

Déplacements postnataux et philopatrie chez la Vipère péliade (*Vipera berus*) et la Vipère aspic (*Vipera aspis*) : étude à long terme dans l'ouest de la France

Postnatal movements and philopatry in the Common Adder (*Vipera berus*) and the Asp Viper (*Vipera aspis*): a long-term study in western France

Gaëtan GUILLER^{(1)*} & Olivier LOURDAIS⁽²⁾

⁽¹⁾ N°1 Le Grand Momesson 44130 Bouvron, France

⁽²⁾ Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS, F-79360, Villiers en Bois, France

*Auteur correspondant : Gaëtan Guiller, gaetan.guiller@free.fr

Résumé – La philopatrie est souvent mentionnée chez les serpents, mais elle est rarement étudiée depuis la naissance. Nous présentons ici des résultats sur les déplacements postnataux chez deux espèces de vipères (*Vipera berus* et *Vipera aspis*) en situation de contact dans l'ouest de la France au sein du département de la Loire-Atlantique. Cette étude s'inscrit sur du long terme (1999 – 2025) au sein d'un paysage de bocage combinant des habitats linéaires (haies) et surfaciques (friches et landes). Nos résultats confirment que ce sont des espèces qui effectuent leur cycle de vie aux environs immédiats de leurs lieux de naissance (quelques centaines de mètres au maximum) avec dans de rares cas, un éloignement supérieur à 1 kilomètre. Nous mettons également en lumière des différences selon l'espèce, le sexe, l'âge et le type d'habitat. Ces éléments sont essentiels dans la protection et la gestion des habitats pour ces espèces et notamment l'importance de maintenir et de restaurer des corridors fonctionnels (e.g., haies, lisières bien structurées) afin de garantir les flux de gènes à l'échelle du paysage et minimiser le risque d'extinction locale.

Mots-clés – Dispersion, Mouvement, Paysage, Reproduction, Reptiles.

Abstract – Philopatry is frequently reported in many snake species, but it is rarely studied from birth. Here, we present results on postnatal movements in two viper species (*Vipera berus* and *Vipera aspis*) occurring in a contact zone in western France, within the Loire-Atlantique department. This long-term study (1999–2025) was conducted in a bocage landscape combining linear habitats (hedgerows) and patch habitats (fallow land and heathland). Our results confirm that these species complete their life cycle in the immediate vicinity of their birth sites (generally within a few hundred meters), with rare cases of movements exceeding one kilometer. We also highlight differences according to species, sex, age, and habitat type. These findings are essential for the conservation and management of habitats for these species, particularly the importance of maintaining and restoring functional corridors (e.g., hedgerows, well-structured habitat edges) to ensure gene flow at the landscape scale and minimize the risk of local extinctions.

Mots-clés – Dispersal, Landscape, Movement, Reproduction, Reptiles.

INTRODUCTION

Un déclin marqué de la biodiversité est observé depuis le XX^{ème} siècle (Newbold *et al.* 2016, Ceballos *et al.* 2017), avec une accélération au cours des dernières décennies (Leclère *et al.* 2020). La perte d'habitat, la modification et la simplification d'origine anthropique des paysages en constituent les causes principales. Les pratiques agricoles industrielles affectent notamment les habitats et, par conséquent, de nombreux groupes faunistiques (Pointereau *et al.* 2007, Boissinot *et al.* 2013, Foucart 2019, Lourdaï *et al.* 2025, Monnet

et al. 2025). Le statut de conservation des reptiles a été évalué seulement récemment (Cox *et al.* 2022), cette étude montrant que 20 % des espèces sont menacées dans le Monde. Ce constat affecte particulièrement les serpents (Reading *et al.* 2010). Parmi ces derniers, ceux ayant des déplacements réduits ou des domaines vitaux de petite surface sont particulièrement menacés, comme les vipères d'Europe occidentale (Ursenbacher 1998, Cauvet 2003, Guiller & Legentilhomme 2006, François *et al.* 2021). En effet, leur faible vagilité les expose aux modifications, même infimes, de leur environnement.

Les constats de déclin des populations de vipères ont contribué à élever trois espèces de vipères françaises sur les quatre au statut de « en danger » pour la Vipère d'Orsini *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) ou de « vulnérable » pour la Vipère péliade *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) et la Vipère de Seoane *Vipera seoanei* Lataste, 1879, sur la liste rouge nationale (MNHN, UICN France & SHF 2016). Ces tendances ont participé à la protection intégrale des vipères françaises ainsi que de leurs habitats en 2021 (Arrêté du 08 janvier 2021). Notons que pour la quatrième espèce, la Vipère aspic *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758), son statut vient d'être classé « vulnérable » dans la liste rouge européenne (Bowles *et al.* 2025). Face à ces alertes, un Plan National d'Action (PNA) a été mis en place dans le but de limiter le déclin dans les secteurs encore favorables aux vipères (Kouyoumdjian & Kotwica 2025). Un élément central pour optimiser les mesures de conservation et de la gestion des habitats est de mieux comprendre l'écologie spatiale et les capacités de déplacement de ces espèces. Dans un contexte de dégradation des habitats, il est important d'identifier les facteurs qui influencent la mobilité des individus.

La diversité des travaux publiés sur les vipères d'Europe occidentale a fortement amélioré leurs connaissances avec des avancées en écologie (Naulleau 1997, Saint Girons 1997, Graitson 2008), en écophysiologie (Dupoué & Lourdaï 2014, Dezetter *et al.* 2021), en génétique (Ursenbacher *et al.* 2015) ou encore dans la connaissance de leurs répartitions (Guillon 2012). La reproduction a été particulièrement étudiée (Monney 1996, Bonnet *et al.* 2002, Lourdaï *et al.* 2004, 2013, 2017, Guiller *et al.* 2012). Les déplacements des adultes et la surface des domaines vitaux sont assez bien connus grâce aux suivis par Capture-Marquage-Recapture (CMR) et à la radio-télémetrie (Naulleau 1970, Monney 1996, Naulleau *et al.* 1996, Saint Girons 1997). Alors que les mâles sont particulièrement mobiles en période d'accouplement (nomadisme reproductif), les femelles le sont beaucoup moins, particulièrement lors de la gestation où elles réduisent considérablement leur déplacement (Madsen & Shine 1992, Naulleau 1997).

Certains aspects sont encore lacunaires, comme celui concernant les déplacements des nouveau-nés dans la nature (Saint Girons 1981). La tendance à rester à l'endroit ou aux environs du lieu de naissance est connue chez de nombreux vertébrés (c'est ce qu'on appelle la philopatrie) avec des

implications directes en termes de fonctionnement des populations et de sensibilité aux modifications du paysage. La difficulté à capturer puis retrouver des nouveau-nés dans la nature (Saint Girons 1996), ainsi que le nombre important d'heures de terrain nécessaire explique probablement cette lacune dans la littérature sur la dispersion des vipéreaux. Pourtant, ces données sont particulièrement importantes pour évaluer le degré de philopatrie chez ces espèces et donc le niveau de sensibilité à l'échelle du paysage. Dans cette étude, nous apportons des données sur le déplacement des vipères jusqu'à l'âge adulte, et au-delà de la maturité, par rapport à leur lieu de naissance. Les résultats présentés ici sont issus d'un suivi à long terme dans l'ouest de la France, dans un contexte agricole (bocage), chez la Vipère péliade et la Vipère aspic. A partir de ces données de terrain, nous allons pouvoir tester différentes hypothèses afin de savoir si les déplacements sont influencés selon l'appartenance spécifique, le sexe et l'âge. De plus, pour *V. berus* nous allons tester l'influence du type d'habitat sur ses déplacements.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Espèces étudiées

Nous avons suivi la Vipère péliade, espèce d'affinités climatiques boréales, et la Vipère aspic, espèce médio-européenne. Notre zone d'étude est située dans le département de la Loire-Atlantique où *V. berus*, est en limite sud de répartition alors que *V. aspis* est en limite nord avec des cas d'hybridation ponctuellement observés (Guiller *et al.* 2016). La période d'activité des deux espèces dans cette région est similaire ; elle débute entre la fin du mois de février et le début du mois de mars pour se terminer entre la fin du mois d'octobre et le début du mois de novembre (Saint Girons 1975, Guiller *et al.* 2014). Ainsi, la durée moyenne annuelle de la période d'activité est d'environ 240 jours pour les mâles et d'environ 225 jours pour les femelles (Guiller *et al.* 2014). Les critères de taille et l'âge de la maturité sont également similaires chez les deux espèces. Les mâles peuvent être considérés comme adultes lorsqu'ils atteignent 42 cm de longueur totale et 47 cm chez les femelles (Naulleau & Bonnet 1996, Guiller & Legentilhomme 2015). Selon le taux de croissance à cette latitude, les mâles atteignent la maturité vers l'âge de deux ans et les femelles vers l'âge de trois ans (Naulleau 1997, Guiller 2012).

La période d'accouplement entre ces deux espèces de vipères se chevauche régulièrement sous cette latitude, mais quelques différences notables sont à préciser. Les mâles de *V. berus* s'accouplent seulement après avoir effectué une mue prénuptiale en avril (Saint Girons 1980, Monney 1996), alors que chez *V. aspis*, l'accouplement débute dès l'émergence vernale des femelles reproductrices. Chez cette dernière, un accouplement automnal peut également avoir lieu (Naulleau 1997). Ensuite, les femelles des deux espèces effectuent une mue au moment de l'ovulation entre fin mai et début juin (Naulleau 1981). Débute alors une gestation qui dure deux à trois mois selon les conditions estivales. Dans la zone d'étude, la parturition a lieu en moyenne fin août pour *V. berus* et environ 15 jours plus tard pour *V. aspis* (Guiller *et al.* 2012). À la naissance, les jeunes ont une longueur totale moyenne de 18,5 cm chez *V. berus* et de 19,5 cm chez *V. aspis* (Saint Girons & Naulleau 1981, Guiller *et al.* 2012).

Zone d'étude

L'étude a été réalisée dans un paysage bocager du nord-ouest de la France au sein du département de la Loire-Atlantique sur les communes de Bouvron et de Blain. Le secteur se définit par un bocage remembré à partir de la deuxième moitié du XX^{ème} siècle, ce qui a entraîné des modifications paysagères brutales (Léraud & Van Hove 2024). L'impact agricole sur les habitats linéaires se poursuit encore de nos jours avec une réduction constante des haies par l'arrachage, ainsi qu'une modification de la structure de la plupart des haies restantes par la diminution de leur largeur et la disparition de l'ourlet (strate herbacée et broussailleuse de la base de la haie). S'ajoute à cela la quasi disparition des prairies humides et permanentes, des mares et des landes. Cette simplification du paysage est la principale cause du déclin des squamates et particulièrement des vipères dans ce secteur (Guiller *et al.* 2022). Dans ce contexte, l'essentiel des individus de vipères sont trouvées dans deux grands types d'habitats : linéaire et surfacique.

L'habitat linéaire concerne le paysage de bocage avec un réseau de haies et des bosquets bordant des zones ouvertes (routes, cultures, prairies rases pâturées ou fauchées). Ces espaces ouverts représentent des obstacles pour le déplacement des vipères (Guiller 2021). Les habitats linéaires considérés dans cette étude sont des espaces agricoles bocagers avec une densité importante de haies (en moyenne 100m/ha) mais exposés à des dégradations (Guiller *et*

al. 2022). L'habitat surfacique se rapporte aux landes et aux friches (parcelle en déprise agricole) caractérisées par une végétation assez dense et continue combinant la strate herbacée, les sous-arbrisseaux et les arbrisseaux. Les sites surfaciques concernés par cette étude peuvent s'étendre sur des surfaces de 1,7 à 11 hectares.

Suivi des individus sur le terrain

Les sessions de terrain ont été réalisées entre 1999 et 2025 (1900 sessions de terrain et environ 2500 heures). Les visites sont calquées sur la période d'activité des vipères, à raison d'une prospection par semaine. Les prospections rayonnent autour des lieux de naissance (voir chapitre suivant) à la recherche de vipères en héliothermie en bordure de haies et de bosquets (habitat linéaire) et au sein des landes et des friches agricoles (habitat surfacique). La recherche des vipères sur le terrain a été effectuée par une seule personne (GG) limitant ainsi le biais de détection.

L'identification individuelle des vipères est effectuée par la coupe d'une à deux écailles ventrales. Ce marquage est indolore, fiable sur le long terme et utilisé depuis longtemps (Baron 1997, Guiller 2022). Chaque vipère découverte est capturée pendant un laps de temps très court qui permet de vérifier si l'animal est connu (contrôle des écailles ventrales) et de mesurer sa taille corporelle et totale avec un mètre à ruban. Cette mesure permet de savoir si l'animal a atteint une taille adulte. La vipère est ensuite replacée quelques minutes après sa manipulation à l'endroit précis de sa capture (point de position) qui est soigneusement relevé. Deux méthodes ont été utilisées pour enregistrer ce point de position. Entre 1999 et 2016 : à l'aide d'un télémètre laser (Bushnell Yardage pro® Compact 600) dont chaque point est ensuite reporté sur une planche cadastrale ; et de 2017 à 2025 : par géolocalisation à l'aide d'un GPS (Garmin eTrex® 10), dont les coordonnées du point sont ensuite reportées sur une imagerie satellite (Google Earth®).

Localisation du lieu de naissance et mesure des déplacements

L'étude des femelles gestantes montre qu'elles n'effectuent plus de déplacement à la fin de leur gestation et que les mises-bas ont lieu dans les environs immédiats (3 à 4 mètres) de la placette de thermorégulation (Monney 1996, Naulleau 1997). Le point de position des femelles en fin de gestation correspond donc au lieu de naissance probable des

futurs nouveau-nés. Les vipères femelles gestantes sont capturées au mois d'août et sont installées en conditions contrôlées, selon un protocole standardisé (voir Lourdaïs *et al.* 2004, Guiller *et al.* 2012). Cette méthode permet d'avoir accès aux données de reproduction (Saint Girons 1996) et est parfaitement tolérée par les deux espèces. Dès qu'une parturition à lieu, la date est consignée, les nouveau-nés sont sexés et mesurés. Chaque vipéreau est marqué individuellement. Ces derniers sont ensuite replacés avec leur mère quelques heures après leur naissance (maximum 24h) à l'emplacement exact du point de capture de la mère avant sa parturition. Les points de position relevés à chacune des recaptures de vipère permettent de mesurer la distance euclidienne (distance en ligne droite la plus courte entre deux points) depuis le point de relâché initial, qui correspond à son lieu de naissance comme évoqué précédemment. On obtient ainsi la Distance au Lieu de Naissance (DLN).

RÉSULTATS

Effectif des recaptures et Distance au Lieu de Naissance

Nous avons obtenu des données sur 191 parturitions comprenant 1161 nouveau-nés pour *V. berus* et 88 parturitions avec 519 vipéreaux pour *V. aspis*. Un total de 182 *V. berus* (76 mâles et 106 femelles) et 115 *V. aspis* (50 mâles et 65 femelles) ont pu être retrouvés au moins une fois après leur naissance, soit 16 % et 22 % de vipéreaux retrouvés respectivement pour *V. berus* et *V. aspis* (Tab. 1). Chez *V. berus*, 413 points de position ont été collectés et 260 chez *V. aspis*.

La distribution des DLN selon les classes de distance montre une distribution avec une prédominance de faibles valeurs pour les deux espèces ce qui est en accord avec une faible mobilité (Fig. 1). La majorité des femelles sont observées respectivement dans les trois premières (*V. berus*) et dans les deux premières (*V. aspis*) classes de distance, et ce sont essentiellement des mâles que l'on retrouve au sein des classes de distance les plus éloignées. Les DLN moyennes (sexes et classes d'âge confondus) tendent à être plus faibles chez *V. berus* ($166,3 \pm 175,6$ mètres) que chez *V. aspis* ($219,6 \pm 279,0$ mètres). La DLN maximale observée chez *V. berus* est de 725 mètres (Fig. 1) chez un individu âgé de 433 jours (1,19 an). Chez *V. aspis*, la DLN maximale est de 1520 mètres (Fig. 1) à l'âge de 933 jours (2,56 ans).

Tableau 1 – Récapitulatif de l'effectif des vipéreaux revus au moins une fois sur le terrain. Les moyennes $\pm$ écart type des DLN (Distance au Lieu de Naissance en mètres) sont présentées pour les deux espèces selon le sexe et le stade. Les durées de suivis individuels (moyennes $\pm$ écart type et maximum, en jours) sont également présentées. La classe des nouveau-nés correspond à l'intervalle entre la naissance et le premier hiver et les juvénile à l'intervalle entre la sortie du premier hiver et la maturité.

Table 1 – Summary of the number of viper hatchlings observed at least once in the field. Mean $\pm$ standard deviation of DLN (distance to birth site in meters) are presented for both species according to sex and life stage. Individual tracking durations (mean $\pm$ standard deviation and maximum, in days) are also presented. The term "newborn" corresponds to the interval between birth and first winter, and "juvenile" to the interval between emerging from first winter and reaching maturity.

	<i>V. berus</i> mâle	<i>V. berus</i> femelle	<i>V. aspis</i> mâle	<i>V. aspis</i> femelle
Nombre d'individus revus	76	106	50	65
Nombre de positions nouveau-nés	25	27	14	19
Nombre de position juvéniles	47	68	33	47
Nombre de position adultes	103	143	71	76
DLN moyenne nouveau-nés	82,2 $\pm$ 129,1	47,4 $\pm$ 60,6	35,0 $\pm$ 40,6	14,6 $\pm$ 24,7
DLN moyenne juvéniles	214,8 $\pm$ 207,2	90,0 $\pm$ 126,8	157,5 $\pm$ 202,9	125,4 $\pm$ 133,6
DLN moyenne adultes	233,5 $\pm$ 206,5	175,2 $\pm$ 149,0	469,6 $\pm$ 354,7	156,6 $\pm$ 180,1
Durée moyenne suivi	898,5 $\pm$ 794,5	1139,5 $\pm$ 856,2	867,8 $\pm$ 669,0	937,5 $\pm$ 818,6
Durée maximale de suivi	3903	3321	2844	3867

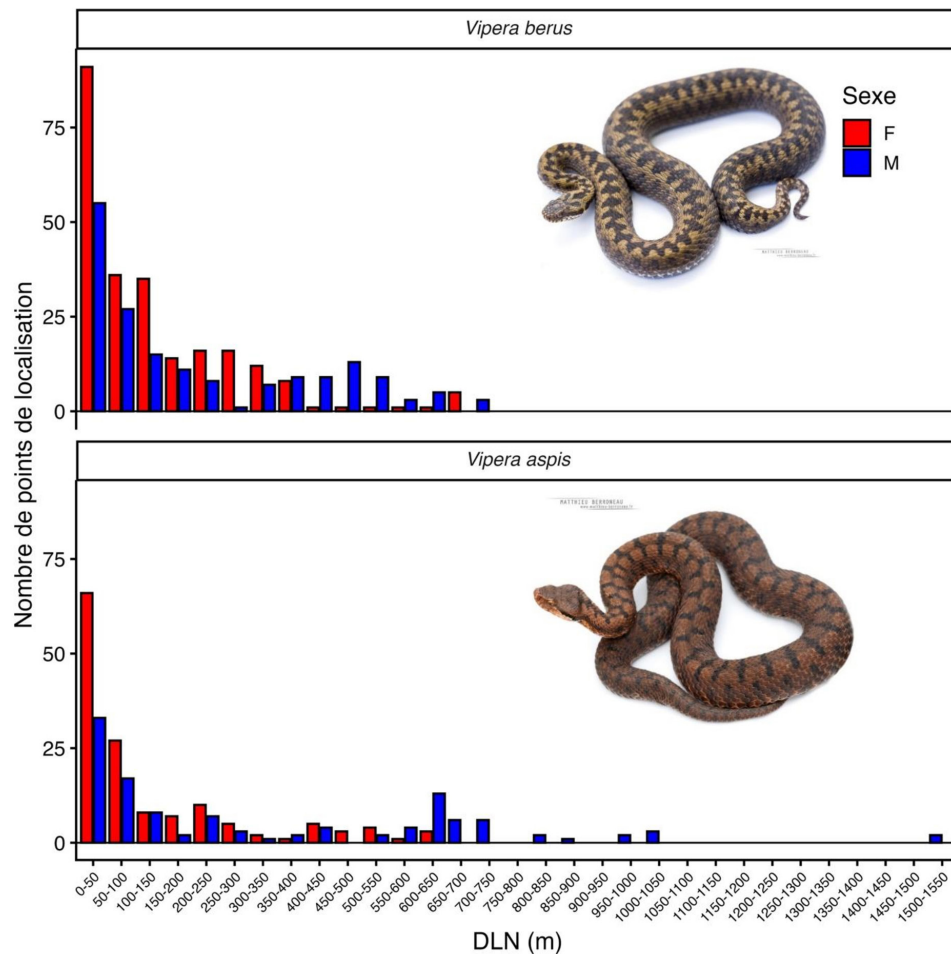


Figure 1 - Distribution des DLN (Distance au Lieu de Naissance en mètres) chez *V. berus* (haut) et *V. aspis* (bas). Les barres représentent le nombre de points de localisation par classe de distance (50 mètres) et par sexe. Photo © Matthieu Berroneau.

Figure 1 - Distribution of DLN (distances to birth site in meters) for *V. berus* (top) and *V. aspis* (bottom). The bars represent the number of location points per distance class (50 meters) and per sex. Photo © Matthieu Berroneau.

Influence de la maturité et du sexe

Chez les deux espèces, on remarque que les DLN sont dépendantes des classes d'âge et du sexe. Les DLN sont les plus basses l'année de naissance avec les jeunes qui restent généralement à proximité directe du lieu de relâché, donc du lieu probable de naissance (avec cependant quelques exceptions). Ensuite, les DLN deviennent plus élevées chez les juvéniles (Fig. 2). La différence entre les sexes apparaît dès le stade juvénile chez *V. berus* alors qu'elle est surtout observée chez les adultes pour *V. aspis* (Fig. 2). En ne considérant que les données des individus adultes, on constate chez *V. berus* que les mâles sont retrouvés avec une DLN moyenne de $233,5 \pm 207,5$ mètres alors que les femelles ont une DLN moyenne de seulement $175,2 \pm 149,1$ mètres. Chez *V. aspis*, on observe également une DLN plus élevée chez les mâles avec une moyenne de $469,6 \pm 357,2$ mètres, contre $156,6 \pm 180,9$ mètres pour les femelles.

Variations individuelles

L'étude des DLN selon l'âge met en avant des variations remarquables entre les individus du même sexe, et ce, chez les deux espèces (Tab. 2, Fig. 3).

Vipera berus : on observe une DLN plus élevée chez quelques mâles entre la naissance et le premier hiver (Fig. 3). Un nombre presque équivalent de mâles et de femelles ont pu être suivis après leur maturité (42 mâles et 46 femelles) jusqu'à l'âge de presque 11 ans pour les mâles et 9 ans pour les femelles (Tab. 1). On remarque dans un même temps de grandes variations individuelles (Fig. 3). Par exemple, un mâle adulte peut être retrouvé encore sur son lieu de naissance après 2414 jours (6,61 ans) et un autre avec une DLN de 708 mètres à 1091 jours (2,99 ans). Ce même constat est observé chez les femelles, avec l'exemple d'une femelle ayant une DLN de 3 mètres à l'âge de 1461 jours (4,00 ans) et une autre avec une DLN de 690 mètres à l'âge de 2472 jours (6,77 ans).

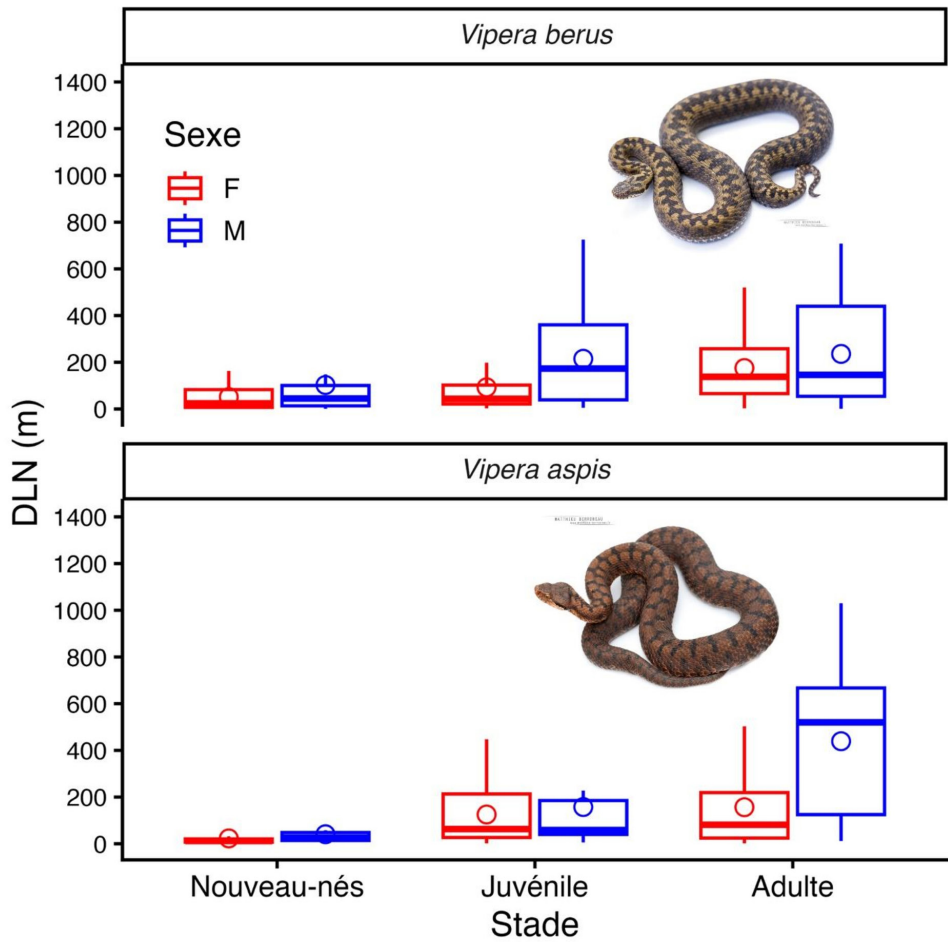


Figure 2 - Distribution des DLN (Distance au Lieu de Naissance en mètres) chez *V. berus* (haut) et *V. aspis* (bas) selon le sexe et la classe d'âge. Les boîtes à moustaches représentent la médiane, les quartiles et l'étendue des valeurs. Les cercles indiquent les valeurs moyennes. La classe des nouveau-nés correspond à l'intervalle entre la naissance et le premier hiver. Photo © Matthieu Berroneau.

Figure 2 - Distribution of DLN (distance to birth site in meters) in *V. berus* (top) and *V. aspis* (bottom) according to sex and age class. Box plots represent the median, quartiles, and range of values. Circles indicate mean values. The newborn class corresponds to the interval between birth and first winter. Photo © Matthieu Berroneau.

Tableau 2 - Amplitude des DLN (Distance au Lieu de Naissance en mètres) selon l'espèce, le sexe et la classe d'âge, mettant en évidence une variabilité individuelle. * Période entre la naissance et le premier hiver. Les cases grisées correspondent au stade adulte. Chez les deux espèces, la maturité est atteinte généralement la troisième année chez les mâles et la quatrième année chez les femelles.

Table 2 - Range of DLN (distance to birth site in meters) according to species, sex, and age class, highlighting individual variability. * Period between birth and first winter. Shaded cells correspond to the adult stage. In both species, maturity is generally reached in the third year for males and the fourth year for females.

		Age en année	0*	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Vipera berus</i>	Mâles	min	0	5	11	14	10	10	1	0	-	-	-	405
		max	468	725	514	708	598	636	350	32	-	23	420	547
	Femelles	min	0	0	6	17	3	10	20	50	165	60	-	-
		max	201	593	600	520	368	380	680	690	230	74	-	-
<i>Vipera aspis</i>	Mâles	min	0	6	12	18	64	213	66	-	205	-	-	-
		max	128	728	833	1520	1003	887	678	658	263	-	-	-
	Femelles	min	0	2	4	8	5	25	20	-	-	-	20	-
		max	95	613	448	622	565	503	165	45	2	-	28	23

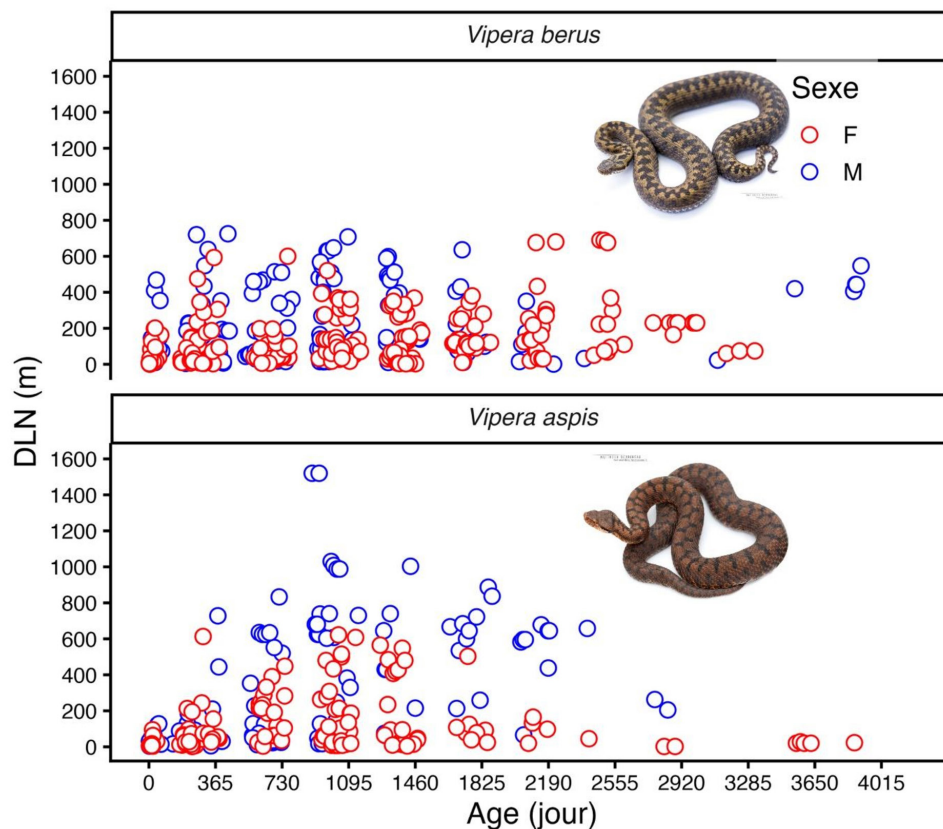


Figure 3 - Relation entre la DLN (Distance au Lieu de Naissance en mètres) et l'âge exact (jours) chez *V. berus* (haut) et *V. aspis* (bas). Chaque cercle correspond à une observation et les couleurs indiquent le sexe. Photo © Matthieu Berroneau.

Figure 3 - Relationship between DLN (distance to birth site in meters) and exact age (days) in *V. berus* (top) and *V. aspis* (bottom). Each circle corresponds to an observation, and colors indicate sex. Photo © Matthieu Berroneau.

Vipera aspis : on constate également que les mâles ont les DLN les plus élevées chez cette espèce (Fig. 3). 23 mâles et 22 femelles ont pu être suivis au-delà de leur maturité sexuelle jusqu'à l'âge de presque 8 ans pour les mâles et plus de 10 ans pour les femelles (Tab. 1). Comme chez l'espèce précédente, on constate une forte variabilité individuelle (Fig. 3). En effet, un mâle adulte a été retrouvé avec une DLN de 66 mètres à l'âge de 2054 jours (5,63 ans), alors qu'un autre avec une DLN de 1520 mètres à l'âge de 895 jours (2,45 ans). Cette disparité dans les DLN se retrouve aussi chez les femelles qui peuvent être observées avec une DLN de 2 mètres à l'âge de 2884 jours (7,90 ans) ou avec une DLN de 608 mètres pour un âge de 1133 jours (3,10 ans).

Influence de l'habitat (linéaire versus surfacique)

La comparaison porte uniquement sur *V. berus* pour laquelle les données sont suffisantes pour les deux habitats. Nous avons considéré uniquement les individus adultes. Les données s'appuient sur 101 points de position pour l'habitat linéaire (44

pour les mâles et 57 pour les femelles) et 145 points de position pour l'habitat surfacique (59 pour les mâles et 86 pour les femelles). Les DLN sont plus importantes dans l'habitat surfacique que dans l'habitat linéaire et cette différence s'exprime chez les deux sexes (Fig. 4). Ainsi, chez les mâles, les DLN en habitat linéaire sont de $180,8 \pm 193,0$ mètres et de $272,8 \pm 210,8$ mètres en habitat surfacique. Chez les femelles, les DLN sont de $140,4 \pm 104,4$ mètres et de $198,3 \pm 169,1$ mètres respectivement en habitat linéaire et surfacique (Fig. 4).

DISCUSSION

Cette étude avait pour objectif de mieux comprendre les déplacements de ces deux espèces de vipères au cours de leur vie, afin de cerner davantage la surface nécessaire à prendre en considération lors des programmes de conservation. Nos résultats confortent clairement le haut degré de philopatrie de ces vipères. Les mécanismes de dispersion sont complexes et peuvent être influencés par de nombreux facteurs comme la compétition intraspécifique, l'évitement de la consanguinité,

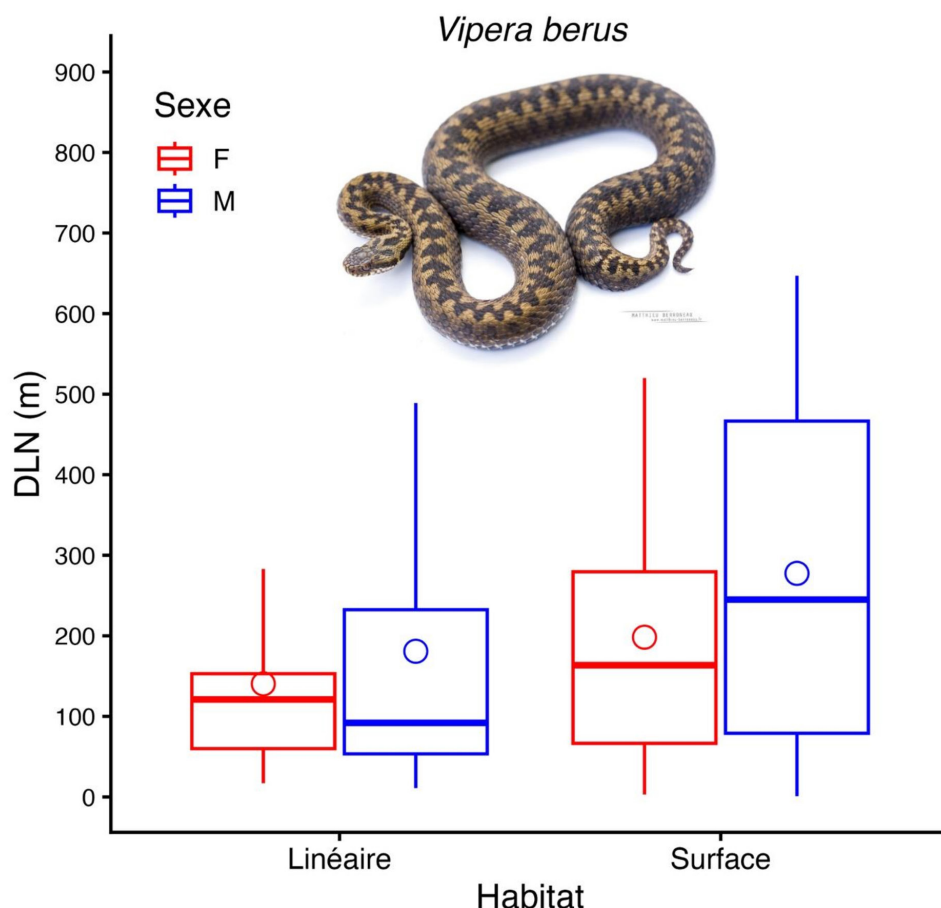


Figure 4 - Distribution des DLN (Distance au Lieu de Naissance en mètres) chez les individus adultes de *V. berus* selon le type d'habitat (habitats linéaires : haies ; habitats surfaciques : friches et landes) et le sexe. Les boîtes à moustaches représentent la médiane, les quartiles et l'étendue des valeurs. Les cercles indiquent les valeurs moyennes. Photo © Matthieu Berroneau.

Figure 4 - Distribution of DLN (distance to birth site in meters) in adult *V. berus* individuals according to habitat type (linear habitats: hedgerows; area habitats: wastelands and heaths) and sex. Box plots represent the median, quartiles, and range of values. Circles indicate mean values. Photo © Matthieu Berroneau.

la disponibilité trophique ou la qualité de l'habitat (Clobert *et al.* 2003, Danchin *et al.* 2005). Une étude sur une espèce de lézard d'Amérique du Nord, *Uta stansburiana*, met en évidence qu'à âge égal, les grands individus se dispersent davantage que les petits individus (Sinervo *et al.* 2006). En France, il a été mis en évidence chez le Lézard vivipare *Zootoca vivipara*, que les femelles âgées produisaient plus de jeunes philopatriques que les femelles moins âgées (Ronce *et al.* 1998).

Il est connu que les deux espèces de vipères étudiées ici présentent une philopatrie élevée et que cette tendance est plus marquée chez les femelles que chez les mâles (François *et al.* 2021). Cependant, peu de données chiffrées de déplacement sont disponibles par rapport au lieu de naissance. Ainsi, chez les femelles adultes, l'éloignement moyen du lieu de naissance est de seulement 175,2 mètres pour *V. berus* et de 156,6 mètres pour *V. aspis*. Chez les

mâles adultes, cette DLN moyenne varie entre 233,5 mètres pour *V. berus* et 469,6 mètres pour *V. aspis* (Tab. 1). Ces différences intègrent probablement les variations liées à la période de reproduction qui se caractérise chez les vipéridés par un nomadisme des mâles (Madsen *et al.* 1993, Glaudas *et al.* 2020) et où les déplacements linéaires augmentent les chances de rencontre avec les femelles (Duvall & Schuett 1997, Sivan *et al.* 2025). Notre approche étant basée sur la distance euclidienne au point de naissance, les mouvements réalisés au sein de cet espace ne sont pas quantifiés. Le contraste de DLN entre mâles et femelles semble apparaître tôt (stade nouveau-nés et juvéniles, Tab. 1, Fig. 2) et reflète donc plutôt un dimorphisme global de mobilité et de philopatrie entre sexes. L'examen des variations entre les stades juvéniles et adultes suggère des évolutions contrastées entre les mâles et les femelles des deux espèces. Ainsi, la DLN moyenne évolue faiblement chez les mâles de *V. berus* (+ 8,8%) et les femelles

de *V. aspis* (+25 %) (Tab. 1, Fig. 2). Au contraire, on observe une progression des DLN de 94.4 % et de 198.7% respectivement chez les femelles de *V. berus* et les mâles de *V. aspis*. Ces différences de réponse pourraient avoir des implications notamment dans les secteurs d'étude où des hybridations ponctuelles ont été observées, et toujours entre un mâle *V. berus* et une femelle *V. aspis* (Guiller *et al.* 2016).

Les mâles ayant une DLN élevée participent probablement de façon active aux flux de gènes en créant des liens entre groupes éloignés (François *et al.* 2021, Zwahlen *et al.* 2021). Des travaux récents sur les deux espèces suggèrent que la dispersion des mâles peut être affectée par la dégradation de l'habitat (Zwahlen *et al.* 2021). Les femelles sont clairement plus sédentaires, et ce trait est accentué l'année de la reproduction où les déplacements sont limités voire nuls pendant la gestation (Madsen & Shine 1992).

Nos résultats rejoignent, sur au moins deux points, ceux d'une étude sur *V. berus* (François *et al.* 2021) et d'une autre sur *V. aspis* (Zwahlen *et al.* 2021). Ces travaux ont utilisé une approche génétique afin de clarifier le schéma de dispersion à fine échelle chez ces espèces et en ont conclu que (i) les déplacements étaient biaisés en faveur des mâles, (ii) les déplacements étaient inférieurs à 1 kilomètre. L'étude de François *et al.* (2021) a également détecté une diversité génétique plus élevée au sein des habitats préservés (surface de landes). Dans notre étude, on peut assimiler l'habitat linéaire comme l'habitat le moins préservé en comparaison de l'habitat surfacique. En effet, l'habitat linéaire est de plus en plus dégradé, principalement par le broyage mécanique de la base des haies, avec des conséquences majeures sur la survie des vipères (Guiller *et al.* 2022). Les barrières physiques telles qu'un réseau routier trop ramifié ou l'existence de parcelles cultivées contraignent les déplacements et la dispersion contrairement aux habitats surfaciques (grandes surfaces de friches ou de lande) rarement entravés par des surfaces ouvertes (Fig. 4). Nos résultats sur les DLN selon le type d'habitat confirment ou complètent ceux d'une étude récente qui démontrait l'entrave des routes sur *V. berus* et *V. aspis* (Guiller 2025). Une tendance élevée à la philopatrie couplée à une altération des déplacements peut aboutir à une diminution de la diversité génétique au sein des populations isolées (Ball *et al.* 2020). Il a été démontré que la surface des espaces vitaux et l'importance des déplacements étaient directement liées à la structure physique

de l'habitat (Saint Girons *et al.* 1989). Nos résultats concernant *V. aspis* étant principalement issus de l'habitat linéaire (i.e., habitat dégradé), il est probable que cette espèce soit capable de déplacement plus importants que ceux que nous avons enregistrés lorsqu'elle évolue dans un habitat surfacique. Par exemple, dans les Préalpes vaudoises (Suisse), un mâle de *V. aspis* a parcouru une distance record de 2,18 km (Golay 2013).

Des travaux sur d'autres espèces de squamates ont mis en évidence des déplacements plus importants au sein d'habitats linéaires plutôt que surfaciques, par exemple chez les femelles de Couleuvre helvétique *Natrix helvetica* (Graitson & Pittoors 2009) ou bien chez le Lézard des souches *Lacerta agilis* (Remacle 2025). Ces résultats peuvent être liés à des différences de capacité de déplacements entre espèces, ou bien dans la nature des suivis (adultes vs juvéniles). La nature et la qualité de l'habitat considéré sont d'une importance majeure. En effet, un habitat surfacique favorable pour les déplacements est un espace semi-ouvert où alternent des patches de hautes herbes et de ronciers. Un espace surfacique trop fermé ou bien trop ouvert peut au contraire devenir défavorable du fait d'une mauvaise qualité thermique (Billy *et al.* 2024) ou d'une surexposition à la prédation (Duchesne *et al.* 2022). Concernant l'habitat linéaire, la qualité du pied de haie et de sa structure est déterminant (Lourdais *et al.* 2025). Dans notre cas, le réseau de haies est traversé par de nombreuses routes, ce qui peut expliquer les résultats observés pour *V. berus* qui semble particulièrement sensible aux obstacles que peuvent représenter les routes dans le paysage (Guiller 2025). Par ailleurs, la dégradation en cours des habitats agricoles et la baisse de connectivité (Guiller *et al.* 2022) ont probablement un effet tel qu'une réduction de la capacité des déplacements. Des travaux complémentaires sont requis pour mieux comprendre ces effets.

Notre suivi à long terme permet de souligner de grandes variations individuelles pour un âge équivalent. Cette variabilité remarquable fait intervenir probablement plusieurs causes. Des travaux complémentaires sont nécessaires pour mieux comprendre les sources de variations individuelles et tester notamment l'influence de la morphologie (Duvall & Schuett 1997) ou encore de la personnalité (Da Cunha *et al.* 2025). Même si ces deux espèces ont une philopatrie marquée, nous notons des divergences dans les déplacements des vipéreaux (entre leur naissance et leur premier

hiver). Ainsi, même si les effectifs sont limités, les nouveau-nés de *V. berus* (mâles et femelles) semblent avoir des déplacements plus importants que ceux de *V. aspis* dans les premiers mois de vie (Tab. 1, Fig. 3). Il est possible que ce phénomène soit lié aux dates de naissance plus précoces chez *V. berus* (Guiller *et al.* 2012), ce qui pourrait lui donner un avantage temporel avant l'hibernation. Outre ces premiers déplacements, notre étude indique une philopatrie clairement plus prononcée chez *V. berus* que chez *V. aspis* (Fig. 2). Dans le même secteur géographique, Saint Girons (1981) observait déjà cette tendance sur seulement quelques individus suivis (avec une DLN de 190 mètres pour *V. berus* contre 280 mètres chez *V. aspis*). *V. berus* est une espèce d'affinité froide qui présente un métabolisme et des pertes hydriques plus élevées que *V. aspis* (Lucchini *et al.* 2025). Dans la zone d'étude, *V. berus* se trouve en limite sud de répartition (Dezetter *et al.* 2021), et la différence dans les déplacements est donc possiblement liée à des causes physiologiques, cette espèce favorisant vraisemblablement les habitats plus humides (Guillon *et al.* 2014). Les nouveau-nés sont particulièrement sensibles aux pertes hydriques avec des variations entre espèce (Freitas *et al.* 2026). Dans un contexte de réchauffement et de sécheresse plus fréquents, une altération des mouvements à ces stades est donc possible.

CONCLUSION

Les deux espèces de vipères effectuent leur cycle de vie aux environs immédiats de leurs lieux de naissance (quelques centaines de mètres au maximum) avec dans de rares cas, un éloignement supérieur à 1 kilomètre. Les résultats de cette étude ont des implications majeures en biologie de la conservation et de gestion des habitats en apportant des informations mécanistes (Cooke *et al.* 2023). Ainsi, la dégradation des milieux bordiers et la perte des haies qui se poursuit actuellement (Guiller *et al.* 2022, Lourdais *et al.* 2025) pourrait fortement altérer la dynamique des populations avec une réduction des possibilités d'échanges géniques en affectant notamment la mobilité des mâles. Ces données soulignent l'importance de maintenir et de restaurer des corridors fonctionnels (e.g., haies, lisières bien structurées) afin de garantir les flux de gènes à l'échelle du paysage et minimiser les risques d'extinction locale. La gestion adaptée des espaces pourrait également atténuer les effets globaux par le maintien de conditions microclimatiques favorables (Anderson & Chapple 2016).

Remerciements

Nous souhaitons remercier les deux réviseurs pour leurs relectures minutieuses. Nous remercions également Matthieu Berroneau pour l'illustration des espèces sur les figures.

Ethique

Etude effectuée sous le permis de capture n°64/2016 délivré par la préfecture du département de la Loire-Atlantique. Arrêté N°2022/SEE/0206. Ce suivi s'intègre dans le programme « Suivi à long terme des reptiles de l'Ouest de la France » labellisé SEE-Life (CNRS-IEE).

Contribution des auteurs

GG a mis en place le protocole de CMR et réalisé le suivi de terrain. OL a participé ponctuellement au suivi. GG et OL ont mis en forme les données et ont réalisé les analyses et la rédaction.

REFERENCES

- Anderson R.O. & Chapple D.G. (2026). Protected areas serve as climate refugia by reducing thermal stress in lizards. *Biological Conservation*, **313**: 111525. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2025.111525>
- Ball S., Hand N., Willman F., Durrant C., Uller T., Claus K., *et al.* (2020). Genetic and demographic vulnerability of adder population: results of a genetic study in mainland Britain. *PLoS ONE*, **15**(4): e0231809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231809>
- Baron J.-P. (1997). *Démographie et dynamique d'une population de Vipera ursinii ursinii* (Bonaparte, 1835). Thèse de doctorat, Ecole normale Supérieure, Paris. 201 p.
- Boissinot A., Grillet P., Morin-Pinaud S., Besnard A. & Lourdais O. (2013). Influence de la structure du bocage sur les amphibiens et les reptiles. Une approche multi-échelle. *Faune sauvage*, **301**(4): 41-48.
- Bonnet X., Lourdais O., Shine R. & Naulleau G. (2002). Reproduction in a typical capital breeder: costs, currencies and complications in the aspic viper. *Ecology*, **83**(8): 2124-2135.
- Billy G., Barbraud C., Dahirel M. & Bonnet X. (2024). Does strict protection status harm snake populations in a temperate forest? *Journal for Nature Conservation*, **81**: 126683. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2024.126683>
- Bowles P., Doronin I.V., Carretero M.A., Cogălniceanu D., Corti C., Crnobrnja-Isailović J., *et al.* (2025). *Measuring the pulse of European biodiversity*. European Red List of Reptiles. Brussels, Belgium: European Commission. 52 p. <https://doi.org/10.2779/5108>
- Cauvet C. (2003). Fin du 20^{ème} siècle et disparition de l'herpétofaune française, un témoignage pour la région du Calvados du nord du Bessin. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **106**: 26-32.
- Ceballos G., Ehrlich P.R. & Dirzo R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and decline. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, **114**(30): E6089 E6096. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>
- Clobert J., Ims R.A. & Rousset F. (2003). Dispersal and the concept of metapopulation, *In* Hansku I. & Gaggiotto. E

(Eds.). *Ecology, Genetics and Evolution of metapopulation*, Elsevier Inc: 307-335.

Cooke S.J., Madliger C.L., Lennox R.J., Olden J.D., Eliason E.J., Cramp R.L., Fuller A., Franklin C.E. & Seebacher F. (2023). Biological mechanisms matter in contemporary wildlife conservation. *iScience*, **26**: 106192.

Cox N., Young B.E., Bowles P., Fernandez M., Marin J., Rapacciuolo G., et al. (2022). A global reptile assessment highlights shared conservation needs of tetrapods. *Nature*, **605**: 285-290. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04664-7>

Da Cunha O., Mead J.J., Sanchez B.A., Pollard K.J., Johnson J.D. & Seymoure B.M. (2025). The relationship between movement and personality is dependent upon the seasons in the western diamond-backed rattlesnake. *Animal Behaviour*, **223**: 123181.

Danchin E., Giraldeau L.A. & Cezilly F. (2005). *Ecologie comportementale, cours et questions de réflexion*. Sciences Sup, Dunod : 637 p.

Dezetter M., Le Galliard J.F., Guiller G., Guillon M., Leroux-Coyau M., Meylan S., et al. (2021). Water deprivation compromises maternal physiology and reproductive success in a cold and wet adapted snake *Vipera berus*. *Conserv. Physiol.*, **9**(1): coab071. DOI:10.1093/conphys/coab071.

Dupoue A. & Lourdais O. (2014). Relative reproductive effort drives metabolic changes and maternal emaciation during pregnancy in a viviparous snake. *Journal of Zoology*, **293**: 49-56. <http://dx.doi.org/10.1111/jzo.12116>.

Duchesne T., Graitson E., Lourdais O., Ursenbacher S. & Dufrêne M. (2022). Fine-scale vegetation complexity and habitat structure influence predation pressure on a declining snake. *Journal of Zoology*, **318**: 205-217. <https://doi.org/10.1111/jzo.13007>

Duvall D. & Schuett G.W. (1997). Straight-line movement and competitive mate searching in prairie rattlesnakes, *Crotalus viridis viridis*. *Animal Behaviour*, **54**: 329-334.

Foucart S. (2019). *Et comment le monde devint silencieux, comment l'agrochimie a détruit les insectes*. Edition Seuil. 336 p.

François D., Ursenbacher S., Boissinot A., Ysnel F. & Lourdais O. (2021). Isolation by distance and male biased dispersal at a fine spatial scale: a study of the common European adder (*Vipera berus*) in a rural landscape. *Conservation Genetics*, **22**: 823-837. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01365-y>

Freitas I., Lourdais O., Dezetter M., Lucchini N., Zuazo Ó. & Martínez-Freiria F. (2026). Understanding distribution limits: contrasting hydrothermal physiology and drought vulnerability in two parapatric vipers in their hybrid zone. *Journal of Experimental Biology*, **229**(3): jeb250782. <https://doi.org/10.1242/jeb.250782>

Glaudas X., Rice S.E., Clark R.W. & Alexander G.J. (2020). Male energy reserves, mate-searching activities, and reproductive success: alternative resource use strategies in a presumed capital breeder. *Oecologia*, **194**: 415-425. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04755-0>

Golay J. (2013). *Population genetics and sex-biased dispersal in the asp viper (Vipera aspis, Serpentes)*. Travail de maîtrise universitaire non publié, Université de Lausanne, Suisse : 41 p.

Graitson E. (2008). Eco-éthologie d'une population de vipères péliades (*Vipera b. berus* L.) dans une région de bocage du sud-ouest de la Belgique. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **128**: 3-19.

Graitson, E. & Pittoors, J. (2009). Etude de l'effectif, des déplacements, du domaine vital et de l'utilisation de l'habitat par une population de couleuvres à collier (*Natrix natrix helvetica*) en zone périurbaine (Liège, Belgique). Implications en termes de conservation. *Quatrièmes rencontres nationales sur la conservation des amphibiens et des reptiles*, Ménigoute, France. <https://hdl.handle.net/2268/34931>

Guiller G. (2012). Comparaison in natura de la croissance et de l'âge de la maturité sexuelle chez *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) et *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) dans le département de la Loire-Atlantique. *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France*, **34**(4): 186-199.

Guiller G. (2021). Les Squamates de la lande de l'hippodrome de la commune du Gâvre dans le département de la Loire-Atlantique (44062, France) : répartition, déplacements et propositions de conservation. *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France*, **43**(3-4): 126-140.

Guiller G. (2022). Marquage par ablation partielle d'écailles ventrales chez les serpents : une lisibilité variable dans le temps selon les espèces. *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France*, **44**(1-2): 15-26.

Guiller G. (2025). Les traversées de routes par les vipères sont-elles fréquentes dans le paysage bocager de l'Ouest de la France ? *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France*, **47**(1-2): 26-33.

Guiller G. & Legentilhomme J. (2006). Impact des pratiques agricoles sur une population de *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) (*Ophidia*, *Viperidae*) en Loire-Atlantique. *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France*, **28**(2): 73-82.

Guiller G. & Legentilhomme J. (2015). Classification de classes d'âge (nouveau-né, immature, mature) en fonction de la taille chez six espèces d'ophidiens du département de la Loire-Atlantique. *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France*, **37**(3): 135-142.

Guiller G., Legentilhomme J., Boissinot A., Blouin-Demers G., Barbraud C. & Lourdais O. (2022). Response of farmland reptiles to agricultural intensification: Collapse of the common adder *Vipera berus* and the western green lizard *Lacerta bilineata* in a hedgerow landscape. *Animal Conservation*, **25**(6): 849-864. DOI:10.1111/acv.12790

Guiller G., Legentilhomme J. & Lourdais O. (2012). Stratégies reproductrices de trois espèces de serpents vivipares en situation de sympatrie en Loire-Atlantique (44) : *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) et *Coronella austriaca* (Laurenti, 1768). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **142-143**: 123-143.

Guiller G., Legentilhomme J. & Lourdais O. (2014). Phénologie d'activité d'une communauté de squamates

au nord de la Loire-Atlantique. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **150**: 25-39.

Guiller G., Lourdais O. & Ursenbacher U. (2016). Hybridization between a Euro-Siberian (*Vipera berus*) and a Para-Mediterranean viper (*V. aspis*) at their contact zone in western France. *Journal of Zoology*, **302**: 138-147. DOI:10.1111/jzo.12431.

Guillon M. (2012). *De la physiologie à la répartition : Adaptations climatiques et sensibilité thermique chez une relique glaciaire*. Thèse de doctorat. University of Poitiers. Poitiers, France : 243 p.

Guillon M., Guiller G., Denardo D.F. & Lourdais O. (2014). Microclimate preferences correlate with contrasted evaporative water loss in parapatric vipers at their contact zone. *Canadian Journal of Zoology*, **92**: 81-86.

Kouyoumdjian L. & Kotwica G. (2025). *Plan national d'actions en faveur des « Vipères de France hexagonale »*. Société herpétologique de France – DREAL Hauts-de-France – Ministère de la transition écologique, de la biodiversité, de la forêt, de la mer et de la pêche. 96 p.

Leclère D., Obersteiner M., Barrett M., Butchart S.H.M., Chaudhary A., De Palma A., et al. (2020). Bending the Curve of Terrestrial Biodiversity Needs an Integrated Strategy. *Nature*, **585**: 551-556.

Leraud I. & Van Hove P. (2024). *Champs de Bataille, l'histoire enfouie du remembrement*. Delcourt : 192p.

Lourdais O., Boissinot A., Mathiot A., Guiller G., Grillet P., Morin S., et al. (2025). Living in the Hedge: Farmland Reptile Diversity Is Driven by Hedgerow Structural Complexity and Landscape Connectivity. *Animal Conservation*, **28**: 817-831. DOI: <https://doi.org/10.1111/acv.70010>

Lourdais O., Dupoue A., Guillon M., Guiller G., Michaud B. & Denardo D.F. (2017). Hydric « costs » of reproduction: pregnancy increases evaporative water loss in the snake *Vipera aspis*. *Physiological and Biochemical Zoology*, **90**(6): 663-672.

Lourdais O., Guillon M., Denardo D. & Blouin-Demers G. (2013). Cold climate specialization: adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers. *Physiology & Behavior*, **119**: 149-155.

Lourdais O., Shine R., Bonnet X., Guillon M. & Naulleau G. (2004). Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, **104**: 551-560.

Lucchini N., Martínez-Freiría F., Freitas I., Zuazo Ó., Dezetter M. & Lourdais O. (2025). Hydrothermal physiology and vulnerability to climatic change: insight from European vipers. *Journal of Thermal Biology*, **129**: 104-115.

Madsen T. & Shine R. (1992). Determinants of reproductive success in female adders, *Vipera berus*. *Oecologia*, **92**: 40-47.

Madsen T., Shine R., Loman J. & Håkansson T. (1993). Determinants of mating success in male adders, *Vipera berus*. *Animal Behaviour*, **45**: 491-499. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1060>

MNHN., UICN France. & SHF. (2016). *La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine*. Paris, France. Rapport d'évaluation : 103p.

Monney J.C. (1996). *Biologie comparée de Vipera aspis L. et de Vipera berus L. (Reptilia, Ophidia, Viperidae) dans une station des Préalpes bernoises*. Thèse de doctorat. Université de Neuchâtel : 179p.

Monnet A.C., Cairo M., Deguines N., Jiguet F., Vimont M., Fontaine C., et al. (2025). Common birds have higher abundances in croplands with lower pesticide purchases. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **293**: 20252370. <https://doi.org/10.1098/rspb.2025.2370>

Naulleau G. (1970). Espace vital et territoire chez *Vipera aspis*. In Gaston R. (Ed.). *Territoire et domaine vital. Entretiens de Chizé, série écologie et ethnologie*. Masson, Paris : 55-77.

Naulleau G. (1981). Détermination des périodes de l'ovulation chez *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans l'Ouest de la France, étudiée par radiographie. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **3**: 151-153.

Naulleau G. (1997). *La vipère aspic*. Eveil Nature, Saint Yrieix. 72 p.

Naulleau G. & Bonnet X. (1996). Body condition threshold for breeding in a viviparous snake. *Oecologia*, **107**: 301-306.

Naulleau G., Bonnet X. & Duret S. (1996). Déplacements et domaines vitaux des femelles reproductrices de Vipères aspic *Vipera aspis* (Reptilia, Viperidae) dans le Centre Ouest de la France. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **78**: 5-18.

Newbold T., Hudson L.N., Arnell A.P., Contu S., De Palma A., Ferrier S., et al. (2016). Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science* (1979), **353**: 288-291.

Pointereau P., Paracchini M.L., Terres J.M., Jiguet F., Bas Y. & Biala K. (2007). *Identification of High Nature Value Farmland in France through Statistical Information and Farm Practices Surveys*. European Commission Joint Research Centre Institute for Environment and Sustainability, Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. 65 p.

Reading C.J., Luiselli L.M., Akani G.C., Bonnet X., Amori G., Ballouard J.M., et al. (2010). Are snake populations in widespread decline? *Biology Letters*, **6**: 777-780.

Remacle A. (2025). Évolution du peuplement de Lacertidés, et plus particulièrement de la population de Lézard des souches (*Lacerta agilis*), dans un site ferroviaire de Lorraine belge entre 2011 et 2024. *Natura Mosana*, **77**: 21-44.

Ronce O., Clobert J. & Massot M. (1998). Natal dispersal and senescence. *Proceedings National Academy of Sciences of USA*, **95**: 600-605.

Saint Girons H. (1975). Coexistence de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire-Atlantique : un problème de compétition interspécifique. *La Terre et la Vie*, **29**(4) : 590-613.

Saint Girons H. (1980). Le cycle des mues chez les Vipères européenne. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **105**(4): 551-559.

Saint Girons H. (1981). Quelques observations sur la dispersion des nouveau-nés chez *Vipera berus* et *Vipera aspis* dans le bocage atlantique (*Reptilia*, *Viperidae*). *Amphibia Reptilia*, **2**: 269-272.

Saint Girons H. (1996). Structure et évolution d'une petite population de *Vipera aspis* (L.) dans une région de bocage de l'ouest de la France. *La Terre et la Vie*, **51**: 223-241.

Saint Girons H. (1997). Utilisation de l'espace vital par *Vipera aspis* (*Reptilia*, *Viperidae*) dans une région de bocage de l'ouest de la France. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **84**: 5-14.

Saint Girons H., Duguy R. & Naulleau G. (1989). Spatio-temporal aspects of the annual cycle of temperate *Viperidae*. In First World Congress of Herpetology, S9. Abstract, January 1994. Zoology Department University of Western Perth Australia.

Saint Girons H. & Naulleau G. (1981). Poids des nouveaux nés et stratégies reproductrices des Vipères européennes. *Revue Ecologie Terre et Vie*, **35**: 597-616.

Sinervo B., Calsbeek R., Comendant T., Both C., Adamopoulou C. & Clobert J. (2006). Genetic and maternal determinants of effective dispersal: the effect of sire genotype and size at birth in side-blotched lizards. *Am Nat.*, 168 (1):88-99. doi: 10.1086/505765. Epub 2006 Jun 5. PMID: 16874616.

Sivan J., Degen A.A., Horesh S.J.A., Tesler I., Hadad S., Boni H., et al. (2025). Testosterone concentration coincides with distance travelled in the free-ranging male Saharan sand-viper, *Cerastes vipera*. *General and Comparative Endocrinology*, **371**: 114775

Ursenbacher S. (1998). *Estimation de l'effectif et analyse du risque d'extinction d'une population de vipère péliade (Vipera berus L) dans le Jura vaudois*. Travail de diplôme non publié, Université de Lausanne, Suisse : 107 p.

Ursenbacher S., Guillon M., Cubizolle H., Dupoue A., Blouin-Demers G. & Lourdais O. (2015). Postglacial recolonization in a cold climate specialist in western Europe: patterns of genetic diversity in the adder (*Vipera berus*) support the central-marginal hypothesis. *Molecular Ecology*, **24**: 3639-3651

Zwahlen V., Nanni-Geser S., Kaiser L., Golay J., Dubey S. & Ursenbacher S. (2021). Only males care about their environment: sex-biased dispersal in the asp viper (*Vipera aspis*). *Biological Journal of the Linnean Society*, **132**: 104-115. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa177>

Date de soumission : samedi 6 septembre 2025

Date d'acceptation : jeudi 7 mai 2026

Date de publication : vendredi 28 août 2026

Editeur-en-Chef : Jérémie SOUCHET

Editeur associé : Sylvain URSENBACHER

Relecteur : Philippe GENIEZ