

La gestion des habitats est-elle efficace pour assurer la conservation des populations de vipère péliade *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) ? Synthèse d'un suivi à long terme en Wallonie (Belgique).

Is habitat management effective in ensuring the conservation of populations of the European adder *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) ? Summary of long-term monitoring in Wallonia (Belgium).

Eric GRAITSON⁽¹⁾, Thomas DUCHESNE^(1,2), Hugo CAYUELA⁽³⁾ et Philippe GOFFART⁽⁴⁾

⁽¹⁾ Natagora, Département Etudes, Traverses des Muses, 1 - 5000 Namur - Belgique.
eric.graitson@natagora.be / thomas.duchesne@natagora.be

⁽²⁾ Unité Biodiversité, Ecosystèmes et Paysages, Université de Liège, Avenue Maréchal Juin 27, 5030 Gembloux, Belgique.
tduchesne@uliege.be

⁽³⁾ UMR 5558, CNRS, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, Université Lyon 1, F-769622, Villeurbanne - France.
hugo.cayuela51@gmail.com

⁽⁴⁾ Département d'Étude du Milieu naturel et agricole, Service Public de Wallonie, Avenue Maréchal Juin, 23 - 5030 Gembloux - Belgique.
philippe.goffart@spw.wallonie.be

Résumé – La vipère péliade, *Vipera berus*, est une espèce en déclin en Europe dont les populations relictuelles font l'objet d'enjeux de conservation croissants. Le suivi des populations de cette espèce est essentiel afin d'apporter des éléments utiles à sa préservation, notamment pour les gestionnaires d'espaces naturels. En Wallonie (Belgique), l'espèce est au bord de l'extinction : les dernières populations indigènes, toutes isolées les unes des autres, présentent de faibles effectifs et subsistent au sein d'habitats majoritairement dégradés. Nous avons analysé les tendances démographiques à long-terme (17 ans) des populations de vipères dans 30 sites d'étude en Wallonie (Belgique) à l'aide de modèles « N-Mixture multi-saison » et avons cherché à identifier les causes potentielles du déclin de l'espèce. Bien que les tendances soient hétérogènes entre sites, nos résultats ont montré une diminution généralisée de l'abondance des vipères depuis la mise en place des inventaires standardisés. L'espèce est éteinte ou au bord de l'extinction dans 60% des sites suivis. L'augmentation de l'abondance de sangliers constitue la première cause apparente de ce déclin, laquelle touche autant les sites protégés que ceux sans protection. Toutefois, la gestion différenciée des habitats constitue une mesure permettant de ralentir le déclin des populations sur les sites affectés par une surabondance de sangliers et de conduire à une stabilisation, voire à une expansion, des populations dans les sites où les sangliers ne sont pas surabondants. Notre étude démontre ainsi qu'une gestion favorable privilégiant une mosaïque fine entre milieux ouverts, ronciers et autres fourrés bien pourvus en abris, est essentielle pour assurer la viabilité des populations de vipères. De plus, elle souligne qu'une réduction de la densité de sangliers constitue un enjeu majeur pour la persistance de la vipère péliade en Wallonie, et au-delà.

Mots-clés : vipère péliade, conservation des serpents, suivi de population, gestion des habitats.

Abstract – The adder (*Vipera berus*) is a species in decline in Europe whose relict populations are the subject of growing conservation concerns. Monitoring populations is essential to provide useful information for their preservation, particularly for managers of natural areas. In Wallonia (Belgium), the species is on the verge of extinction: the last native populations, all isolated from each other, have small size and subsist within mostly degraded habitats. We analysed the long-term demographic trends (17 years) of viper populations in 30 study sites in Wallonia (Belgium) using multi-season N-Mixture modelling to identify the potential causes of the species' decline. Although the trends are heterogeneous between sites, our results showed a significant average decline in viper abundance since the beginning of monitoring program. The species seems to be extinct, or considered to be on the brink of extinction, in 60% of the sites monitored since the 2000s. The increase in wild boar abundance appears to be the main cause of this decline, which affects both protected and unprotected sites. However, habitat management is a measure that can slow the decline in populations at sites affected by wild boar and lead to stabilisation, or even expansion, of

populations at sites where the abundance of wild boars is not detected. This study demonstrates that favourable habitat management allowing the establishment of a fine mosaic of open environments, brambles and other thickets that provide good shelter is essential to ensure the long-term survival of adder populations. Similarly, reducing the impact of wild boar on occupied sites is a factor to be considered to reach stable adder population dynamics.

Key-words: adder, snakes conservation, population monitoring, habitat management.

INTRODUCTION

Dans un contexte d'érosion globale de la biodiversité, il apparaît crucial d'identifier les causes impliquées dans le déclin des populations et de proposer des mesures permettant leur conservation à long-terme (Gaines *et al.* 1999). Les ophidiens présentent un déclin inquiétant au niveau mondial dont les causes sont multiples et bien souvent de nature anthropogéniques (e.a., disparition, altération et fragmentation des habitats ; Gibbons *et al.* 2010). Les petites espèces d'ophidiens comme les vipéridés semblent particulièrement concernées par ce déclin (Reading *et al.* 2010). En Europe, la vipère péliade a subi une forte régression depuis la fin du petit âge glaciaire (19^{ème} siècle ; Ursenbacher *et al.* 2015). Les populations relictuelles de cette espèce font l'objet d'enjeux de conservation croissants dans de nombreux pays, en particulier dans la marge occidentale de son aire de répartition (Julian & Hodges 2019).

Les causes du déclin de la vipère péliade sont nombreuses et plutôt bien documentées. La perte et l'altération des habitats ouverts extensifs suite aux reboisements des milieux en déprise, à l'assèchement des zones humides, à l'intensification des pratiques agricoles et à l'urbanisation constitue des causes de régression majeure pour l'espèce dans de nombreuses régions (Hofer *et al.* 2010 ; Guiller & Legentilhomme 2006 ; Jacob *et al.* 2007 ; Graitson 2009 ; Barrioz *et al.* 2015 ; Boissinot *et al.* 2015). L'intensification des pratiques sylvicoles est également impliquée dans ce déclin (Fichefet *et al.* 2011 ; Podlucky *et al.* 2020). De plus, une gestion inadaptée des espaces protégés a également mené à des régressions, voire à l'extinction de certaines populations (Lenders 2015 ; Gardner *et al.* 2019 ; obs. pers.). La surabondance relativement récente des sangliers constitue aussi une cause de déclin supplémentaire (Graitson *et al.* 2018). Enfin, d'autres facteurs pouvant contribuer à la diminution des populations ont été proposés, incluant notamment le dérangement par les humains (Gardner *et al.*

2019), la diminution des proies comme la grenouille rousse (Podlucky *et al.* 2020), les lâchers de faisans (Barrioz *et al.* 2015 ; Graitson & Taymans 2022) et d'une façon plus large l'augmentation de la prédation (Gardner *et al.* 2019). À toutes ces causes s'ajoutent les destructions suite aux persécutions qui ont été encouragées par des primes dans plusieurs pays (Schiemenz 1985 ; Vacher & Geniez 2010). Par ailleurs, les prédictions climatiques ne sont pas favorables à cette espèce adaptée aux environnements froids (Guillon 2012). À ce jour, l'ampleur du déclin est telle que, malgré sa large aire de distribution, la vipère péliade est désormais reconnue comme espèce menacée sur les listes rouges de nombreux pays européens dont la France (MNHN-UICN 2015), l'Allemagne (Podlucky *et al.* 2020), la Suisse (Monney & Meyer 2005) et la Belgique (Graitson *et al.* 2022).

Bien que le déclin des populations de la vipère péliade ait été bien documenté dans certaines régions, peu d'études longitudinales ont été proposées pour analyser les tendances démographiques locales et les facteurs environnementaux impliqués dans les variations temporelles d'abondance. Dans cette étude, nous avons cherché à quantifier l'amplitude du déclin de la vipère péliade et identifier les facteurs impliqués dans les variations spatio-temporelles d'effectifs de vipères à l'aide de données de comptage collectées pendant près de 20 ans dans 30 sites situés en Wallonie, Belgique.

Nous avons plus spécifiquement testé l'hypothèse que l'augmentation de l'abondance de sangliers et le reboisement accélèrent le déclin des populations de vipère. Par ailleurs, nous avons examiné les effets de la gestion conservatoire mise en place sur certains sites. En Belgique, un plan d'action visant la préservation des dernières populations indigènes de vipères péliade existe pour la partie wallonne depuis 2010 (Graitson 2010). Dans cette région, les populations sont toutes isolées les unes des autres (Paquay & Graitson 2007), de faibles effectifs et de faible diversité génétique (Graitson E. & Ursenbacher

U., données non publiées) et elles occupent des habitats peu étendus et souvent dégradés (Graitson 2010). La principale mesure développée dans le cadre du plan d'action a consisté à mettre en œuvre des opérations de gestion des habitats (e.a., aménagement de milieux ouverts enfrichés bien pourvus en abris ; voir Figure 2), à priori favorables aux vipères, sur des sites pilotes. Nous avons testé l'hypothèse que la protection des sites et la mise en place d'une gestion favorable aux vipères modère voire enrayer le déclin des populations de vipères. A la lumière de nos résultats, nous discutons de l'avenir des populations de vipères en Wallonie et présentons les mesures de conservation à mettre en œuvre pour assurer leur viabilité à long-terme.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. Sites d'études

La majorité des populations indigènes de vipères péliades subsistant en Wallonie font l'objet d'un monitoring standardisé initié début des années

2000. Les inventaires ont concerné 30 sites (Tableau 1) situés dans le sud de la province de Namur et l'ouest de la province de Luxembourg (entre 49,85° N et 50,2° N, et 4,6° E et 5,3° E, climat tempéré humide, 70-450 m d'altitude, Fig. 1). Leur surface moyenne est de 3,9 ha (0,5 - 23). Une série de variables sont relevées sur chaque site en vue de refléter le statut, l'évolution ou l'état de conservation des espaces occupés par l'espèce. Ainsi, pour chaque site, les variables suivantes ont été relevées : la variable « sanglier » (« oui » signifie que le site a été soumis à une augmentation du nombre de boutis au cours de la période de suivi, « non » signifie que la quantité de boutis est restée nulle ou stable durant la même période), une variable « gestion » (« oui » signifie que le site fait l'objet de mesures de gestions différenciées à priori favorables à la vipère péliade au cours de la période de suivi), une variable « reboisement » (« oui » signifie qu'un reboisement du site était en cours durant la période de suivi), une variable « statut » de protection (« oui » signifie que le site bénéficie d'un statut de réserve naturelle ou est inclus dans un site Natura 2000).

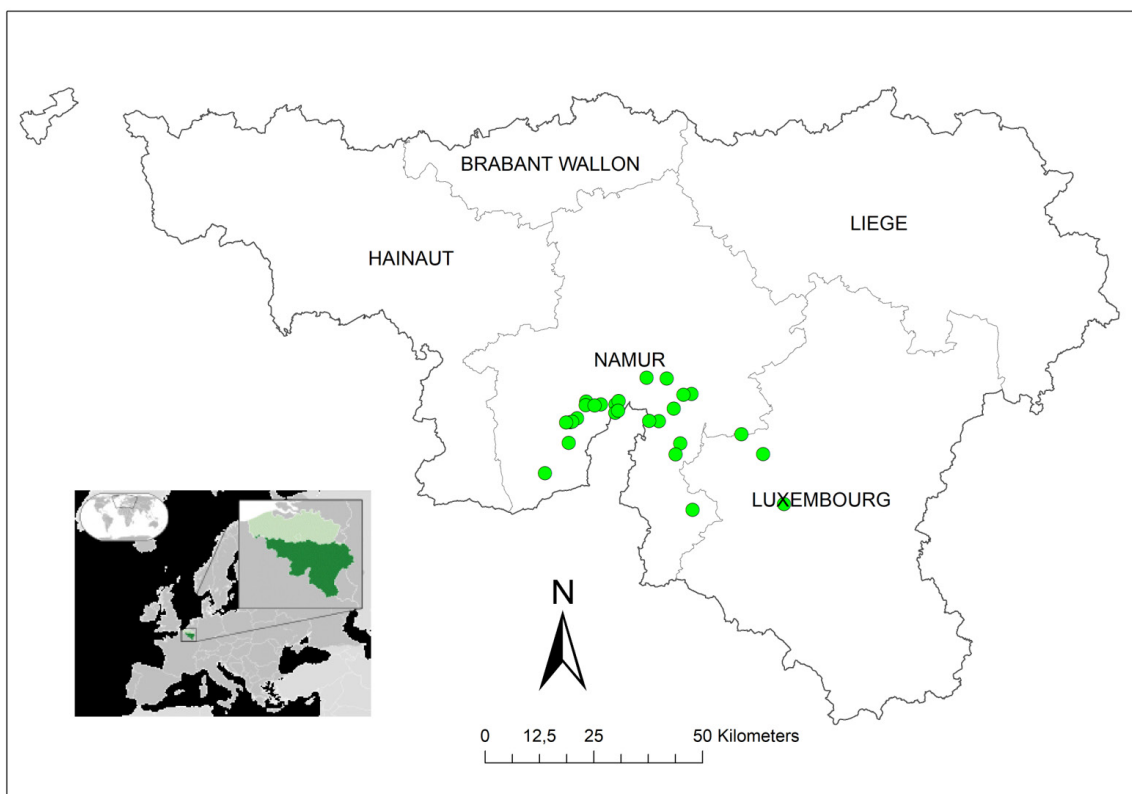


Figure 1 : Localisation des 30 sites hébergeant des populations de vipères péliades (*Vipera berus*) suivis de 2000 à 2021 en Wallonie (Belgique).

Figure 1: Location of the 30 sites with adder (*Vipera berus*) populations monitored between 2000 and 2021 in Wallonia (Belgium).

II. Description des actions de gestions

Des actions de gestion des biotopes ont été mises en œuvre sur 14 des 30 sites suivis dans le but de favoriser les populations de vipères péliades. Ces actions visent à augmenter l'hétérogénéité des parcelles gérées en favorisant une mosaïque fine entre des milieux ouverts enfrichés et des jeunes fourrés, boisements et lisières. Les ligneux sont régulièrement recépés et mis en tas (Fig. 2). Cette action permet à la fois de maintenir un bon ensoleillement général des sites, mais aussi d'augmenter le nombre d'abris pour les reptiles. Le plus souvent, des ronciers se développent assez rapidement sur les tas de bois morts et sur les andains de branches créés, fournissant ainsi des abris à priori favorables aux serpents. Des mares ont également été creusées sur certains sites afin de favoriser les amphibiens qui constituent des proies pour les vipères. Ces actions de gestion sont principalement réalisées durant la période d'hibernation des reptiles, entre novembre et février. Elles sont mises en œuvre par des volontaires ou par

des entreprises en charge de la gestion des réserves naturelles. Les surfaces concernées sont le plus souvent modestes, de l'ordre d'un à deux hectares.

III. Récolte des données

Entre 2000 et 2021, des comptages ont été réalisés le long de transects standards. La date de début des inventaires standardisés est variable selon les sites (Tableau 1). De même, le démarrage des inventaires standardisés sur un site n'implique pas que ce site est suivi chaque année (impliquant que le nombre d'années depuis le début du suivi n'est pas toujours égal au nombre d'années présentant des données de comptages). Ainsi, nous disposons en moyenne de 12,5 années avec des données de comptages (min. 4 – max. 17). En moyenne, les sites ont été visités 76 fois pour un total de 2293 visites (min. 9 – max. 303 visites par site). Il est important de noter que le nombre de visites a fortement augmenté au cours du temps impliquant la nécessité de contrôler ce facteur dans l'analyse des données.



Figure 2 : Aménagements d'abris à reptiles sous forme de tas de branches dans une clairière forestière en Wallonie (Belgique, photo Mathieu Gillet).

Figure 2: Reptile shelters in the form of heaps of branches in a forest clearing in Wallonia (Belgium, photo Mathieu Gillet).

Tableau 1 - Caractéristiques des 30 sites suivis en Wallonie (Belgique).

Table 1 - Characteristics of the 30 sites monitored in Wallonia (Belgium).

Site	Surface prospectée (ha)	Temps moyen de prospection (minutes)	Sanglier	Statut de protection	Gestion différenciée	Boisement	N visite	Première année avec comptage
S1	5	90	oui	oui	oui	non	112	2006
S2	5	60	oui	oui	non	non	149	2002
S3	7	90	oui	oui	non	non	35	2006
S4	2	45	oui	oui	oui	non	48	2007
S5	0,5	20	oui	oui	non	non	24	2002
S6	0,5	20	non	oui	non	non	23	2004
S7	8	120	oui	non	non	oui	61	2001
S8	1,5	45	non	oui	non	non	40	2010
S9	0,5	30	non	non	non	non	20	2009
S10	12	150	oui	oui	oui	non	138	2006
S11	4	60	oui	oui	oui	non	112	2003
S12	2	45	oui	oui	oui	oui	25	2002
S13	10	150	non	oui	oui	non	66	2011
S14	1	45	oui	non	non	oui	79	2005
S15	23	200	oui	oui	non	non	94	2005
S16	6	60	oui	non	non	non	7	2005
S17	2	60	oui	oui	oui	non	76	2002
S18	6	80	oui	oui	oui	non	74	2007
S19	2	45	non	oui	oui	non	101	2005
S20	2	45	oui	oui	oui	non	84	2005
S21	2	45	non	oui	oui	non	137	2005
S22	4	60	oui	oui	oui	non	47	2007
S23	2	45	non	non	oui	non	214	2010
S24	2	45	non	oui	oui	non	303	2004
S25	1	30	oui	non	non	oui	22	2004
S26	1	45	non	non	non	non	49	2012
S27	1	60	non	non	non	non	44	2000
S28	0,5	30	non	non	non	non	24	2008
S29	1	60	non	non	non	oui	76	2000
S30	4	45	oui	oui	non	non	9	2006

Les données exploitées dans le cadre de cette étude correspondent aux prospections réalisées entre les mois de mars et septembre de chaque année (période comptant les principaux pics d'activité de la vipère péliade). Pour chaque prospection, la date est renseignée. Les comptages ont été réalisés par E.G., T.D. et quinze volontaires. Les volontaires ont été formés à la détection des vipères. Celles-ci ont été recherchées et comptées pendant la période d'activité de l'espèce (en Wallonie principalement de mars à septembre), lorsque les serpents étaient les plus susceptibles de s'exposer pour assurer leur thermorégulation. Les périodes les plus chaudes et les plus sèches ont donc été évitées.

IV. Analyse des données

Les données de comptages de vipères ont été analysées à l'aide de modèles hiérarchiques *N*-Mixture multi-saison. Ces modèles dynamiques de population sont particulièrement adaptés à l'exploitation de données provenant de comptages répétés tout en tenant compte de la probabilité de détection imparfaite des individus (Kéry & Royle 2020).

Le jeu de donnée a été structuré en sessions primaires (années) et en sessions secondaires (visites) afin de pouvoir être exploité par les modèles *N*-Mixture. Les modèles *N*-Mixture étant particulièrement chronophages pour la calibration, un nombre maximum de 10 sessions secondaires ont été aléatoirement sélectionnées pour les sites présentant plus de 10 visites en une année. Cette sélection ne concerne qu'un nombre relativement faible de sites qui ont été prospectés intensivement ces cinq à sept dernières années et une telle sélection ne constitue pas une perte d'information importante. Ceci permet de réduire considérablement le temps de calibration en comparaison au jeu de donnée complet (maximum 42 sessions secondaires). Trois sélections aléatoires ont été réalisées afin de s'assurer que celle-ci n'influence pas les résultats de l'analyse globale des données. Afin de permettre la calibration de la composante lambda (abondance initiale) des modèles *N*-Mixture, nous avons analysé les données à partir de 2005 (un très faible nombre de sites étant prospectés annuellement avant 2005 : min. 2 - max. 8). A partir de 2005, nous disposons chaque année de données de comptage pour en moyenne 22 sites (min. 15 - max. 27).

Les modèles *N*-Mixture multi-saison s'adaptent à de nombreuses situations à l'aide des paramètres de mixture et de dynamique. Le paramètre de mixture

réfère à la fonction de distribution employée. Les paramètres testés sont « P » pour la distribution Poisson, « ZIP » pour la fonction *Zero-inflated-Poisson*. Le paramètre de mixture « NB » (binomiale négative) a été discrédité à la suite des problèmes identifiés par des analyses préliminaires bien que ce paramètre soit souvent sélectionné par le critère AIC (Critère d'information d'Akaike) (Kéry 2018). Le paramètre de dynamique réfère quant à lui au type de dynamique de population employé dans le modèle *N*-mixture. Les paramètres testés sont : « constant » réfère à un modèle dans lequel il n'existe pas de relations entre le taux de recrutement et la probabilité de survie, « autoreg » qui réfère à un modèle autorégressif dans lequel le taux de recrutement l'année *t* est fonction de l'abondance estimée l'année *t-1*, « trend » qui réfère à un modèle de croissance exponentielle et « ricker » qui réfère à un modèle densité dépendant (Kéry & Royle 2020). Afin d'identifier les paramètres de mixture et de dynamique les plus adéquats pour notre jeu de données, huit modèles nuls ont été construits en faisant varier le paramètre de mixture et le paramètre de dynamique selon les paramètres précités. Les paramètres du modèle le plus performant selon l'AIC ont été sélectionnés pour la suite des analyses. Ces analyses préliminaires tendent à sélectionner le paramètre de mixture « P » et la dynamique « trend » ($\Delta AIC < 2$). Selon ces paramètres, le modèle *N*-Mixture propose de modéliser l'abondance initiale (λ), le taux de croissance de la population (γ) et la probabilité de détection (*P*). Le paramètre *K* (valeur de troncation pour la vraisemblance) étant un facteur pouvant impacter fortement le temps de calcul, la valeur adéquate a été estimée en utilisant une méthode incrémentielle similaire à celle de Kéry (2018), en augmentant progressivement la valeur de *K* (de 60 à 180 par incrément de 15) afin d'évaluer la stabilité des estimations du modèle face à l'augmentation de *K*. La valeur *K*=120 a été sélectionnée par inspection visuelle de la stabilisation des estimations d'abondance annuelle pour l'ensemble des sites (stabilisation constatée aux alentours de *K*=100).

Une série de modèles candidats ont été construits et comparés sur base du critère AIC selon la stratégie suivante (Burnham & Anderson 2002). Premièrement, la date julienne correspondant à chaque prospection a été introduite en tant que variable à effet simple et quadratique dans la composante de probabilité de détection (*P*) tout en conservant le modèle nul pour la composante λ (abondance initiale) et γ (taux de croissance).

Ces 2 modèles (effet linéaire et quadratique de la date) ont été comparés au modèle nul selon le critère AIC. En cas de multiples modèles compris au sein du $\Delta AIC < 2$, le modèle présentant le moins de paramètres a été sélectionné selon le principe de parcimonie. Ensuite, sur base du meilleur modèle précédemment sélectionné pour le paramètre de détection, l'ensemble des combinaisons de maximum deux variables descriptives des sites a été calibré pour la composante de taux de croissance. L'ensemble des modèles testés ($N = 10$) ont été ensuite comparés sur base de l'AIC. Un nombre maximal de deux variables a été autorisé suite au nombre relativement restreint de sites compris dans cette étude ($N=30$). La colinéarité entre variables a été estimée à l'aide du « variance inflation factor » afin d'éviter les éventuels problèmes d'estimation des paramètres.

Une estimation annuelle des effectifs totaux de l'ensemble des populations est possible sur la base des distributions postérieures du meilleur modèle sélectionné. La tendance généralisée de la vipère péliade en Wallonie peut alors être estimée à l'aide d'un modèle linéaire généralisé (glm avec fonction de lien Poisson) comprenant l'effectif

annuel de l'ensemble des populations pour variable dépendante et l'année (effet simple et quadratique) en tant que variable explicative. Le meilleur modèle a été sélectionné sur base de l'AIC.

L'ensemble des analyses a été réalisé dans R (version 4.1.1, R Core team, 2023). Les modèles *N*-Mixture multi-saison ont été ajustés à l'aide du package « unmarked » et la fonction « PcountOpen » (Chandler *et al.* 2024). Le modèle de tendance générale de la vipère péliade en Wallonie a été effectué à l'aide de la fonction « glm ».

RÉSULTATS

I. Influence des caractéristiques de sites sur le taux de croissance des populations

L'ensemble des modèles testés afin d'évaluer l'influence des variables descriptives des sites sur le taux de croissance des populations sont repris dans le tableau 2. Le modèle final sélectionné est celui considérant la probabilité de détection comme constante et le taux de croissance influencé par l'augmentation de l'abondance de sangliers et la

Tableau 2 - Statistiques des 13 modèles testés : nPars (nombre de paramètres dans le modèle), AIC (critère d'information Akaike), ΔAIC (delta AIC par rapport au modèle présentant le meilleur AIC), AICwt (Poids du modèle selon l'AIC) et cumltvWt (poids cumulé selon l'AIC). « lam » correspond à la composante d'abondance initiale (λ), « gamma » correspond à la composante de taux de croissance annuel (γ), « p » correspond à la composante de probabilité de détection (P). Les variables introduites dans la composante « gamma » se réfèrent aux variables de sites et la variable « Jdate » se réfère à la variable de date julienne correspondant à la prospection (variable d'observation).

Table 2 - Statistics for the 13 models tested: nPars (number of parameters in the model), AIC (Akaike information criterion), ΔAIC (delta AIC compared with the model with the best AIC), AICwt (model weight according to AIC) and cumltvWt (cumulative weight according to AIC). 'lam' corresponds to the initial abundance component (λ), "gamma" corresponds to the annual growth rate component (γ) and "p" corresponds to the probability of detection component (P). The variables introduced in the 'gamma' component correspond to the site variables and the "Jdate" variable corresponds to the Julian date of the survey (observation variable).

Modèle	nPars	AIC	ΔAIC	AICwt	cumltvWt
lam(.) gamma(sanglier + gestion) p(.)	5	3295.01	0	0.76	0.76
lam(.) gamma(gestion) p(.)	4	3299.33	4.33	0.09	0.84
lam(.) gamma(sanglier + statut) p(.)	5	3300.71	5.7	0.04	0.89
lam(.) gamma(statut + gestion) p(.)	5	3301.11	6.1	0.04	0.92
lam(.) gamma(gestion + boisement) p(.)	5	3301.26	6.26	0.03	0.96
lam(.) gamma(sanglier) p(.)	4	3301.51	6.5	0.03	0.98
lam(.) gamma(sanglier + boisement) p(.)	5	3303.51	8.5	0.01	1
lam(.) gamma(.) p(Jdate)	4	3307.02	12.01	0.00	1
lam(.) gamma(.) p(.)	3	3308.35	13.34	0.00	1
lam(.) gamma(statut) p(.)	4	3308.79	13.78	0.00	1
lam(.) gamma(boisement) p(.)	4	3309.31	14.31	0.00	1
lam(.) gamma(resnat + boisement) p(.)	5	3310.51	15.51	0.00	1
lam(.) gamma(.) p(Jdate + Jdate ²)	5	3822.64	527.63	0.00	1

mise en place d'une gestion différenciée sur le site. Selon ce modèle, le taux de détection individuelle est de 0,11 ce qui démontre bien l'importance de tenir compte de la probabilité de détection lorsque l'on analyse des données de comptages pour des espèces aussi cryptiques que la vipère péliade.

Le taux de croissance annuel des populations est négativement influencé par l'augmentation constatée de l'abondance de sangliers (effet = -0,102, SE = 0,0402, Z = -2,54, P = 0,011) mais est positivement influencé par la mise en place d'une gestion différenciée (effet = 0,12, SE = 0,0414, Z = 2,91, P = 0,004). Nous constatons donc que l'augmentation de l'abondance de sangliers conduit à une réduction du taux de croissance des populations, mais que la présence d'une gestion différenciée tend à atténuer les effets négatifs du sanglier (Fig. 3). De même, il est intéressant de constater que l'absence d'une augmentation de l'abondance de sangliers et l'application de gestion différenciée représente le seul cas de figure dans lequel le taux de croissance annuel estimé est légèrement supérieur à 1 (i.e., population stable ou en légère croissance). Au contraire, les sites soumis à une augmentation de l'abondance de sangliers et qui ne sont pas concernés par une gestion différenciée sont soumis au déclin le plus important.

II. Estimation du déclin

Au terme de la période de suivi, la vipère péliade est considérée comme éteinte ou au bord de l'extinction dans 18 sites, soit 60% des sites suivis (sites pour lesquels l'abondance estimée est inférieure à 2 pour les deux dernières années). Le meilleur modèle sélectionné pour la tendance globale des effectifs est celui intégrant la variable « année » avec effet simple et quadratique ($\Delta AIC > 2$ par rapport au modèle linéaire et le modèle nul ; effet année = -2,569 with SE = 2,882 et effet année² = 0,006362 with SE = 0,0007158). L'estimation annuelle de l'effectif total de l'ensemble des populations tend à diminuer significativement au cours du temps avec un déclin particulièrement marqué entre 2005 et 2012 (Fig. 4). Le déclin observé entre 2005 et 2021 correspond à une perte estimée de 63,6% de l'effectif total estimé en 2005. Il est intéressant de constater que l'important déclin observé lors des premières années de suivi correspond à l'extinction de nombreuses populations présentes dans des sites concernés par l'augmentation de l'abondance de sangliers ainsi que l'absence de gestion différenciée.

Figure 3 : Taux de croissance annuels moyens (et erreurs standards) des populations estimées en fonction des variables d'augmentation de la présence de sangliers ainsi que d'application de gestion différenciée. Estimations basées sur le meilleur modèle sélectionné.

Figure 3: Annual growth rates means (and standard errors) estimated according to the increase in the wild boar abundance and the presence of specific management for reptiles. Estimates based on the best model selected.

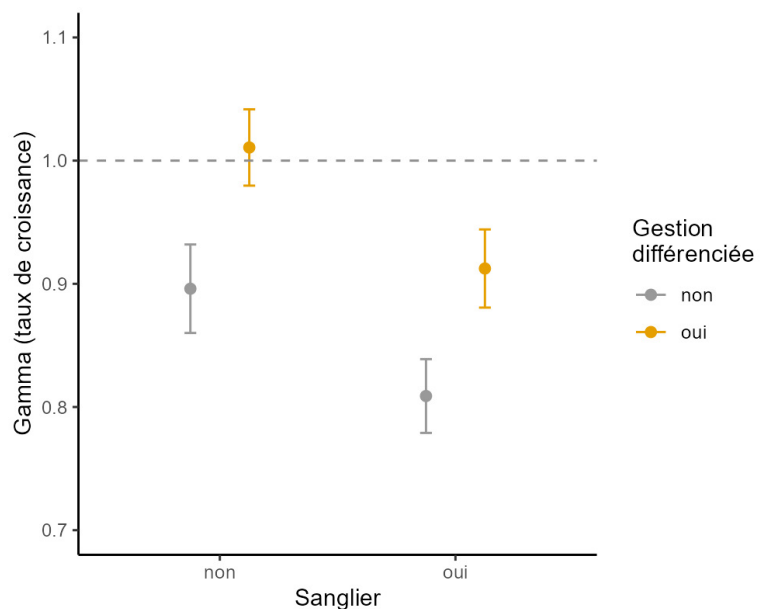
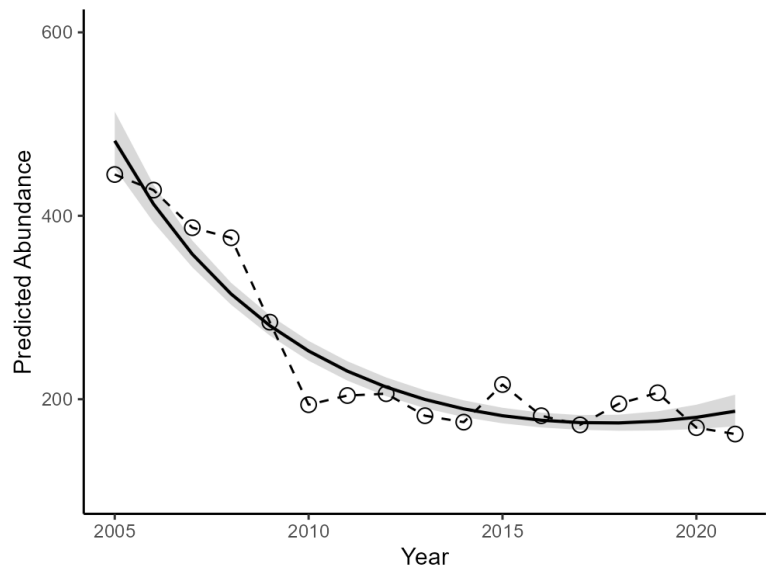


Figure 4 : Estimation de l'effectif total de vipères péliades dans l'ensemble des 30 sites concernés par cette étude. La courbe en noir correspond à la relation entre l'effectif estimé et l'année selon le modèle linéaire généralisé suivant : $Abondance \sim Année + Année^2$ (distribution Poisson). La section grisée correspond à l'intervalle de confiance 95%.

Figure 4: Estimated total abundance of adders in sites concerned by this study. The black curve corresponds to the relationship between estimated abundance and year according to the generalised linear model selected for estimation of global trend: $Abundance \sim Year + Year^2$ (Poisson distribution). The shaded area corresponds to the 95% confidence interval.



DISCUSSION

Notre étude établit de façon très claire que la vipère péliade a subi un net déclin durant ces 17 dernières années (perte de 63,6% de l'effectif total). Nos résultats montrent que l'augmentation de l'abondance de sangliers constitue un facteur majeur dans ce déclin. À l'inverse, la mise en place d'actions de gestion différenciée tend à ralentir ce déclin voire à accroître localement l'abondance de vipères dans certains sites non concernés par l'augmentation de sangliers.

La vipère péliade, une espèce en déclin

Nos résultats montrent que les populations de vipères péliades ont subi un net déclin en Wallonie depuis le début des années 2000. L'espèce est ainsi considérée éteinte ou au bord de l'extinction dans près de 60% des 30 sites suivis. Des déclins similaires ont été enregistrés dans d'autres régions de la partie occidentale de l'aire de répartition de l'espèce (France, Normandie : Barrioz *et al.* 2015 ; France, Loire-Atlantique : Guiller *et al.* 2022 ; Royaume-Unis : Gardner *et al.* 2019). Prises ensemble, ces études tendent à indiquer un déclin généralisé de l'espèce en Europe de l'Ouest, soulignant le besoin urgent de repenser la stratégie de conservation de l'espèce.

Causes du déclin des populations de vipères péliades en Wallonie

Notre étude a mis en évidence que l'augmentation d'abondance de sangliers constitue un facteur ayant un effet négatif crucial sur l'abondance de vipères et le maintien des populations (Fig. 3). Ces

résultats sont cohérents avec ceux publiés dans une précédente étude (Graitson *et al.* 2018) utilisant une partie du jeu de données présenté dans nos travaux. L'impact négatif de la surabondance de sangliers sur l'abondance de vipères résulte très probablement d'effets directs (consommation, dérangement) et indirects (dégradation de certains micro-habitats) tant sur la disponibilité des proies des vipères que sur les vipères elles-mêmes. En augmentant le nombre de sites suivis et la durée de la période d'étude, nos travaux confirment l'importance des activités cynégétiques de contrôle des populations de sangliers pour la viabilité à long-terme et la conservation des populations de vipères péliades.

De façon contre-intuitive, nos résultats suggèrent que l'abondance de vipères n'est pas affectée par la reforestation. Il est vraisemblable que l'absence d'effet de la reforestation résulte d'une durée de suivi insuffisante. En effet, lorsque la reforestation progresse, les dernières vipères se concentrent temporairement dans les dernières clairières, ce qui facilite leur détection alors que l'effectif diminue. Au terme de vingt années de suivi, le stade de la reforestation totale n'a été atteint que pour un site (S07) ou la population de vipères est éteinte depuis dix ans. Bien que cette menace concerne encore plusieurs sites wallons, elle semble actuellement nettement moins importante que par le passé (Parent 1983).

Nous soulignons enfin que notre étude n'a pas cherché à identifier l'ensemble des facteurs potentiellement impliqués dans le déclin des populations de vipères péliade. Des facteurs environnementaux, tels que des variations climatiques, diverses per-

turbations et la présence de prédateurs introduits (faisans, Graitson & Taymans 2022), contribuent vraisemblablement aussi à la diminution des effectifs. De plus, des facteurs intrinsèques, tels que la dépression de consanguinité (Madsen *et al.* 1996) et des effets Allee (densité-dépendance positive ; Berec *et al.* 2007), pourraient avoir accéléré le déclin des petites populations fragmentées considérées dans notre étude. Des travaux intégratifs visant à évaluer l'influence relative de ces différents facteurs dans le déclin des populations de vipères apparaissent nécessaires pour hiérarchiser l'importance des différents facteurs de déclin.

Contribution de la gestion différenciée dans le ralentissement du déclin des populations de vipères péliade en Wallonie

Nos travaux ont montré que la mise en place d'actions de gestion différenciée module la vitesse du déclin des populations de vipères péliades, et ultimement leur risque d'extinction. Dans les sites exempts de surabondance de sangliers, cette gestion permet une stabilisation, voire une augmentation des populations (malgré parfois des effectifs très faibles) ; à l'inverse, l'absence de gestion conduit bien souvent à un taux de croissance inférieur à 1 pouvant mener à l'extinction de l'espèce. Nos résultats confirment que la mise en œuvre des gestions différenciées permettant la diversification des structures de végétation à faible échelle est essentielle. Ceci permet le développement de micro-habitats variés favorables à la fois à la thermorégulation et à l'évitement de la prédation (Edgar *et al.* 2010).

Notre étude quantitative fournit l'un des rares exemples évaluant les effets positifs de la gestion différenciée des habitats sur la démographie des populations de vipères péliades, et de serpents en général. Même les retours d'expériences (qualitatifs) sur l'efficacité des mesures d'aménagements et de gestion des habitats en vue de préserver les populations de vipères sont rares. Dans la région du Mans, le suivi de l'aménagement de clairières forestières pourvues de ronciers a permis de mettre en évidence un impact positif sur les populations de plusieurs espèces de serpents, dont la vipère aspic (Bonnet *et al.* 2016). Dans le parc national du Meinweg (sud des Pays-Bas), l'arrêt du pâturage des landes et son remplacement par diverses actions de gestions manuelles et mécanisées visant à diversifier la structure de la végétation à faible échelle ont eu un impact favorable sur l'abondance

de toutes les espèces de reptiles dont la vipère péliade (Lenders 2015).

L'ampleur du redressement démographique constaté dans ces différentes études n'est pas similaire. En Wallonie, ce redressement est lent, d'une part en raison de la superficie de milieux concernés par une gestion différenciée qui est relativement réduite, de l'ordre d'un à deux hectares par site, d'autre part en raison des effectifs initialement très faibles sur la majorité des sites concernés (sur certains sites aucune femelle gravide n'a été observée durant plusieurs années). Dans ces conditions, un délai relativement important peut-être nécessaire avant d'observer un effet positif sur la dynamique des très petites populations, et ce d'autant plus que la vipère péliade est une espèce se reproduisant peu (Phelps 2004 ; Bauwens & Claus 2019).

De façon intéressante, notre étude a clairement montré que la gestion différenciée n'est pas suffisante pour enrayer le déclin des populations de vipère péliade dans les sites affectés par des surdensités de sangliers. Nos résultats suggèrent toutefois que la vitesse du déclin est réduite dans les sites gérés (Fig. 3). Ce résultat mitigé s'explique certainement en partie par le fait que les gestions différenciées mises en œuvre sur les sites suivis ne concernent que des surfaces réduites (moins de deux hectares) qui n'abritent qu'une partie de l'effectif des populations suivies et qui sont bien souvent inférieures aux domaines vitaux de ces animaux, en particulier celui des mâles (Neumeyer 1987 ; Hand 2018).

Pour conclure, à quelques rares exceptions près en Wallonie, la préservation des dernières populations indigènes de vipère péliade ne semble plus pouvoir être assurée qu'au sein d'espaces protégés bénéficiant d'une gestion conservatoire adaptée à l'espèce. Nos résultats démontrent que la préservation de ces populations repose sur l'articulation de la gestion des micro-habitats favorables à l'espèce par les gestionnaires, ainsi que la modification des pratiques cynégétiques favorisant les populations de sangliers.

Recommandations générales pour une gestion favorable des habitats de la vipère péliade en Wallonie

La quasi-totalité des sites où subsiste l'espèce en Wallonie ainsi que dans les régions voisines

correspondent à des faciès d'enfrichement de divers habitats, qu'ils soient humides, mésophiles ou parfois secs. Or, les friches sont des milieux de transition qui évoluent spontanément vers un boisement. L'enjeu pour les gestionnaires qui souhaitent conserver la vipère péliade est de maintenir ces faciès de friches, donc de contrer le reboisement, sans toutefois tendre vers un milieu trop ouvert dépourvu d'abris et dès lors peu favorable à l'espèce (Edgar *et al.* 2010 ; Lenders 2015). Une couverture herbacée dense est particulièrement importante pour le maintien de ce serpent. Les actions de gestion doivent donc porter prioritairement sur les éléments ligneux.

D'un point de vue technique, nous pouvons émettre les recommandations suivantes qui ont été testées avec succès sur différents sites wallons en vue de préserver la vipère péliade :

- 1) Laisser se développer les ronciers et autres broussailles qui constituent des abris de premier choix pour les vipères (et plus largement pour la petite faune), en particulier lorsqu'ils sont présents sous forme d'une mosaïque avec des plages herbacées.
- 2) Recépage plus ou moins régulier de certains fourrés, en particulier les formations à prunellier qui, en vieillissant, se dégarnissent du pied et n'offrent plus d'abris propices aux reptiles. Les arbustes coupés peuvent utilement être mis en tas afin de reconstituer des abris pour les reptiles.
- 3) Abattage ou annelage des éventuels arbres causant progressivement un ombrage trop important aux secteurs utilisés pour la reproduction et l'hibernation de l'espèce.
- 4) Intervenir le moins possible sur la strate herbacée.
- 5) Si une intervention par fauche de la strate herbacée est nécessaire en raison de la dynamique naturelle (présence de nombreux rejets ligneux par exemple), privilégier une fauche manuelle hivernale à la débroussailluse.
- 6) Si une fauche au tracteur est nécessaire, privilégier la fauche « forestière » à l'aide d'un modèle de tracteur léger. Ce type de fauche a de multiples avantages par rapport à la fauche agricole (Fichet *et al.* 2011) : permettre une coupe relativement haute et donc être beaucoup

moins destructeur pour la petite faune et les micro-biotopes ; permettre de contourner divers obstacles favorisant ainsi l'expression d'une mosaïque fine entre zones fauchées et non fauchées ce qui maximise les effets de lisière ; ne nécessiter qu'un seul passage puisque le produit de fauche peu rester sur place, ce qui minimise les perturbations ainsi que les risques de tassement du sol.

- 7) Eviter la pratique du pâturage comme objectif de conservation de la vipère péliade car plus que d'autres espèces, la péliade évite particulièrement les habitats pâturés (Stumpel 2004 ; van Uchelen 2006 ; Stumpel & Van der Werf 2012 ; obs. pers.). De plus, diverses études menées en Europe du Nord-Ouest ont montré soit que les densités atteintes par les reptiles sont systématiquement beaucoup plus faibles sur les parcelles pâturées, même de façon extensive, par rapport à celles qui ne le sont pas, soit que les effectifs de reptiles diminuaient fortement une fois l'introduction de la pratique du pâturage (Strijbosch 2002 ; Blanke & Podlucky 2009 ; Lenders 2011 ; Stumpel & Van der Werf 2012 ; Graitson *et al.* 2020). Sur les sites où la conservation de la vipère péliade est un objectif des gestionnaires, la principale recommandation consiste donc à éviter d'introduire le pâturage des secteurs fréquentés par les vipères, voire de supprimer, ou à tous le moins d'extensifier au maximum cette pratique sur certains secteurs si l'objectif est d'y redéployer l'espèce. Ceci ne signifie cependant pas que le pâturage soit un mode de gestion incompatible avec la présence de l'espèce, comme en témoigne, dans certaines circonstances, le maintien de populations de péliades sur des sites pâturés de longue date.

Pour être efficaces, ces actions doivent pouvoir être mises en œuvre sur des sites peu impactés par les surabondances de sangliers. Outre une éventuelle régulation des effectifs de ce dernier, et à l'instar de ce qui est pratiqué sur certains sites wallons et hollandais (Lenders 2014), des sites, ou parties de sites, peuvent également être pourvus d'exclos visant à éviter les intrusions de sangliers sur les secteurs les plus sensibles pour la conservation des reptiles.



Figure 5 : Clairière enrichée gérée en vue de favoriser *Vipera berus* (photo Eric Graitson).

Figure 5: Wasteland clearing managed to favor *Vipera berus* (photo Eric Graitson).

Remerciements - Merci aux collaborateurs qui ont contribué à la récolte de données sur le terrain : Dimitri Arianoff, Matthieu Bufkens, Jacques Bultot, Guido Catthoor, Didier Cavalier, Peter Engelen, Jean-Noël Funtowicz, José Hussin, Kevin Lebrun, Marc Paquay, Michel Pirotte, Eric Pellerin (†), Philippe Ryelandt, Chris Van Den Haute et Thiago Vynckier. Nous sollicitons l'indulgence de ceux que nous aurions oubliés.

Nos remerciements vont à tous les volontaires qui ont participé aux chantiers de gestions. Nous remercions également tous les conservateurs de réserves naturelles pour leurs collaborations sur le terrain.

Nos remerciements vont aussi au Département d'Études du Milieu naturel et agricole (DEMNA) du Service Public de Wallonie qui a contribué au financement permettant la réalisation de l'étude et au Département Nature et Forêt pour son soutien à la mise en œuvre du plan d'actions.

Contribution des auteurs : EG a conçu le programme de suivi des populations de *Vipera berus*, organisé et effectué les inventaires avec l'aide des observateurs de terrain et a rassemblé et synthétisé les données. TD et EG ont procédé à l'extraction des données de comptages et la réorganisation du jeu de données. TD, PG et HC ont procédé au traitement statistique des données. EG, TD, HC et PG ont rédigé des parties du manuscrit et chacun a relu et contribué à la version finale.

REFERENCES

- Bauwens D. & Claus K. 2019 - Intermittent reproduction, mortality patterns and lifetime breeding frequency of females in a population of the adder (*Vipera berus*). *PeerJ* 7: e6912.
- Barrioz M., Cochard P. O., Voeltzel V. & Lecoq C. (2015) *Amphibiens et Reptiles de Normandie*. Caen (URCPIE de Normandie / OBHEN) : 1-288.
- Berec L., Angulo E., & Courchamp F. (2007) Multiple Allee effects and population management. *Trends in Ecology & Evolution*, **22** : 185-191.
- Blanke I. & Podloucky R. (2009) Reptilien als Indikatoren in der Landschaftspflege: Erfassungsmethoden und Erkenntnisniveau Niedersachsen. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, Supplement **15** : 351-372.
- Boissinot A., Guiller G., Legentilhomme J., Grillet P. & Lourdaï O. (2015) Déclin alarmant des reptiles dans les bocages de l'Ouest de la France. *Le Courrier de la Nature*, **289** : 35-41.
- Bonnet X., Lecq S., Lassay J.-L., Ballouard J.-M., Barbraud C., Souchet J., Mullin S.J. & Provost G. (2016) Forest management bolsters native snake populations in urban parks. *Biological Conservation*, **193** : 1-8.

- Burnham K. P. & Anderson D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd edition. Springer-Verlag, New York.
- Chandler & al. (2024). Package « unmarked »: <https://cran.r-project.org/web/packages/unmarked/index.html>
- Edgar P., Foster J. & Baker J. (2010). *Reptile Habitat Management Handbook*. Bournemouth, UK (Amphibian and Reptile Conservation): 1-78.
- Fichet V., Branquart E., Claessens H., Delescaille L.-M., Dufrene M., Graitson E., Paquet J.-Y & Wibail L. (2011) *Milieux ouverts forestiers, lisières et biodiversité: de la théorie à la pratique*. Gembloux, Belgique (Département de l'Étude du Milieu Naturel et Agricole (SPW-DGARNE)). Série Faune - Flore - Habitat n° 7 : 1-184.
- Gaines W.L., Harrod R.J. & Lehmkühl J.F. (1999) *Monitoring biodiversity: quantification and interpretation*. Portland (U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station). General technical report PNW : 1-443.
- Gardner E., Julian A., Monk C. & Baker J. (2019) Make the Adder Count: population trends from a citizen science survey of UK adders. *Herpetological Journal*, **29** : 57-70.
- Gibbons J.W., Scott D.E., Ryan T.J. *et al.* (2000) The global decline of reptiles, Deja vu amphibians. *Bioscience*, **50** : 653-666.
- 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. (2010) *Plan d'action pour la Vipère péliade (Vipera berus) en Wallonie*. Wallonie, Belgique (Département Nature et Forêt, DGARNE, SPw) : 1-55.
- Graitson E., Barbraud C. & Bonnet X. (2018) Catastrophic impact of wild boars: insufficient hunting pressure pushes snakes to the brink. *Animal Conservation*, **2018** : 1-12.
- Graitson E., Ursenbacher S. & Lourdaï O. (2020). Snake conservation in anthropized landscapes: considering artificial habitats and questioning management of semi-natural habitats. *European journal of wildlife research*, **66**(39) : 1-11.
- Graitson E. & Taymans J. (2022) Impacts des lâchers massifs de faisans de Colchide (*Phasianus colchicus* L.) sur les squamates (Reptilia Squamata). *Bulletin de la Société herpétologique de France*, **180** (doi : 10.48716/bullshf.180-2).
- Graitson E., Goffart P. & Weiserbs A. (2022) La nouvelle liste rouge des amphibiens et reptiles en Wallonie. *L'Echo des Rainettes*, **22**.
- Guiller G. & Legentilhomme J. (2006) Impact des pratiques agricoles sur une population de *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) (*Ophidia, Viperidae*) en Loire-Atlantique. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, **28** : 73-82.
- Guiller G., Legentilhomme J., Boissinot A., Blouin-Demers G., Barbraud C. & Lourdaï 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*. <https://doi.org/10.1111/acv.12790>
- Guillon M. (2012). De la physiologie à la répartition: adaptations climatiques et sensibilité thermique chez une relique glaciaire. Sciences de l'environnement. Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées - Université de Poitiers, 2012. <https://theses.hal.science/tel-00996071>
- Hand N. (2018) The secret life of the adder (*Vipera berus*) revealed through telemetry. *The Glasgow Naturalist*, **27**, Supplement : The Amphibians and Reptiles of Scotland.
- Ives A. R. (2015) For testing the significance of regression coefficients, go ahead and log-transform count data. *Methods in Ecology and Evolution*, **6** : 828-835.
- Jacob J.-P., Percsy C., de Wavrin H., Graitson E., Kinet T., Denoël M., Paquay M., Percsy N. & Remacle A. (2007) *Amphibiens et Reptiles de Wallonie*. Namur (Aves - Rainne et Région wallonne) : 1-384.
- Jofré G.M. & Reading C.J. (2012). *An assessment of the impact of conservation grazing on reptile populations*. (Amphibian and Reptile Conservation), Research Report 12/01.
- Julian A. & Hodges R. J. (2019) The Vanishing Viper: themes from a meeting to consider better conservation of *Vipera berus*. *Herpetological Bulletin*, **149** : 1-10.
- Kéry M. (2018). Identifiability in N-mixture models: A large-scale screening test with bird data. *Ecology*, **99** : 281-288.
- Kéry M. & Royle J.A. (2020). Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of Distribution, Abundance and Species Richness in R and BUGS. Volume 2 : Dynamic and Advanced Models. <https://doi.org/10.1016/C2015-0-04070-9>
- Lenders A.J.W. (2011). Habitatgebruik door reptielen in Nationaal Park De Meinweg. Een vergelijkend onderzoek met behulp van kunstmatige schuilplekken. *Natuurhistorisch Maandblad*, **100** : 10-17.
- Lenders T. (2014) Interactie tussen Wilde zwijnen en reptielen. Het effect van een tweetal zwijnen exclusies in de Slenk (Nationaal Park de Meinweg). *Natuurhistorisch maandblad*, **103** : 243-247.
- Lenders T. (2015) Het effect van dynamisch terreinbeheer op een slinkende adderpopulatie. *Ravon*, **57** : 31-36.
- Madsen T., Stille B. & Shine R. 1996. Inbreeding depression in an isolated population of adders (*Vipera berus*). *Biological Conservation*, **75** : 113-118.
- Madsen T. & Ujvari B. (2011) The potential demise of a population of adders (*Vipera berus*) in Smygehuk, Sweden. *Herpetol. Conserv. Biol.*, **6** : 72-74.
- Mazerolle M. J., Bailey L. L., Kendall W. L., Royle J. A., Converse S. J., & Nichols J. D. (2007) Making great leaps forward: accounting for detectability in herpetological field studies. *Journal of Herpetology*, **41** : 672-689.
- Monney J.-C. & Meyer A. (2005) *Liste Rouge des reptiles menacés en Suisse*. Berne, Suisse (Office fédéral de

l'environnement, des forêts et du paysage, Berne, et Centre de coordination pour la protection des amphibiens et des reptiles de Suisse). Série OFEFP : 1-46.

Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), UICN - Comité français (2015) *La Liste rouge des espèces menacées en France : Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine*. 1-11.

Neumeyer R. (1987) Density and seasonal movements of the Adder (*Vipera berus* L. 1758) in a subalpine environment. *Amphibia-Reptilia*, **8** : 259-276.

Paquay M. & Graitson E. (2007) La vipère péliade, *Vipera berus*. In Jacob J.-P., Percsy C., de Wavrin H., Graitson E., Kinet T., Denoël M., Paquay M., Percsy N. & Remacle A., *Amphibiens et Reptiles de Wallonie*. Namur, Belgique (aves - raîgne et région wallonne), série Faune - Flore - Habitats n° 2 : 266-277.

Parent G.H. (1983) *Animaux menacés en Wallonie. Protégeons nos Batraciens et Reptiles*. Gembloux, Belgique (Duculot et région wallonne).

Phelps T. (2004) Population dynamics and spatial distribution of the adder *Vipera berus* in southern Dorset, England. *Mertensiella*, **15** : 241-258.

Podloucky R., Blanke I., Bohle D., Hansbauer G., Laufer H., Ortlieb F. & Winkler C. (2020) Kreuzotter (*Vipera berus*). In: Rote-Liste-Gremium Amphibien und Reptilien: Rote Liste und Gesamtartenliste der Reptilien (Reptilia) Deutschlands. *Naturschutz und Biologische Vielfalt*, **170** : 43-45.

R Core Team. (2017) *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria (R Foundation for Statistical Computing). URL <https://www.R-project.org/>.

Reading C.J., Luiselli L.M., Akani G.C., Bonnet X., Amori G., Ballouard J.M., Filippi E., Naulleau G., Pearson D. & Rugiero L. (2010) Are snake populations in widespread decline? *Biol. Lett.*, **6** : 777-780.

Schiemenz H. (1985) Die Kreuzotter. Wittenberg (Ziemsen). *Die Neue Brehm-Bücherei*, **332** : 1-108.

Schwartz M. (2017) Resettlement of the adder (*Vipera berus*) at the Dortmund-Ems Canal in the district of Coesfeld (NRW) after several years of captive rearing. *Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement*, **20** : 250-267.

Stumpel A.H.P. (2004) *Reptiles and amphibians as targets for nature management*. Wageningen: Thesis Wageningen University.

Stumpel A.H.P. & van der Werf B. (2012) Reptile habitat preference in heathland: implications for heathland management. *Herpetological Journal*, **22** : 179-182.

Strijbosch H. (2002) Reptiles and grazing. *Vakblad Natuurbeheer*, **41** : 28-30.

Ursenbacher S., Guillon M., Cubizolle H., Dupoué 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.

Vacher J.P. & Geniez M. (coord). (2010) *Les Reptiles de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Paris, Mèze (Muséum National d'Histoire Naturelle et Biotope) : 1-544.

van Uchelen E. (2006) *Praktisch natuurbeheer: amfibieën en reptielen*. Utrecht, Nederland (KNNV Uitgeverij).

Whiting C. & Booth H. (2012) Adder *Vipera berus* hibernacula construction as part of a mitigation scheme, Norfolk, England. *Conservation Evidence*, **9** : 9-16.

Date de soumission : jeudi 25 août 2022

Date d'acceptation : lundi 3 mars 2025

Date de publication : vendredi 21 mars 2025

Editeur-en-Chef : Jean-Marie BALLOUARD

Editeur associé : Sylvain URSENBACHER

Relecteur : Philippe GENIEZ