentaires, ou de remplacement (MONNEY, 1990).

Parmi les Vipères européennes, *V. ursinii* possède le spectre alimentaire le plus large, tout au moins chez les adultes, et les plus grandes variations régionales du régime. L'espèce est cependant liée à la présence de populations assez denses d'Orthoptères, seules proies possibles des nouveau-nés et dont les adultes continuent à dépendre dans la plupart des cas. A l'autre extrême, *V. monticola* est un taxon très spécialisé. Il est vrai que les Lézards sont les seuls Vertébrés tétrapodes de taille convenable dans l'habitat résiduel où survit cette Vipère naine (SAINT-GIRONS, 1973). Elle ne se préoccupe pas des très nombreux Orthoptères présents sur le terrain, et démontre ainsi l'importance éventuelle des facteurs génétiques dans le régime. Toutes les autres espèces sont des mangeurs de Vertébrés tétrapodes plus ou moins opportunistes et aptes à se contenter de proies de remplacement. Elles acceptent aussi les cadavres d'espèces qui ne sont normalement pas attaquées lorsqu'elles sont vivantes.

Il existe une corrélation globale entre la fréquence des différents types de proies dans le régime alimentaire (fig. 1) et la phylogénie proposée par d'autres caractères (SAINT-GIRONS, 1980 *a*). C'est, notamment, le cas pour la position assez isolée de *V. ursinii*, la proximité entre *V. berus*, *V. seoanei* et *V. aspis* d'une part, *V. latastei* et *V. ammodytes*, d'autre part.

Les modes de vie et les régimes alimentaires des Serpents, ou même des seuls Colubroidea, sont si variés qu'une revue générale sortirait largement du cadre de ce travail (SAINT-GIRONS, 1983; MUNSHINSKY, 1987). Quelques comparaisons peuvent cependant être faites entre les Vipères européennes et d'autres espèces des régions tempérées, notamment les Crotalinae. Comme tous les Viperidae, ce sont essentiellement des mangeurs de Vertébrés tétrapodes et surtout de Rongeurs (KLAUBER, 1956; GLOYD et CONANT, 1990). Les plus grandes espèces ont tendance à se nourrir exclusivement de Mammifères, dès la naissance, alors que les Lézards tiennent une place beaucoup plus importante dans le régime des petites espèces, surtout dans les zones méridionales plus ou moins arides. Les Crotales de taille moyenne présentent, comme les Vipères, d'importantes variations ontogéniques du régime. Toutefois, ce ne sont pas seulement les Lézards qui sont le plus fréquemment ingérés par les jeunes, mais parfois aussi les petites Couleuvres (KEENLYN et BEER, 1972; FITCH, 1982). Il semble qu'aucun Crotalinae ne soit principalement insectivore, comme *V. ursinii*, mais des Arthropodes (Cigales, Chenilles, Orthoptères et Myriapodes) figurent non rarement au régime des jeunes et des adultes de plusieurs espèces, notamment du genre *Agkistrodon* (FITCH, 1960; GLOYD et CONANT, 1990). En fait, c'est chez une Couleuvre semi-arboricole, *Coluber constrictor*, que l'on trouve un régime assez semblable à celui de certaines populations de *V. ursinii*. En effet, cette Couleuvre se nourrit principalement de Mammifères au printemps et d'Orthoptères en été, les Amphibiens et les Reptiles représentant un apport non négligeable en toutes saisons (KLIMSTRA, 1959).

CYCLES ALIMENTAIRES

A. — CYCLE ANNUEL

La durée totale de la saison d'alimentation potentielle est limitée par la température qui doit être suffisamment élevée pour permettre la digestion. Étant donné les méthodes de thermorégulation des Vipères, la durée de l'insolation joue le rôle essentiel. Il existe pour une même espèce, de notables différences de la durée de la saison d'alimentation potentielle selon les régions. Inversement, les différences inter-spécifiques sont atténuées par le fait que les espèces des zones plus ou moins froides, comme *Vipera berus*, peuvent digérer à des températures plus basses que les espèces plus méridionales, comme *V. ammodytes* (NAULLEAU, 1983). Finalement, le schéma général reste très constant pour toutes les Vipères européennes étudiées, à l'exception de *V. ursinii* (fig. 2).

Les mâles adultes ne mangent pas pendant la période d'accouplement qui commence trois à six semaines après la sortie de l'hivernage, non plus que pendant la période d'activité sexuelle automnale, lorsqu'elle existe,

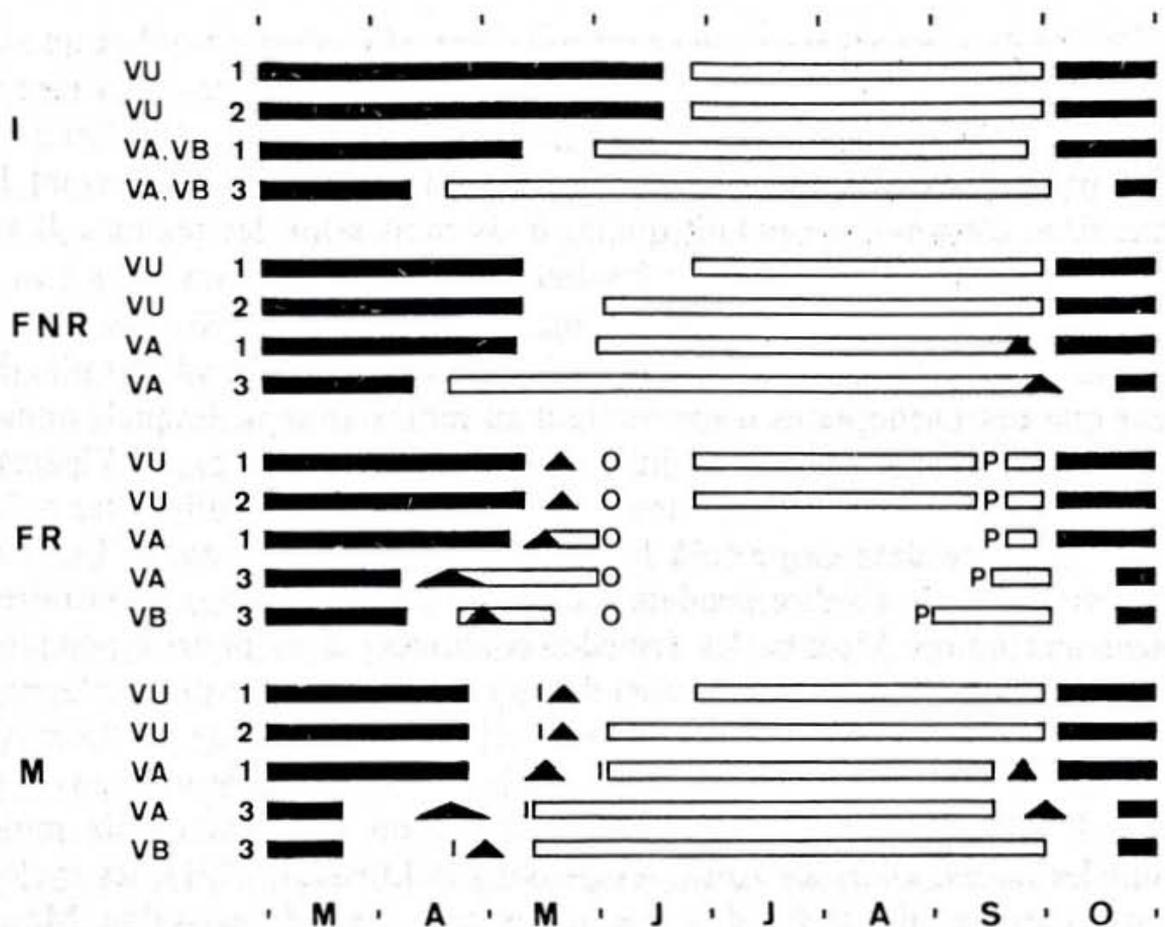


Fig. 2. — Représentation schématique des périodes d'alimentation potentielles au cours du cycle annuel d'activité, chez trois espèces de Vipères européennes, dans différents climats et en fonction de l'état sexuel.

En abscisses : Temps en mois. I : Immatures. FNR : Femelles adultes non reproductrices. FR : Femelles reproductrices. M : Mâles adultes. VU : *Vipera ursinii*. VA : *V. aspis*. VB : *V. berus*. 1 : Mont Ventoux ou climats analogues; 2 : Abruzzes; 3 : Nord de la Loire-Atlantique. Bandes noires : Périodes d'hivernage. Bandes blanches : Périodes d'alimentation potentielles. Triangles noirs : Périodes d'accouplement. Petit trait vertical : Première mue des mâles adultes. O : Ovulation ; P : Parturition. Les femelles non reproductrices de *V. berus* ont les mêmes cycles alimentaires que celles de *V. aspis*, mais pas d'accouplement automnal.

c'est-à-dire chez *V. seoanei*, *V. aspis*, *V. latastei* et *V. monticola*. Si bien qu'ils ne s'alimentent guère que pendant les trois ou quatre mois d'été.

Chez la plupart des espèces, l'année de la reproduction, les femelles adultes commencent à s'alimenter au printemps, dès que la température le permet, soit le plus souvent avant la fin de la période d'accouplement. Les prises de nourriture se raréfient progressivement à l'approche de l'ovulation qui a lieu au début de juin et elles cessent complètement pendant les deux derniers tiers de la gestation. Après la parturition qui se situe entre la fin d'août et la fin de septembre selon les espèces et les régions, les femelles alors très amaigries recherchent activement la nourriture pendant la brève période où la température permet encore la digestion. C'est là une saison d'abondance maximale des Micromammifères mais, lorsque la mise-bas est tardive, ou l'été court, les femelles post-parturientes doivent aborder l'hivernage sans avoir pu se nourrir.

Les Vipères européennes ne se reproduisent généralement qu'un an sur deux, parfois moins souvent encore. L'année qui suit celle de la reproduction, les femelles consacrent l'essentiel de leurs activités à l'alimentation pendant la totalité de la saison où les températures permettent la digestion, c'est-à-dire pendant quatre à six mois selon les régions. Il en est exactement de même pour les immatures des deux sexes.

Au Mont Ventoux, les cycles alimentaires de *V. ursinii* sont tout à fait différents (BARON, 1990). En effet, les jeunes comme les adultes n'ingèrent que des Orthoptères d'une taille d'au moins 16 mm, lesquels apparaissent seulement à la fin de juin. En conséquence, toutes les Vipères, quels que soient leur âge ou leur sexe, ne commencent à s'alimenter qu'à partir de cette date et jusqu'à la fin de septembre, peu avant l'entrée en hivernage, c'est-à-dire pendant trois mois ou un peu plus. Contrairement aux autres Vipères, les femelles continuent à se nourrir pendant toute la gestation. Il convient aussi de signaler que les immatures n'apparaissent que très peu de temps avant le début de la période d'alimentation. Leur hivernage dure donc plus de huit mois, contre sept mois environ pour les femelles, reproductrices ou non, et un peu plus de six mois pour les mâles. Dans les Abruzzes (AGRIMI et LUISELLI, 1991), les cycles alimentaires et d'activité des immatures sont les mêmes qu'au Mont Ventoux et les femelles reproductrices se nourrissent également pendant la gestation. En revanche au printemps, lorsque les Orthoptères de taille convenable ne sont pas encore disponibles, les adultes des deux sexes ingèrent quelques Lézards et Micromammifères. De ce fait, la durée de la saison d'alimentation des mâles adultes et des femelles reproductrices se rapproche de celle des autres espèces de Vipères vivant sous des climats analogues, tandis que celle des femelles reproductrices est plus longue (fig. 2). Selon toute vraisemblance, il en est de même pour toutes les populations de *V. ursinii* qui ne se nourrissent pas presque exclusivement d'Orthoptères.

B. — CYCLES ALIMENTAIRES À COURT TERME, NOMBRE ET IMPORTANCE DES PRISES DE NOURRITURE

A l'exception partielle de *V. ursinii*, les Vipères sont fondamentalement des mangeurs de Vertébrés et surtout de Mammifères, qui ingèrent des proies de grande taille relative à des intervalles plus ou moins espacés. Mais, bien entendu, un repas peut se composer de plusieurs proies. C'est très généralement le cas lorsqu'il s'agit de portées de Micromammifères, parfois aussi d'oisillons au nid, mais il n'est pas rare qu'une Vipère régurgite, lors de sa capture, deux Microtinae adultes à peu près au même stade de digestion et donc capturés à quelque heures d'intervalle. Dans la nature, la proportion d'individus ayant une ou des proies fraîches dans l'estomac est généralement peu élevée, sauf chez *V. ursinii* lorsque la nourriture est composée d'Orthoptères. Au Mont Ventoux, durant la courte

saison d'alimentation la proportion des Vipères contenant des proies fraîchement ingérées dans l'estomac atteint environ 40 pour 100 chez les immatures et les mâles adultes, contre 20 pour 100 chez les femelles, ce qui correspond approximativement à un « repas » (composé d'un ou plusieurs Orthoptères) tous les deux jours en moyenne pour les premiers, tous les quatre jours pour les secondes (BARON, 1990). La masse relative de ces « repas » est faible et varie, en moyenne, de 3 pour 100 chez les femelles reproductrices à 7,2 pour 100 chez les immatures. Mis à part un arrêt ou un ralentissement de l'alimentation durant les jours qui précèdent la mue, ou à l'époque de la parturition, il n'existe apparemment pas de cycle alimentaire à court terme.

Chez les autres espèces, ces types de cycles alimentaires ne peuvent guère être étudiés qu'en captivité, dans de grands enclos de plein air proches des conditions naturelles. Les très jeunes individus, tout au moins lorsqu'ils sont nourris de Rongeurs nouveau-nés, ont tendance à s'alimenter fréquemment et régulièrement, avec un ou deux repas hebdomadaires (SAINT-GIRONS, 1990). En revanche, la saison d'alimentation des adultes est clairement subdivisée en deux à cinq, généralement trois ou quatre, sous-périodes d'une durée de deux à trois semaines, mais qui peuvent aussi n'être constituées que par un unique gros repas (SAINT-GIRONS, 1979). Les jours ou les semaines qui précèdent la mue, correspondent presque toujours à une période de jeûne, mais ces cycles alimentaires ne sont nullement calqués sur le rythme des mues et ils obéissent probablement à un déterminisme complexe, fonction entre autres de l'état sexuel, du taux de croissance, des réserves lipidiques, etc.

La quantité moyenne de nourriture absorbée par an dans ces conditions semi-naturelles est relativement élevée chez les très jeunes Vipères (jusqu'à 800 pour 100 de leur poids initial la première année) et diminue progressivement au cours de la croissance pour atteindre 200 pour 100 environ lors de la maturité sexuelle. La ration alimentaire des grands mâles adultes, très variable selon les individus et les années, est en moyenne de 115 pour 100 de leur poids. Celle des femelles l'année de la reproduction est faible (environ 55 pour 100), mais elle s'élève à 250-300 pour 100 l'année suivante, pendant laquelle l'animal doit reconstituer ses réserves (SAINT-GIRONS, 1979). Dans la nature, où les Vipères sont plus actives et se déplacent davantage, la quantité de nourriture nécessaire doit être un peu supérieure aux chiffres obtenus en captivité.

C. — DISCUSSION

Les périodes d'alimentation, évidemment liées à la saison pendant laquelle les températures permettent la digestion et dont la durée varie donc selon les régions, dépendent dans une large mesure de l'état sexuel. Les mâles ne s'alimentent pas pendant les périodes d'accouplement, pas plus que les femelles pendant la gestation, sauf celles de *Vipera ursinii*.

En revanche, les femelles adultes non reproductrice et les immatures cherchent à se nourrir pendant toute la saison d'alimentation potentielle. Autrement dit, si l'on tient compte du fait que les deux premiers groupes ont des périodes d'alimentation à peu près complémentaires et que le régime des jeunes diffère notablement de celui des adultes, on s'aperçoit que la compétition alimentaire entre les différentes catégories d'une population est assez faible (fig. 2). Ce n'est pas le cas chez *V. ursinii* où bien souvent, durant l'été, tous les individus se nourrissent d'Orthoptères.

Des rapports entre les cycles alimentaires et les cycles sexuels sont un phénomène très général chez les Serpents. Toutefois, les modes de reproduction et les cycles sexuels diffèrent souvent selon les groupes (SAINT-GIRONS, 1986). Par exemple, chez de nombreux Crotalinae du genre *Crotalus*, la période d'accouplement et de jeûne consécutif des mâles se situe en été et non au printemps (KLAUBER, 1956; DUVALL et coll., 1985). Si bien que de la fin de juillet au début de septembre, les femelles non reproductrices sont les seuls adultes à s'alimenter. D'autre part, les femelles des espèces ovipares recommencent à se nourrir aussitôt après la ponte. Leur saison d'alimentation est donc beaucoup plus longue que celle des femelles vivipares et elles se reproduisent d'ailleurs très généralement chaque année.

L'existence de cycles alimentaires à court terme, surtout chez les espèces ou les individus qui se nourrissent de grosses proies, est un phénomène bien connu en captivité, mais dont le déterminisme complexe mériterait de nouvelles recherches. D'autant que nous ne savons guère ce qui se passe dans la nature. La même remarque s'applique à la ration alimentaire annuelle. La proportion des individus ayant au moins des restes de proies dans l'estomac varie beaucoup selon les espèces et le régime alimentaire : de 5 à 100 pour 100 parmi les 66 taxons passés en revue par SHINE (1986), les chiffres compris entre 30 et 70 pour 100 étant largement majoritaires. De rares études permettent d'avoir une idée de la ration alimentaire dans la nature et confirment que, reproduction et croissance mises à part, les Serpents en général et les Viperidae en particulier sont des animaux économes d'énergie. Par exemple, la ration alimentaire annuelle du Crotalinae *Agkistrodon contortrix* a été estimée entre 125 et 200 pour 100 du poids corporel (SCHOENER, 1977; FITCH, 1982). Ce sont des chiffres tout à fait comparables à ceux que nous avons trouvés chez les Vipères européennes.

Sauf dans des circonstances exceptionnelles (ANDREN, 1982), les adultes des Vipères européennes ne paraissent pas manquer de nourriture. Nous n'avons cependant que très peu de données sur les régions méditerranéennes, moins riches en Microtinae. Le régime très varié de *Vipera latastei* dans l'ensemble de l'Espagne (BEA et BRAÑA, 1988) suggère que le problème pourrait se poser pour cette espèce. D'autre part, les très jeunes Vipères — sauf bien entendu chez *V. ursinii* — paraissent assez souvent sous-alimentées, en raison sans doute de la difficulté de trouver des proies à leur taille, puisqu'elles ne mangent pas d'Invertébrés.

La technique de chasse des Vipères, essentiellement fondée sur l'affût (sit and wait; ambush hunter; acecho) et l'utilisation du venin, réduisent beaucoup le coût énergétique de la recherche et de la capture des proies, ainsi que les risques de prédation qui y sont liés. En conséquence, il paraît probable que l'arrêt de l'alimentation des femelles gestantes n'est pas dû à une moindre capacité de locomotion (coût plus élevé des déplacements et augmentation des risques), mais tout simplement à la limitation physique de l'espace disponible dans la cavité générale (voir SHINE, 1980; SEIGEL et coll., 1987). Le fait que les femelles gestantes de *V. ursinii* continuent à faire de petits repas d'Orthoptères plaide en faveur de cette interprétation. Chez les autres espèces, s'observe toutefois une baisse notable de la motivation alimentaire pendant la gestation car, en captivité, même des Rongeurs nouveau-nés ne sont que rarement ingérés.

CONCLUSION

L'étude du régime des Vipères européennes montre que, même au sein d'un groupe d'espèces étroitement apparentées, les « stratégies » alimentaires peuvent être très variées, y compris d'ailleurs d'une population à l'autre en fonction du milieu. Ces variations concernent aussi bien la proportion des différents types de proies que le niveau de la compétition entre les jeunes et les adultes, ou les corrélations entre la taille et le régime. Et si, à bien des égards, la plupart des Vipères européennes ne diffèrent pas des autres Viperidae des régions tempérées, la position très particulière de *Vipera ursinii* mérite d'être soulignée.

REMERCIEMENTS. — Nous remercions vivement notre Collègue J. THÉODORIDES qui a bien voulu traduire en anglais le summary. Les missions sur le terrain de A. BEA ont bénéficié de l'aide de la EXCMA. Disputacion Floral de Guipuzkoa.

BIBLIOGRAPHIE

- AGRIMI (U.) et LUISELLI (L. M.), 1991. — Feeding strategies of the viper *Vipera ursinii ursinii* (Reptilia: Viperidae) in the Apennines. *Herpetol. J.* (sous presse).
- ANDREN (C.), 1982. — Effect of prey density on reproduction, foraging and other activities in the adder, *Vipera berus*. *Amphibia-Reptilia*, **3**, 81-96.
- ARNOLD (S. J.), 1981. — Behavioral variations in natural populations. I. Phenotypic, genetic and environmental correlations between chemoreceptive responses to prey in the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Évolution*, **35**, 489-509.
- BARON (J.-P.), 1990. — Régime et cycles alimentaires de la Vipère d'Orsini (*Vipera ursinii*) au Mont Ventoux (France). Diplôme non publié, École Pratique des Hautes Études, Montpellier.
- BEA (A.) et BRAÑA (F.), 1988. — Nota sobre la alimentacion de *Vipera latastei*, Bosca, 1878 (Reptilia, Viperidae). *Munibe (Ciencias Naturales)*, **40**, 121-124.

- BESHKOV (V.), 1977. — Über die Biologie und Ökologie der Schlangen in Maleschevskigebirge (Südwestbulgarien). III. Nahrung und Fortpflanzung der Sandotter (*Vipera ammodytes meridionalis* Boulenger). *Ekology*, **4**, 3-11.
- BRANA (F.), BEA (A.) et SAINT-GIRONS (H.), 1988. — Composicion de la dieta y ciclos de alimentacion en *Vipera seoanei* Lataste, 1879. *Munibe (Ciencias Naturales)*, **40**, 19-27.
- DUVALL (D.), KING (M. B.) et GUTZWILLER (K. J.), 1985. — Behavioral ecology and ethology of the prairie rattlesnake. *Nat. Geogr. Res.*, **1**, 80-111.
- FITCH (H. S.), 1960. — Autoecology of the copperhead. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.*, **13**, 85-288.
- FITCH (H. S.), 1982. — Resources of a snake community in prairie-woodland habitat of Northeastern Kansas. In: *Herpetological communities*, N. J. SCOTT, éd. *Fish. Wild. Serv. Wildl. Res. Rep.*, **13**, 83-97.
- GLOYD (H. K.) et CONANT (R.), 1990. — *Snakes of the Agkistrodon complex*. Contribution to Herpetology, n° 6, 614 p.
- KEENLYNE (K. D.) et BEER (J. R.), 1973. — Food habits of *Sistrurus catenatus catenatus*. *J. Herpetol.*, **7**, 382-384.
- KJAERGAARD (J.), 1981. — A method for examination of stomach content in live snakes and some information on feeding habits in common viper (*Vipera berus*) in Denmark. *Natura Jutlandica*, **19**, 45-48.
- KLAUBER (L. M.), 1956. — *Rattlesnakes*, Vol. I. Univ. Calif. Press., Berkeley et Los Angeles, 708 p.
- KLIMSTRA (W. D.), 1959. — Food of the racer, *Coluber constrictor*, in Southern Illinois. *Copeia*, 1959, 210-214.
- KOTENKO (T. I.), 1989. — *Vipera ursinii renardi* (Reptilia: Serpentes) in the Ukraine. *Abstract First World Congress of Herpetology, Canterbury, P.*
- KRASSAWZEFF (B. A.), 1943. — Zur Biologie der Steppenotter im Nordkaukasus. *Zool. Anz.*, **142**, 141-144.
- LUDWIG (J. A.) et REYNOLDS (J. F.), 1988. — *Statistical ecology. A primer methods on computing*. J. Wiley & Sons, New York, 337 p.
- LUISELLI (L. M.) et AGRIMI (U.), 1991. — Composition and variation of the diet of *Vipera aspis francisciredi* in relation to age and reproductive stage. *Amphibia-Reptilia*, **12**, 137-144.
- MAKEYEV (M. V.), 1964. — On the biology of *Vipera ursinii* on the Chu-Ili plateau (en russe). *Zool. Zh. SSSR, Moscou*, **43**, 1726-1727.
- MONNEY (J. C.), 1990. — Régime alimentaire de *Vipera aspis* L. (Ophidia, Viperidae) dans les préalpes fribourgeoises (ouest de la Suisse). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, **53**, 40-49.
- MUSHINSKY (H. R.), 1987. — Foraging ecology. In: *Snakes. Ecology and evolutionary biology*, R. A. SEIGEL, J. T. COLLINS et S. S. NOVAK, édés. MacMillan, New York, 302-334.
- NAULLEAU (G.), 1983. — Action de la température sur la digestion chez cinq espèces européennes du genre *Vipera*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **108**, 47-58.
- PIELOWSKI (Z.), 1962. — Untersuchungen über die Ökologie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.). *Zool. Jb. Syst.*, **89**, 479-500.
- POMIANOWSKA-PILIPIUK (I.), 1974. — Energy balance and food requirements of adult vipers (*Vipera berus* L.). *Ekologia Polska*, **22**, 195-211.
- PRESTT (I.), 1971. — An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *J. Zool., Lond.*, **164**, 373-418.
- ROLLINAT (R.), 1934. — *La vie des Reptiles de la France centrale*. Delagrave, Paris, 340 p.
- SAINT-GIRONS (H.), 1971. — Les Vipères d'Europe occidentale. In: *La grande Encyclopédie de la Nature. Les Reptiles*. T. XI. Bordas, Paris, 609-636.
- SAINT-GIRONS (H.), 1973. — Nouvelles données sur la Vipère naine du Haut-Atlas, *Vipera latastei monticola*. *Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc.*, **53**, 111-118.

- SAINT-GIRONS (H.), 1979. — Les cycles alimentaires des Vipères européennes dans des conditions semi-naturelles. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **19**, 125-134.
- SAINT-GIRONS (H.), 1980 a. — Biogéographie et évolution des Vipères européennes. *C. R. Soc. Biogéogr.*, n° 496, 146-172.
- SAINT-GIRONS (H.), 1980 b. — Modifications sélectives du régime des Vipères (Reptilia: Viperidae) lors de la croissance. *Amphibia-Reptilia*, **1**, 127-136.
- SAINT-GIRONS (H.), 1983. — Régime et rations alimentaires des Serpents. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **108**, 431-437.
- SAINT-GIRONS (H.), 1986. — Caractères éco-physiologiques du cycle sexuel des Serpents dans les régions tempérées. In: *Endocrine regulations as adaptative mechanism to the environment*, I. ASSENMACHER et J. BOISSIN, édés. CNRS, Paris, 63-77.
- SAINT-GIRONS (H.), 1990. — Croissance, maturité sexuelle et variations ontogéniques des périodes d'alimentation et des mues chez deux Vipères hybrides (*Vipera aspis* × *V. seoanei*) dans des conditions semi-naturelles. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, n° 54, 62-68.
- SAINT-GIRONS (H.) et NAULLEAU (G.), 1981. — Poids des nouveau-nés et stratégies reproductrices des Vipères européennes. *Rev. Écol.*, **35**, 597-616.
- SEBELA (M.), 1980. — The diet of the common viper (*Vipera berus*) in the area of Mt. Kralicky Sneznik. *Folia Zoologica*, **29**, 117-123.
- SEIGEL (R. A.), HUGGINS (M.) et FORD (N. B.), 1987. — Reduction in locomotor ability as a cost of reproduction in gravid snakes. *Oecologia (Berlin)*, **73**, 481-485.
- SCHOENER (T. W.), 1977. — Competition and the niche. In: *Biology of the Reptilia*. V. 7, C. GANS et D. W. TINKLE, édés. Academic Press, New York, 35-136.
- SHINE (R.), 1980. — Ecology of the australian death adder *Acanthophis antarcticus* (Elapidae): evidence for convergence with the Viperidae. *Herpetologica*, **36**, 281-289.
- SHINE (R.), 1986. — Ecology of a low-energy specialist: foodhabits and reproductive biology of the arafura filesnake (Acrochordidae). *Copeia*, 424-437.

RÉSUMÉ. — Les données existantes sur le régime alimentaire des Vipères européennes mettent en évidence des différences spécifiques innées et de très larges capacités d'adaptation selon les milieux, ainsi que d'importantes variations ontogéniques pour la plupart liées à la taille. Les cycles alimentaires varient en fonction du régime, de l'âge et de l'état sexuel.

SUMMARY. — The dietary of european vipers belonging to the genus *Vipera* differs according to the species, the life-stage and the environment attended. Most of the species feed exclusively or essentially on tetrapod vertebrates among which the small mammals and chiefly the Microtinae represent the majority of the preys of the adults. However, *V. monticola* feeds exclusively on Lizards and *V. ursinii* is the only species of the genus which swallows regularly and sometimes uniquely invertebrates, essentially Orthoptera. Except in the case of *V. monticola*, the dietary of the adults is liable to variation according to the environment and the availability of the preys. In case of necessity kinds of preys which are not habitually eaten such as Amphibians may occupy a dominant share in the dietary.

The important ontogenic variations of the dietary are most frequently linked with the capacities of ingestion, therefore with the size of the vipers and not with modifications of the alimentary habits. However, except with *V. ursinii* and *V. monticola*, the lizards become more and more rare in the dietary during the growth and as a general rule finish but not being any more eaten by the adults.

The digestion is only possible during the sufficiently warm seasons. In this frame the length of the period or periods of alimentation is dependent on the sexual condi-

tion and the males do not feed during the mating period. In most of the species it is the same with the pregnant females, whereas the non reproductive females and the immatures feed during all the potential feeding season. There are however short alimentary cycles of which the rhythm depends only partially of the molts. *V. ursinii* represents a particular case according to the place occupied by Orthoptera in its dietary and the females carry on their feeding during the gestation. Besides, in the populations feeding exclusively on Orthoptera, the feeding season starts only with the apparition of larvae over 16 mm, at the end of June, but there are apparently no short term feeding cycles.