

Les traversées de routes par les vipères sont-elles fréquentes dans le paysage bocager de l'Ouest de la France ?

Are road-crossings by vipers common occurrences in a hedgerow landscape in western France?

Gaëtan GUILLER

n°1 Le Grand Momesson, F-44130 Bouvron - gaetan.guiller@free.fr

Résumé.

Le paysage bocager de l'Ouest de la France est fortement dégradé, à la fois par les pratiques agricoles mais également par une urbanisation omniprésente et croissante. C'est dans ce contexte que nous avons réalisé des suivis individuels des Vipères péliades et aspics (*Vipera berus* et *Vipera aspis*) en situation de syntopie pour connaître avec précision leurs déplacements. Ces suivis ont permis d'évaluer l'entrave que représente le réseau viaire à l'égard de leurs déplacements en constatant que ces vipères traversaient peu les routes et uniquement celles de faible largeur. La plupart des traversées sont effectuées par les mâles au moment de la reproduction printanière. On remarque également des différences importantes entre individus dont certains traversent régulièrement les routes et d'autres jamais. Enfin, on observe que *V. aspis* traverse plus fréquemment les routes que *V. berus* dans la configuration paysagère de notre site d'étude.

Mots-clés :

Vipera berus, *Vipera aspis*, réseau routier, entrave aux déplacements.

Summary.

Hedgerow landscape of western France is highly deteriorated, both by intensive agriculture and by ever-growing urbanization. It is within this context that we performed an individual monitoring of adders and asp vipers (*Vipera berus* and *Vipera aspis*) that occur in syntopy to precisely understand their movement patterns. This monitoring enabled to evaluate the barrier effect of the road network as these vipers were rarely crossing roads, and when they did, they crosses only the ones with a short width. Most of the crossings were performed by males during the reproduction period in spring. We noticed important differences among individuals, as some would regularly cross roads, while others would never cross a road. Finally, we noticed that *V. aspis* would cross roads more regularly than *V. berus*.

Key-Words:

Vipera berus, *Vipera aspis*, road network, barrier to movements.

I. INTRODUCTION

Les activités humaines ont un impact négatif considérable mettant en déclin l'ensemble de la biodiversité (Newbold *et al.* 2016). Ces menaces anthropiques prennent plusieurs formes : surexploitation de la faune et de la flore (chasse, pêche, déforestation), dégradation et perte d'habitat, pollution chimique et génétique, changement climatique... Avec les activités agricoles, l'urbanisation constitue l'une des principales causes de la perte des habitats. Contribuant fortement à cette artificialisation des sols, les infrastructures routières sont de vraies

menaces pour de nombreuses espèces qui les traversent (collisions) ou gênent leurs déplacements, pouvant même créer une réelle barrière physique infranchissable pour certaines espèces à faible mobilité (Andrews & Gibbons 2005, Glista *et al.* 2008). Les espèces plus mobiles et endurantes telles que les oiseaux ou certains mammifères ont plus de facilités que celles à faible mobilité comme les squamates (lézards et serpents) pour évoluer dans un tel environnement contraignant. Le suivi des animaux sauvages au sein de leurs habitats est donc indispensable pour permettre de comprendre quels sont les impacts écologiques de ces infrastructures linéaires.

En France, le réseau routier est probablement l'un des plus importants de l'Union Européenne avec ses 1 105 093 km de routes bitumées. Le réseau est distribué ainsi sur le territoire : 11 664 km d'autoroute, 9 581 km de route nationale, 378 906 km de route départementale et 704 942 km de route communale (source : <https://fr.statista.com/statistiques/540868/longueur-routes-france-par-type/>). Ces chiffres sont sous-estimés car ils ne prennent pas en considération le réseau des chemins agricoles empierrés et non bitumés.

Si l'impact direct des routes par collision ou écrasement de la faune par des véhicules est facile à établir par le recensement des cadavres (Bonnet *et al.* 1999, Glista *et al.* 2008, Guiller & Legentilhomme 2009, Meek 2009), en revanche, son impact indirect sur les populations est plus difficile à démontrer. En effet, renseigner de manière rigoureuse l'incidence de la fragmentation de l'habitat par les routes nécessite un investissement de terrain beaucoup plus important (Andrews & Gibbons 2005). Il faut souvent suivre les individus pour connaître leurs déplacements dans le temps et dans l'espace afin d'évaluer le degré d'entrave de ces routes à leur sujet.

Une autre solution peut être de réaliser des prélèvements de cellules en vue d'analyses génétiques et ce afin de connaître le degré d'isolement entre deux groupes séparés par une route (Ursenbacher 1998, François *et al.* 2021). Cet impact indirect concerne évidemment les espèces peu mobiles.

Nous nous sommes intéressés à l'entrave que peuvent représenter les routes sur deux espèces de *Vipera* évoluant en syntopie dans un environnement traversé par des infrastructures linéaires. Ces caractéristiques sont typiques du paysage bocager du quart Nord-Ouest de la France.

Les deux espèces de vipères que nous étudions sont reconnues pour être peu mobiles et sensibles aux perturbations de leurs habitats (François *et al.* 2021, Guiller *et al.* 2022). Dans le présent article, nous tenterons de répondre aux questions suivantes :

- Dans quelle proportion les vipères traversent-elles les routes ?
- Existe-t-il une différence entre les espèces et les sexes ?
- À quelle période se produisent la plupart des traversées ?
- La largeur de la route peut-elle limiter les traversées ?

II. MATÉRIEL & MÉTHODES

1 - Espèces étudiées :

Vipera berus (Linnæus, 1758) : sa répartition est très vaste puisqu'elle occupe la Grande-Bretagne et la partie nordique de l'Eurasie (Gasc *et al.* 1997). Vipère de taille inférieure à 70 cm (Guiller & Legentilhomme 2017) et sa reproduction est vivipare. Les accouplements débutent dès que les mâles ont effectué leur mue pré-nuptiale (Naulleau 1987), c'est-à-dire au mois d'avril, date à partir de laquelle ils deviennent alors très actifs pour la recherche de femelles.

Vipera aspis (Linnæus, 1758) : vipère à répartition médio-européenne (Espagne, France, Suisse et Italie) (Gasc *et al.* 1997). Sa taille est similaire à celle de *V. berus* (Guiller & Legentilhomme 2017), sa reproduction est également vivipare. La période d'accouplement a lieu dès l'émergence des femelles reproductrices, en général vers la seconde moitié du mois de mars (Naulleau 1997), époque où les mâles sont assez actifs à travers leurs domaines vitaux pour la recherche de femelles (Zwahlen *et al.* 2021).

2 - Types de routes définis :

Quatre types de routes ont été définis selon leurs caractéristiques.

Route agricole Empierrée (RE) : route non bitumée d'environ 3 mètres de largeur avec une bande centrale herbacée.

Route Communale (RC) : route goudronnée d'environ 3.5 mètres de largeur.

Route Départementale (RD) : route goudronnée d'environ 5 mètres de largeur.

Route Nationale (RN) : route goudronnée d'environ 10 mètres de largeur.

3 - Site d'étude :

L'étude s'est déroulée durant 16 années de terrain entre 2004 et 2019. Elle a été réalisée sur la commune de Blain dans le département de Loire-Atlantique, au cœur de la zone de contact des deux espèces de vipères (Guiller *et al.* 2018).

Le site d'étude d'un périmètre de 12 km est caractéristique du paysage bocager post-remembrement des années 1970. D'une surface d'environ 142 hectares, il est constitué de parcelles cultivées en céréales et en pâtures, parcouru par deux cours d'eau (le Courgeon et le Perche, affluents du canal de Nantes à Brest). Un

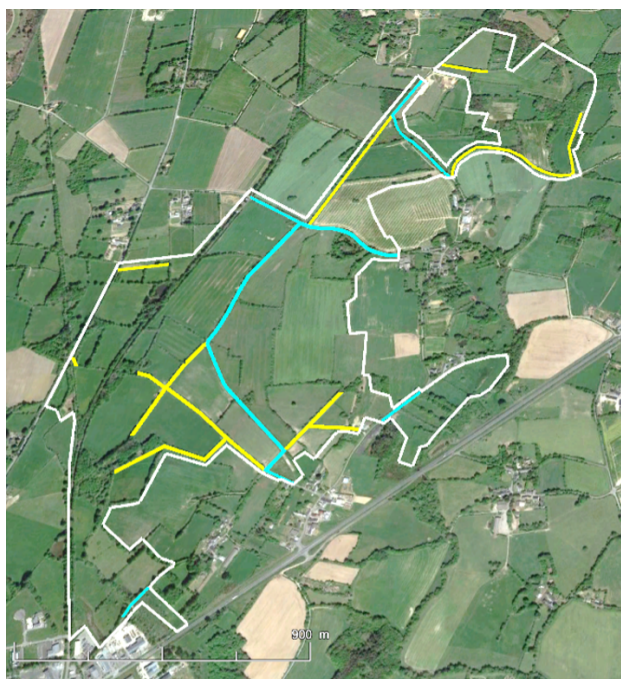


Figure 1 : Vue aérienne du site d'étude délimité par le périmètre en trait blanc. Les traits jaune et bleu correspondent respectivement aux Routes agricoles Empierrées (RE) et aux Routes Communales (RC). 3670 mètres de RE et 2780 mètres de RC ont été mesurés sur le site d'étude. ©Google earth.

Figure 1: Aerial view of the study site delimited by the white line. Yellow and blue lines correspond respectively to stony agricultural roads (RE) and communal roads (RC). We measured 3,670 m RE and 2,780 m RC on the study site. ©Google earth.

réseau de haies sur talus délimite les parcelles et longe les berges des cours d'eau et les routes. Le site d'étude ne comporte aucune habitation, mais il est sillonné par un réseau de routes. Selon les caractéristiques mentionnées précédemment, deux types de routes ont été identifiés sur le site d'étude : 3670 mètres de RE et 2780 mètres de RC (Fig. 1).

4 - Collecte des données

A - Suivi par capture-marquage-recapture (C-M-R)

Le suivi C-M-R consiste à découvrir et à capturer les vipères en héliothermie (exposition solaire directe) en longeant les milieux linéaires ensoleillés (bordures de haie et de bosquet). Puis la vipère est marquée individuellement par le raccourcissement d'une à deux écailles ventrales et une photographie du *pileus* (écaillage céphalique) est réalisée, la disposition des écailles n'évoluant pas au cours de la vie de la vipère (Bauwens *et al.* 2018, Guiller 2022). Le travail de terrain consiste ensuite à retrouver les individus connus dans l'espace et dans le temps.

Avec la C-M-R, nous ne pouvons que constater une succession chronologique de points d'observations étalés sur une période de temps plus ou moins longue, allant de quelques mois à quelques années pour les individus les mieux suivis. Néanmoins, la chronologie spatiale de ces points de recaptures permet d'obtenir un aperçu du domaine vital d'un individu. Plus précisément, la succession de ces points d'observations permet également de reconstituer partiellement le cheminement d'une vipère. Ainsi, lorsque deux points d'observations se succèdent de part et d'autre d'une route, on peut aisément affirmer que l'individu a réellement effectué une traversée de route. Par contre, il est compliqué de déterminer exactement quand cette traversée a eu lieu, car parfois, le laps de temps entre deux captures successives peut être de plusieurs mois.

B - Observation directe des traversées de routes :

Les traversées de routes par les vipères étant rares à observer, le choix a été fait d'inclure celles réalisées au-delà du site étudié afin de rassembler un maximum d'observations. Ces données d'observations de traversées de routes par les vipères proviennent de la découverte d'individus trouvés écrasés récemment par la circulation. Ces données ont été élargies au quart nord-ouest du département de la Loire-Atlantique, secteur le plus prospecté par nos soins, mais qui rassemble des données collectées uniquement au sein de la répartition de *V. berus* (Guiller *et al.* 2018). L'analyse de ces observations a pour but de visualiser ces traversées de route dans le temps et de savoir s'il y a un pic de traversée dans l'année, ou au contraire, si elles sont réparties de manière homogène au cours d'une saison active (de fin février à début novembre). Ces données permettront également d'identifier l'impact selon le type de route.

III. RÉSULTATS

1 - Données correspondant au suivi par Capture-Marquage-Recapture (C-M-R)

A - Effectif marqué et nombre de localisations:

Durant les 16 années de terrain, 801 vipères ont été suivies individuellement. En détail, cela représente 436 *V. berus* (249 mâles et 187 femelles) et 365 *V. aspis* (212 mâles et 153 femelles).

Au cours de ces années, il y a eu 3059 localisations de vipères, soit 1539 pour *V. berus* (903 mâles et 636 femelles) et 1520 pour *V. aspis* (807 mâles et 713 femelles).

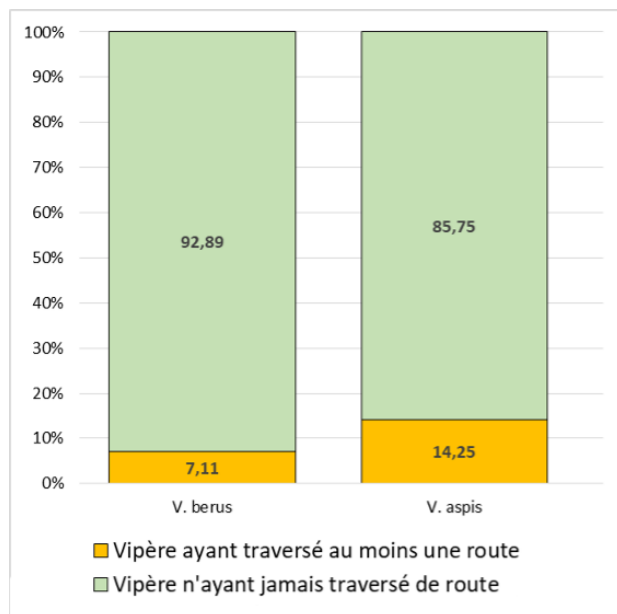


Figure 2 : Comparaison du taux de traversée de route selon l'espèce constaté d'après un suivi individuel de 436 *V. berus* et 365 *V. aspis* dans un paysage bocager de l'Ouest de la France. Un total de 31 (7.11%) *V. berus* et 52 (14.25%) *V. aspis* a effectué au moins une traversée de route.

Figure 2: Comparison of the road-crossing ratio according to the species from an individual monitoring of 436 *V. berus* and 365 *V. aspis* in a hedgerow landscape in western France. In total, 31 (7.11%) *V. berus* and 52 (14.25%) *V. aspis* crossed a road at least once.

Le nombre maximal de localisations pour un mâle de *V. berus* est de 27 en 6 années alors qu'il est de 18 en 5 années pour une femelle. Chez *V. aspis*, ce chiffre s'élève à 36 en 8 années et à 22 en 10 et 6 années, respectivement pour un mâle et deux femelles.

B - Tendance des traversées de route:

Selon l'espèce :

7.11% des *V. berus* (31 individus sur 436) ont traversé au moins une fois une route.

Pour *V. aspis*, le taux semble plus important car il atteint 14.25% d'individus (52 individus sur 365) ayant traversé au moins une fois une route (Fig. 2).

Considérant uniquement les 83 vipères (31 *V. berus* et 52 *V. aspis*) ayant effectué des traversées de route, 37.34% (31 sur 83) sont des *V. berus* et 62.65% (52 sur 83) sont des *V. aspis*.

Selon le sexe :

Les mâles sembleraient effectuer des traversées de route plus couramment que les femelles. On retrouve ce constat chez les deux espèces (Fig. 3).

En effet, 8.03% (20 sur 249) des mâles de *V. berus* ont effectué au moins une traversée de route contre 5.88% (11 sur 187) de femelles ; chez *V. aspis*, 14.62% (31 sur 212) des mâles contre 13.73% (21 sur 153) des femelles.

En s'attardant uniquement sur le cas des 83 individus (31 *V. berus* et 52 *V. aspis*) ayant traversé au moins une fois une route, on constate :

- que 64.52 % (20 sur 31) des *V. berus*, sont des mâles et 35.48% (11 sur 31) sont des femelles ;
- et que 59.62% (31 sur 52) des *V. aspis* sont des mâles et 40.38% (21 sur 52) sont des femelles.

Selon le type de route:

Sur les 83 vipères (31 *V. berus* et 52 *V. aspis*) ayant effectué des traversées de route, un total de 94 traversées a été comptabilisé avec certitude, soit 32 pour *V. berus* et 62 pour *V. aspis*. On constate un nombre de traversées similaire des RE pour les deux espèces de Vipères, alors que *V. aspis* traverse plus fréquemment les RC que *V. berus* (Fig. 4).

C - Des individus plus téméraires que d'autres :

Concernant les traversées de routes, il existe de grandes différences entre individus de la même espèce et du même sexe. L'exemple de deux mâles de *V. berus* (n°6_8 et 4_38) évoluant dans le même secteur à la même période, en est l'illustration (Fig. 5). En effet, l'un a effectué au moins 4 traversées alors que l'autre semble n'avoir jamais traversé de routes. Des exemples similaires existent également pour *V. aspis*.

2 - Observation directe des traversées de route :

Ces informations proviennent de 46 *V. berus* découvertes écrasées récemment sur les routes du quart Nord-Ouest du département de Loire-Atlantique. Elles permettent de visualiser un pic de traversées entre les mois d'avril et de mai (Fig. 6). Ce pic concerne uniquement les mâles.

La répartition de ces cadavres sur l'ensemble des quatre types de routes prospectées est la suivante : 6 sur RE, 33 sur RC, 7 sur RD et 0 sur RN.

IV. DISCUSSION

Les observations provenant de la C-M-R ont permis de mettre en évidence des divergences au niveau de l'espèce, du sexe et de l'individu concernant l'aptitude

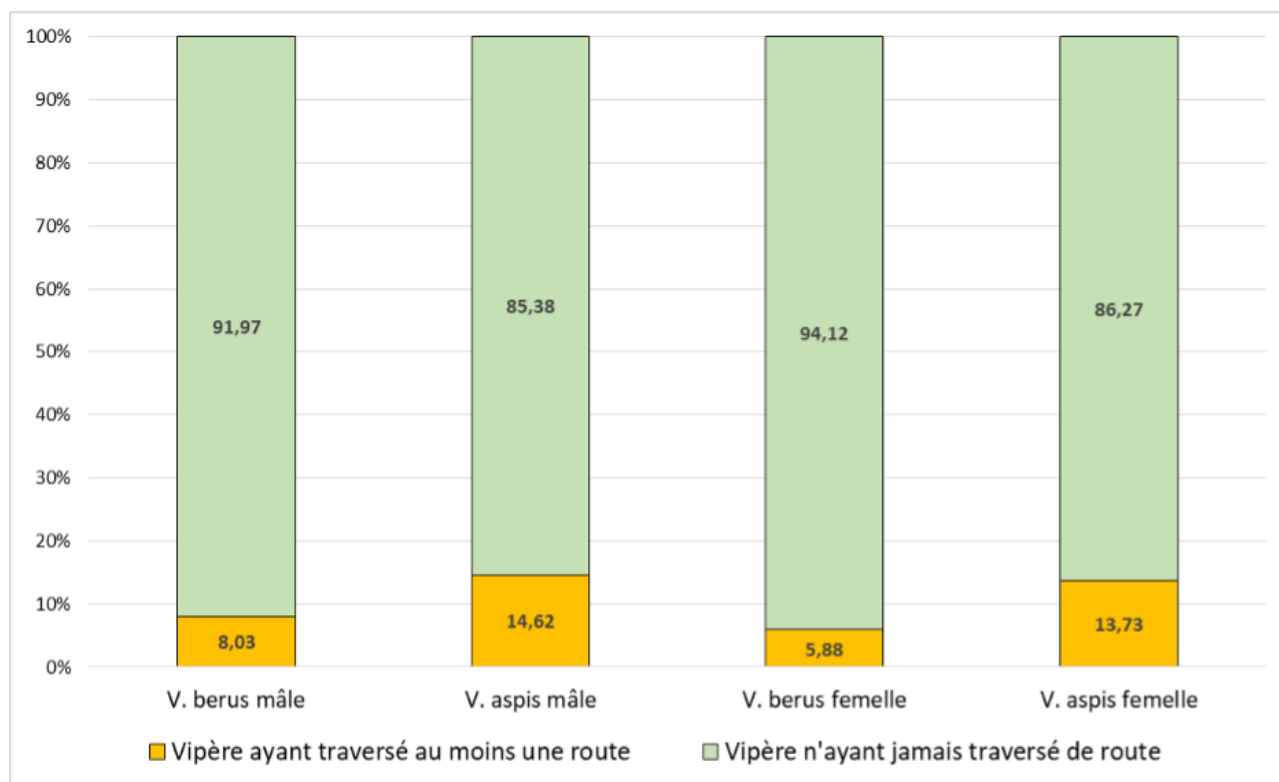


Figure 3 : Comparaison des taux de traversées de route selon le sexe d'après un suivi individuel de 249 mâles et 187 femelles (n=436) de *V. berus* et 212 mâles et 153 femelles (n=365) de *V. aspis* dans un paysage bocager de l'Ouest de la France.

Figure 3: Comparison of road crossing ratio according to sex from an individual monitoring 249 males and 187 females (n=436) *V. berus* and 212 males and 153 females (n=365) *V. aspis* in a hedgerow landscape in western France.

à traverser une route chez *V. berus* et *V. aspis*. Dans le contexte paysager et de syntopie de notre étude, nous constatons que les vipères traversent peu les routes, que *V. aspis* semble franchir plus régulièrement les routes que *V. berus* et qu'il existe de grandes différences entre individus dans leur propension à franchir des espaces ouverts tels qu'une route. Il en ressort également, chez les deux espèces, que les mâles sont plus enclins à traverser les routes que les femelles.

Quant aux observations directes de traversées de route par *V. berus* (animaux récemment écrasés), elles confirment cette plus grande mobilité chez les mâles ainsi que les dates des mois d'avril et de mai pour la fréquence maximale des traversées. Cet intervalle correspond précisément à la période des accouplements durant laquelle les mâles recherchent activement les femelles en agrandissant leur domaine vital, rendant ainsi le risque des franchissements du réseau viaire plus fréquent que sur le reste de l'année (Fig. 6). Ce schéma est probablement identique chez *V. aspis* (Bonnet *et al.* 1999, Meek 2009, Zwahlen *et al.* 2021).

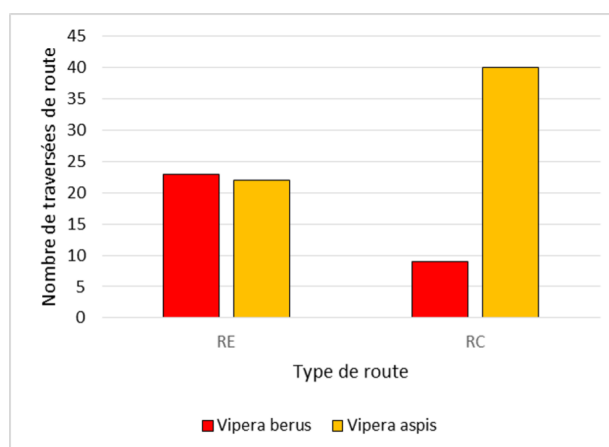


Figure 4 : Répartition des 94 traversées de route selon l'espèce et le type de route d'après le suivi de 436 *V. berus* (249 mâles et 187 femelles) et 365 *V. aspis* (212 mâles et 153 femelles) pendant 16 années. RE = Route empierrée et RC = Route communale (Cf. aux caractéristiques de ces types de routes dans le texte).

Figure 4: Distribution of 94 road crossings according to species and type of road from the monitoring of 436 *V. berus* (249 males and 187 females) and 365 *V. aspis* (212 males and 153 females) for 16 years. RE = stony road; RC = communal road (Cf. characteristics of these types of road in the text).

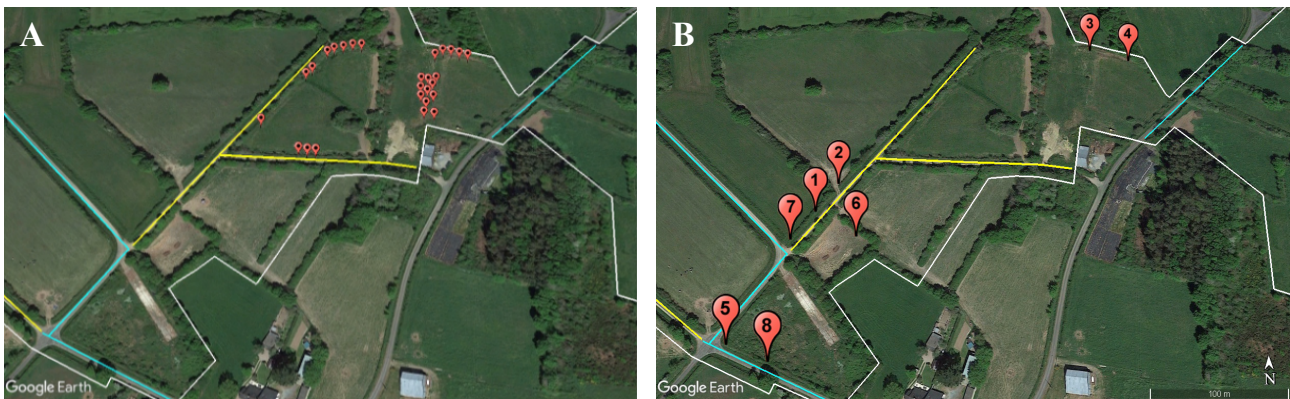


Figure 5 : Occupation spatiale divergente entre des deux mâles matures de *V. berus* à la même période et dans le même secteur du site d'étude. Trait blanc : périmètre du site d'étude ; trait jaune : Route agricole Empierrée (RE) et trait bleu : Route Communale (RC).
 A : *V. berus* mâle n°6_8 suivi de 2011 à 2016 avec 27 localisations.

B : *V. berus* mâle n°4_38 suivi de 2012 à 2015 avec 8 localisations indiquées par ordre chronologique des captures.

Figure 5: Divergent spatial occupancy among mature males of *V. berus* at the same period and same locality within the study site. White line = delimitation of study site ; Yellow line = stony agricultural road (RE); Blue line = communal road (RC).

A: *V. berus* male n°6-8 monitored from 2011 to 2016 with 27 records.

B: *V. berus* male n°4-38 monitored from 2012 to 2015 with 8 records provided by chronological order of captures.

L'analyse combinée de ces deux approches, observation indirecte des traversées de route *via* la C-M-R, et directe *via* le recensement des animaux écrasés sur les routes, a été cruciale pour mieux appréhender les déplacements spatio-temporels et l'impact que peut représenter le réseau routier sur ces animaux peu mobiles. Nos résultats sont en accord avec deux études récentes mettant en évidence la prépondérance des mâles dans la dispersion des gènes par une mobilité plus importante (François *et al.* 2021 : pour *V. berus* et Zwahlen *et al.* 2021 : pour *V. aspis*). Cette stratégie permet d'éviter les reproductions avec liens de parenté trop proches (Perrin & Mazalov 1999). Pour ces deux espèces de vipères, les femelles ont en effet une forte tendance à la philopatrie alors que les mâles sont plus dispersants. L'impact direct (animaux écrasés) que représente le réseau routier sur les vipères est sûrement sous-estimé, car un cadavre reste peu de temps sur la chaussée. Des prédateurs et des charognards doivent certainement consommer des cadavres ou des individus moribonds avant leur découverte par un observateur.

En revanche, la contradiction entre les traversées « fréquentes » des RE par les vipères (Fig. 4), et le faible nombre de cadavres découverts sur ce type de route, s'explique par un trafic routier très faible sur ces chemins agricoles, ce qui explique le nombre similaire de *V. berus* trouvées écrasées sur les RE et les RD, respectivement 6 et 7. Dans le premier cas de figure, les vipères traversent plus régulièrement les RE avec peu de risque d'écrasement alors que dans le second

cas, elles traversent peu les RD, mais avec un fort risque d'écrasement. Ainsi, les RD exercent un impact différent en devenant quasiment une barrière physique. Ce concept de barrière physique est fortement illustré par les RN, type de route clairement infranchissable par les vipères, ainsi que l'atteste l'absence de découverte de cadavre. Précisons que les caractéristiques des RE (route la moins large et non bitumée avec bande centrale enherbée) expliquent probablement les traversées fréquentes de ce type de route.

Ainsi, le réseau routier, présent dans le paysage bocager engendre différents risques pour les vipères. D'abord un impact direct par l'écrasement sur les routes bitumées de faible largeur (RC), ensuite un impact indirect par l'isolement des individus corrélé à la largeur des routes bitumées ($RC < RD < RN$). En effet, en entravant les déplacements des mâles lors de la période des accouplements, il en résulte parfois une diminution d'échanges de flux de gènes pour ces deux espèces de vipères (Ursenbacher 1998, Madsen *et al.* 2004, Zwahlen *et al.* 2021). Outre Atlantique, une étude sur le Timber rattlesnake (*Crotalus horridus* Linnaeus, 1758) a permis de démontrer que l'impact sur sa diversité génétique pouvait se produire au bout de 7 ou 8 générations par l'interruption de dispersion d'individus mâles en raison des routes (Clark *et al.* 2010). Une autre étude met en évidence que chez les serpents, les espèces venimeuses traversent plus rarement et plus lentement les routes, augmentant ainsi leur risque d'écrasement par rapport à celles que ne le

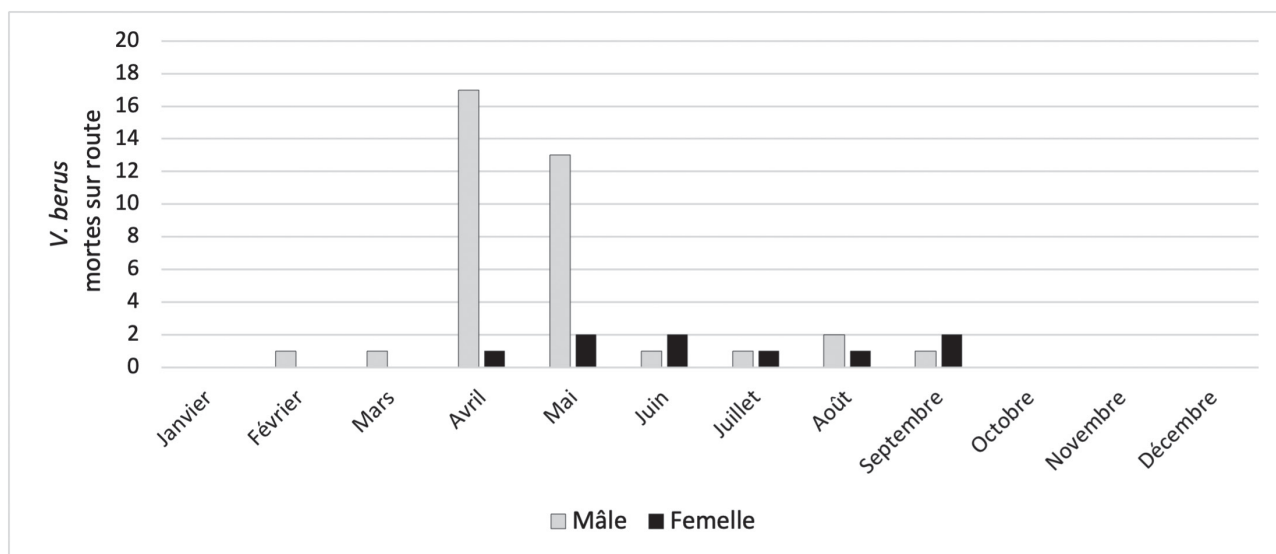


Figure 6 : Répartition mensuelle des 46 *V. berus* trouvées écrasées récemment sur les routes du quart nord-ouest du département de la Loire-Atlantique.

Figure 6: Monthly distribution of 46 dead-on-road *V. berus* recently found on the road structure of the north-western quarter of the Loire-Atlantique department.

sont pas (Vipère et Crotale *versus* Couleuvre) (Andrews & Gibbons 2005). Ces études mettent en évidence que chez les serpents, la fragmentation du paysage par les routes impacte tout particulièrement les vipères.

Pour ces deux espèces de Vipères, les mâles étant plus mobiles que les femelles, notamment lors de la période des accouplements printaniers, leurs déplacements les poussent à traverser davantage les routes, mais pas au-delà d'une certaine largeur. Ainsi, indépendamment de la densité du trafic, une forte densité de routes dans le paysage dont la largeur est supérieure à environ 4 mètres, peut facilement isoler des groupes de vipères entre eux. À terme, ces petits groupes disparaîtront car génétiquement trop proches.

Cet isolement par la fragmentation de l'habitat par les routes bitumées doit être pris en considération lors des projets d'infrastructures afin que les vipères de l'ouest de la France, espèces peu mobiles, soient moins impactées. On sait désormais que les vipères vivant dans le paysage bocager de l'Ouest de la France sont en fort déclin à cause de la perte et la dégradation des habitats en grande partie liées aux pratiques agricoles actuelles (Guiller *et al.* 2022). Néanmoins, l'ensemble du réseau routier participe également, mais de façon plus insidieuse, à ce déclin en entravant le déplacement des vipères et en limitant ainsi les flux de gènes et la possibilité pour ces deux espèces de conquérir de nouveaux habitats favorables.

REMERCIEMENTS

Je souhaite remercier Didier Montfort et Joseph Baudet pour leurs retours constructifs lors de la relecture de ce travail. Je remercie également Jean-Pierre Vacher pour les traductions anglaises.

APPROBATION ÉTHIQUE

La manipulation des vipères est effectuée sous l'arrêté N°2022/SEE/0206 délivré par la préfecture du département de la Loire-Atlantique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDREWS K. M. & GIBBONS J. W. 2005 - How Do Highways Influence Snake Movement? Behavioral Responses to Roads and Vehicles. *Copeia*, 4: 772–782. DOI: .1643/0045-8511(2005)005[0772:HDHISM]2.0.CO;2
- BAUWENS D., CLAUS K & MERGEAY J. 2018 – Genotyping validates photo-identification by the headscale pattern in a large population of the European adder (*Vipera berus*). *Ecol. Evol.*, 8 (5): 2985-2992. DOI:10.1002/ece3.3917
- BONNET X., NAULLEAU G. & SHINE R. 1999 - The dangers of living home: dispersal and mortality in snakes. *Biological Conservation*, 89: 39-50.
- CLARK R. W., BROWN W. S., STECHERT R. & ZAMUDIO K. R. 2010 - Roads, interrupted dispersal, and genetic diversity in Timber rattlesnakes. *Conservation Biology*, 24: 1059–1069.
- 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. DOI: 10.1007/s10592-021-01365-y
- GASC J. P., CABELA A., CRNOBRNJA-ISAILOVIC J., DOLMEN D., GROSSENBACHER K., HAFFNER P., LESCURE J., MARTENS H., MARTINEZ RICA J. P., MAURIN H., OLIVEIRA M. E.; SOFIANIDOU T. S., VEITH M. & ZUIDERWIJK A. (Eds.) 1997 - *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Societas Europaea Herpetologica & Muséum National d'Histoire Naturelle (IEGB/SPN), Paris, 496 p.
- GLISTA D. J., DEVAULT T. L. & DEWOODY J. A. 2008 - Vertebrate road mortality predominantly impacts amphibians. *Herpetological Conservation and Biology*, 3 (1): 77-87.
- GUILLER G. 2022 - Marquage par ablation partielle d'écaillés ventrales chez les serpents : une lisibilité variable dans le temps selon les espèces. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, 44 (1-2) : 15-26.
- GUILLER G., DELEMARRE J.L., BOHEAS E., MARTIN C. & LEGENTILHOMME J. 2018 - Actualisation de la zone de contact entre *Vipera berus* et *Vipera aspis* dans le département de la Loire-Atlantique (France). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 165 : 03-14.
- GUILLER G. & LEGENTILHOMME J. 2009 - Mortalité directe des reptiles liée aux infrastructures routières. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, 31 (4) :145-154.
- GUILLER G. & LEGENTILHOMME J. 2017 - Quelques tailles maximales observées chez six espèces de serpents dans le département de la Loire-Atlantique. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, 39 (4) : 143-146.
- 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
- MADSEN T., UJVARI B. & OLSSON M. 2004 - Novel genes continue to enhance population growth in adders (*Vipera berus*). *Biological Conservation*, 120: 145-147.
- MEEK R. 2009 - Patterns of reptile road-kills in the Vendée region of western France. *Herpetological Journal*, 19: 135–142.
- NAULLEAU G. 1987 - Les Serpents de France. *Rev. Franç. Aquar. Herpet.*, 11 (3-4) : 1-56.
- NAULLEAU G. 1997 - *La vipère aspic*. Eveil Nature, Saint Yrieix. 72 p.
- NEWBOLD T., HUDSON L. N., ARNELL A. P., CONTU S., DE PALMA A., FERRIER S., HILL S.L. L., HOSKINS A. J., LYSENKO I., PHILLIPS H.R. P., BURTON V. J., CHNG C.W. T., EMERSON S., GAO D., PASK-HALE G., HUTTON J., JUNG M., SANCHEZ-ORTIZ K., SIMMONS B. I., WHITMEE S., ZHANG H., SCHARLEMANN J.P. W. & PURVIS A. 2016 - Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*, 353: 288–291. DOI:10.1126/science.aaf2201
- PERRIN N. & MAZALOV V. 1999 - Dispersal and inbreeding avoidance. *The American Naturalist*, 154: 282–292.
- 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.
- ZWAHLEN V., NANNI-GESER S., GOLAY J., KAISER L., 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. DOI: 10.1093/biolinnean/blaa177