

Bulletin de la Société Herpétologique de France

3^{ème} trimestre 2003

N°107



ISBN 0754-9962

Bull. Soc. Herp. Fr. (2003) 107

Résultats de 5 années de suivi d'une population de Vipère péliade (*Vipera berus*) dans le Jura Suisse: estimation des effectifs et discussion des méthodes d'estimation

par

Sylvain URSENBACHER⁽¹⁾ et Jean-Claude MONNEY⁽²⁾

⁽¹⁾ *Laboratoire de Biologie de la Conservation, Institut d'Ecologie, Bâtiment de Biologie, Université de Lausanne, 1015 Lausanne, Suisse*
(sylvain.ursenbacher@ie-zea.unil.ch)

⁽²⁾ *KARCH (Centre de Coordination pour la Protection des Amphibiens et des Reptiles de Suisse), 3005 Berne, Suisse*

Résumé - Afin d'évaluer le nombre d'animaux adultes d'une population isolée de Vipère péliade (*Vipera berus*) dans le Jura Suisse, nous comparons les résultats obtenus à partir de plusieurs méthodes d'estimation des effectifs. Un total de 81 séances de captures a été réalisées au cours des 5 années d'étude, l'effort de recherche variant de 8 à 26 séances par année. Les méthodes d'estimation pour populations closes procurent des évaluations du nombre d'animaux adultes plus fiables que les méthodes pour populations ouvertes. Le programme CAPTURE (Otis *et al.* 1978) donne les estimations les plus vraisemblables et paraît bien adapté pour évaluer les effectifs d'une population de vipères. Le site étudié abrite une cinquantaine d'animaux adultes, soit environ 1 individu à l'hectare. Cette densité est relativement faible comparée aux estimations réalisées dans les Alpes.

Mots-clés : Vipère péliade, *Vipera berus*, estimations d'effectifs, Jura Suisse, densité

Summary - A five year study of an adder population (*Vipera berus*) in the Swiss Jura mountains: number of animals and discussion of population estimate methods. In order to estimate the number of adults in an isolated population of adder (*Vipera berus*) in the Swiss Jura Mountains, several population estimate methods were compared. 81 periods of capture were done during the five years study with the number of periods varying from 8 to 26 each year. The methods for estimating closed populations give more reliable results than estimations for open populations. The software CAPTURE (Otis *et al.* 1978) seems to give the most convincing estimations and appears to be the prime method for estimating viper populations. The selected site accommodates about fifty adults and the density is approximately 1 adult per hectare, a relatively low level compared to the density in the Alps.

Key words : adder, *Vipera berus*, population size estimates, Swiss Jura mountains, density

I. INTRODUCTION

L'estimation de la taille d'une population est primordiale pour l'élaboration de plans de surveillance et d'actions de protection pour des espèces menacées. Malgré les nombreuses méthodes actuellement connues (voir Krebs 1989, Heyer *et al.* 1994), le choix de la méthode la mieux adaptée demeure difficile, dépendant aussi bien de l'espèce

que de l'endroit étudié.

La Vipère péliade (*Vipera berus*, Viperidae, Serpentes) est le serpent terrestre ayant la plus grande aire de répartition (Saint Girons 1980). Néanmoins, cette espèce est en forte régression à l'ouest de sa distribution et elle est menacée de disparition dans de nombreuses régions. C'est le cas dans la chaîne jurassienne franco-suisse où 51 stations sont actuellement connues, dont seulement 5 noyaux de populations dans le Jura suisse (Pinston *et al.* 2000, Hofer *et al.* 2001, Perret *et al.* 2002). Les populations jurassiennes de Vipère péliade sont petites et isolées les unes des autres, ce qui les rend particulièrement vulnérables; en plus d'une éventuelle destruction d'habitat, de prélèvements illégaux ou de persécutions, les populations isolées sont menacées par un taux de consanguinité élevé pouvant mener à une disparition locale de l'espèce (Madsen *et al.* 1996, Madsen *et al.* 1999).

Avant d'établir un plan de protection local, il est utile de quantifier les effectifs de la population concernée, et notamment le nombre d'animaux adultes participant à la reproduction. Le choix de la méthode d'estimation est important car il détermine le type d'échantillonnage nécessaire pour une évaluation correcte de la population. Relativement peu de travaux ont estimé la taille d'une population de Vipère péliade (Völkl 1986, Neumeyer 1987, Moser 1988, Monney 1996, Ursenbacher 1998, voir aussi Völkl 2002 pour une synthèse des données à ce sujet). Le but de ce travail est de tester différentes méthodes d'évaluation d'effectifs sur la base d'un large échantillon provenant de 5 années de suivi d'une population de Vipère péliade étudiée par capture, marquage individuel et recapture des animaux.

II. MATERIEL ET METHODE

A. Récolte des données

La population étudiée est située dans le Jura vaudois, à une altitude d'environ 1000 mètres. Il s'agit de deux pâturages partiellement boisés et rocheux, de 25 ha chacun et distants d'un kilomètre environ. Durant tout le suivi, aucune migration d'animaux n'a été observée entre ces deux pâturages. Cela s'explique en partie par la présence d'une route goudronnée et d'une zone densément boisée entre les deux stations. Globalement, les milieux bordant les deux pâturages sont peu favorables aux serpents et une seule vipère,

un mâle subadulte, a été observée en 1996 dans les environs proches par l'un de nous (JCM). Bien qu'il n'y ait peu, ou pas d'échanges entre ces 2 stations, les données récoltées sur les deux zones ont été groupées étant donné que ces colonies étaient en contact il y a quelques années encore et que les facteurs environnementaux influencent de manière identique les deux sites.

Entre 1997 et 2001, un total de 81 journées a été consacré à parcourir le site en entier, l'effort de recherche variant de 8 à 26 séances de capture suivant les années (tab. I). Les vipères sont capturées à la main gantée, puis marquées individuellement par hot branding (Fitch 1987, Madsen comm. pers.) en 1997 et 1998 et à l'aide de transpondeurs dès 1999. Les animaux ont été relâchés à l'endroit exact de leur capture immédiatement après le marquage. Afin d'évaluer le taux de survie annuel et la capturabilité annuelle des animaux, les données ont été analysées à l'aide du programme MARK (White & Burnham 1999). Celui-ci intègre différents modèles à survies et capturabilités annuelles, les deux paramètres pouvant être soit constants, soit variables en fonction de l'année ou variables en fonction du sexe de l'animal. Le meilleur modèle est ensuite choisi par un AIC (Akaike's Information Criterion, (Akaike 1974))

B. Méthodes d'estimation

Plusieurs méthodes d'estimation pour populations closes ont été testées. Ces méthodes impliquent un recrutement nul (naissance, immigration) et aucune disparition (émigration, mort) entre les séances de capture. Néanmoins, elles sont robustes envers des violations de leurs contraintes :

Méthode de Schnabel (1938) : elle permet d'estimer les effectifs d'une population close, mais impose un taux de capturabilité identique entre les animaux et les sessions de capture.

Méthode de Schumacher & Eschmeyer (1943) : très proche de la méthode de Schnabel, elle estime les effectifs d'une population par le calcul de la pente issue de la droite de régression obtenue par le rapport des animaux déjà marqués avant une séance de capture donnée et la proportion d'animaux capturés et déjà marqués à cette séance de capture. Les contraintes sont identiques à la méthode de Schnabel.

Programme CAPTURE (Otis et al. 1978) : il permet d'estimer les effectifs d'une

population en intégrant un taux de capturabilité variable entre les séances de capture (mode M(t)) ou entre les animaux (mode M(h)). Ces deux modes ont été utilisés.

Deux méthodes pour populations ouvertes ont aussi été testées. Elles permettent l'estimation des effectifs d'une population malgré un recrutement ou des disparitions et évaluent un effectif à chaque séance de capture. Seule la moyenne annuelle ainsi que les estimations maximales et minimales de ces estimations ont été retenues :

Méthode de Jolly-Seber (Jolly 1965, Seber 1965) : elle permet d'évaluer les effectifs ainsi que le taux de survie et de recrutement à chaque séance de capture. La méthode de calcul se base uniquement sur la prochaine recapture.

Méthode de Fisher-Ford (Fisher & Ford 1947) : elle est dérivée du «Lincoln Index» (Lincoln 1930). Elle part du principe que le taux d'animaux marqués à une séance de capture est identique au taux d'animaux marqués dans la population. Mais, contrairement aux méthodes pour populations closes, cette approche permet d'intégrer un taux de survie, lequel est considéré comme constant durant toute l'étude. D'après Begon (1979), cette méthode est la mieux adaptée lorsque l'intensité de l'échantillonnage, le taux de survie et la population sont faibles.

En complément, le nombre d'animaux a été estimé en multipliant le taux de capturabilité annuelle calculé par le programme MARK et le nombre d'animaux capturés. Finalement, un éventuel lien entre le nombre d'animaux capturés ou le nombre de séances et le nombre d'animaux estimés par les différentes méthodes a été testé par corrélation (test de Spearman). La variation annuelle a aussi été testée par régression.

III. RESULTATS

Au total, 81 séances de captures ont été effectuées pendant les cinq années de suivi de cette population (tab. I). Entre 20 et 50 animaux adultes ont été capturés chaque année. Le meilleur modèle obtenu à l'aide de MARK considère que le taux de survie (S) est constant durant les 5 ans de l'étude ($S = 0.784$, IC à 95% = 0.678–0.863). Au contraire, le taux annuel de capturabilité est considéré comme variable (P_t) pour chaque année ($0.300 < P_t < 0.696$, tab. I). Aucun effet du sexe sur la capturabilité et sur la survie n'est détecté par MARK. Ce taux élevé de survie permet donc de penser que les estimations pour populations closes sont utilisables, bien qu'il y ait une légère mortalité durant une année.

Les estimations effectuées avec les méthodes pour populations closes évaluent la population entre 35.9 et 83 individus adultes; toutes ces valeurs sont supérieures au nombre d'individus capturés en une année. Au contraire, les moyennes annuelles des estimateurs pour populations ouvertes varient de 6.9 à 64.4 individus; ces estimations sont toutes inférieures au nombre d'individus adultes estimé par la méthode de Jolly-Seber alors quelles sont partiellement inférieures avec la méthode de Fisher-Ford (tab. I). Les estimations basées sur le taux de capturabilité varient entre 60 et 72 adultes. De plus, aucun lien entre le nombre d'animaux estimé et le nombre de séance de capture, ou le nombre d'animaux capturés (par exemple : méthode CAPTURE M(t) respectivement $R^2 = 0,062$, $p = 0,67$ et $R^2 = 0,644$, $p = 0,10$) n'a pu être mis en évidence.

Les estimations sont assez similaires entre les différentes méthodes pour populations closes (au maximum 40,5% de différence pour une année donnée) et la différence entre les méthodes diminue régulièrement avec l'augmentation du nombre de séances de capture (fig. 1). Finalement, une tendance à l'augmentation des effectifs durant cette étude peut être observée, mais elle n'est pas significative (par exemple : méthode CAPTURE M(t), $R^2 = 0,383$, $p = 0,26$).

IV. DISCUSSION

A. Les différentes méthodes d'estimation

Bien que cette étude soit basée sur des données récoltées uniquement dans le Jura suisse et pour une population isolée et limitée, il semble que certaines méthodes soient mieux adaptées que d'autres pour l'évaluation des effectifs d'une population de vipères. Le caractère peu mobile de ces animaux (Saint Girons 1952 et obs. pers.), ainsi que leur faible taux de mortalité annuel (survie annuelle de 80 % sur le site étudié) induisent une faible violation des contraintes des estimateurs pour populations closes (taux de mortalité nul durant la période d'estimation, pas de recrutement ou d'immigration) et leur influence sur la robustesse des estimations est limitée. De plus, il ne semble pas que l'émigration soit importante sur ce site puisque les biotopes favorables sont isolés et que le taux de survie est comparable aux valeurs d'autres études sur les vipères (Saint Girons 1952, Ferrière *et al.* 1996, Baron 1997, Flatt *et al.* 1997). Finalement, ces estimateurs sont assez robustes aux violations de certaines de leurs contraintes (Heyer *et al.* 1994).

Tableau I : Estimation de la taille d'une population de Vipère péliade à l'aide de différentes méthodes. T = nombre de séance de capture, N = nombre d'animaux capturés, P = capturabilité annuelle. Entre parenthèses : intervalles de confiance 95% pour les estimateurs pour populations closes et valeurs minimales et maximales pour les estimateurs pour populations ouvertes. * durant la première année, MARK ne peut pas calculer une valeur de capturabilité annuelle)

Tableau I: Estimation of adder population size with several methods. T = number of catching occasions, N = number of animals caught, P = annual catching probability. Between brackets : Confidence interval at 95% for closed population estimators and min-max values for open population estimators. * MARK cannot estimate a catching probability.the first year of marking.

Année	T	N	P	Estimations de la taille de la population						
				N x P	population close				population ouverte	
					Méthode de Schnabel	Méthode de Schumacher -Eschmeyer	CAPTURE Mode M(t)	CAPTURE Mode M(h)	Méthode Jolly-Seber	Méthode Fisher-Ford
1997	26	43	*	*	45 (36 – 60)	46 (43 – 49)	48 (45 – 68)	51 (45 – 83)	26 (1.0 – 58)	35 (14 – 69)
1998	11	20	0.30 (0.17 – 0.48)	67 (43 – 116)	56.3 (23 – 165)	58.1 (40 – 106)	42 (27 – 96)	52 (29 – 135)	7 (1.0 – 15)	64 (2 – 200)
1999	8	26	0.43 (0.27 – 0.61)	60 (42.7 – 97.0)	36 (22.6 – 81.0)	41 (30.8 – 62.9)	46 (33 – 92)	58 (36 – 133)	23 (7.0 – 55.0)	64 (15.1 – 285.1)
2000	17	50	0.70 (0.45 – 0.86)	72 (58 – 111)	62 (47 – 92)	66 (59 – 74)	77 (54 – 110)	83 (63 – 133)	31 (4 – 69)	51 (12 – 138)
2001	19	45	0.64 (0.42 – 0.81)	70 (55 – 108)	51 (39 – 75)	60 (52 – 70)	58 (50 – 82)	61 (51 – 89)	19 (6 – 52)	26 (11 – 49)

A l'inverse, les méthodes pour populations ouvertes, lesquelles devraient fournir de meilleures évaluations pour une étude à long terme, montrent des valeurs annuelles moyennes inférieures au nombre d'animaux capturés. Même le nombre maximal des effectifs est souvent inférieur au nombre d'animaux capturés (tab. I). La méthode de Fisher-Ford semble procurer des évaluations plus réalistes que la méthode de Jolly-Seber pour les années ayant un nombre de séances de capture limité. Mais, avec l'augmentation du nombre de séances de capture, les effectifs moyens estimés diminuent et deviennent inférieurs au nombre d'animaux capturés. Les méthodes d'estimations des effectifs pour populations ouvertes ne semblent donc pas adaptées pour estimer le nombre de vipères adultes sur le site étudié, et à d'autres populations aux caractéristiques similaires, ce qui n'est pas le cas pour les méthodes pour populations closes, malgré la violation de quelques-unes de leurs conditions théoriques d'applications.

Les différentes méthodes pour populations closes utilisées donnent des estimations très similaires. Néanmoins, les évaluations issues du programme CAPTURE, lequel peut intégrer une capturabilité variable, fournissent ainsi une évaluation plus fine : En effet, la capturabilité varie fortement entre les sexes ou entre les séances de captures. Chez les vipères, les femelles gestantes ont une capturabilité élevée, ce qui n'est pas le cas des femelles non gestantes et des mâles (Monney 1992, Saint Girons 1994) ; le taux de capturabilité est aussi très variable entre les saisons, les animaux étant très visibles au printemps et plus discrets en été et en automne, à l'exception des femelles gestantes. La variation entre les évaluations effectuées par CAPTURE $M(t)$ et $M(h)$ est assez faible (entre 5 et 20%) et est comprise dans leurs intervalles de confiance à 95%. Les deux méthodes semblent donc adaptées et le choix de l'une ou l'autre devrait s'effectuer en fonction de la période d'échantillonnage dont dépend la capturabilité des animaux et sur d'importantes différences météorologiques entre les séances de captures.

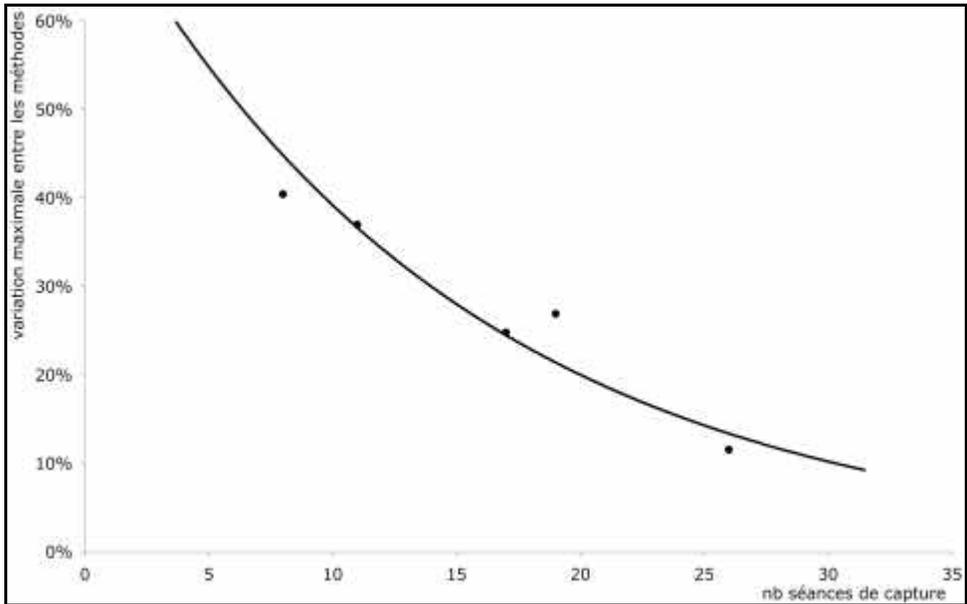


Figure 1: Variations maximales du nombre d’animaux estimés par les différentes méthodes (populations closes) en fonction du nombre de séances de captures organisées en une année ($y = 0.767e^{-0.067x}$, $R^2 = 0.913$).

Figure 1: Maximum variation in animal number estimates between the different methods (closed populations) as a function of the number of catching occasions within one year ($y = 0.767e^{-0.067x}$, $R^2 = 0.913$)

La précision de l’estimation est fortement influencée par le nombre de séances de capture. Un grand nombre de séance diminue la différence maximale entre les valeurs estimées par les différentes méthodes d’estimations pour populations closes (fig. 1). Néanmoins, il est difficile de proposer un nombre minimal de séances de capture pour obtenir une estimation fiable, ce nombre étant lié à la précision requise et à la population (densité, nombre d’animaux adultes, connaissance de la population, etc...). Pour cette étude, dix séances de capture permettent d’obtenir une bonne évaluation du nombre d’animaux.

B. Variations annuelles et densité

Un suivi de 5 ans n’est pas suffisant pour évaluer d’éventuelles fluctuations annuelles

du nombre d'animaux adultes sur le terrain étudié. Néanmoins, le nombre important de nouveaux jeunes mâles en 2000 et les estimations élevées de la même année laissent présager que le recrutement n'est pas régulier. Les fluctuations connues chez les micromammifères (Saint Girons 1960) peuvent avoir une influence sur la survie des juvéniles et des adultes (Andren & Nilson 1983). De plus, il semble que la population sur le site étudié soit en légère augmentation, bien que cette tendance ne soit pas significative. Un suivi à plus long terme doit être conduit afin de confirmer ou d'infirmer cette tendance.

Avec une cinquantaine d'animaux adultes, cette population présente une densité d'environ 1 individu adulte à l'hectare. En comparaison, une densité de 3 à 11 animaux par ha est observée dans les Alpes (Neumeyer 1987, Luiselli 1993, Monney 1996). La densité est donc plutôt faible dans ce site, ce qui semble également être le cas des autres stations jurassiennes où les habitats ne sont souvent que partiellement favorables pour la Vipère péliade au contraire des vastes biotopes alpins moins soumis à l'impact des activités humaines.

En conclusion, bien que les méthodes pour estimer les effectifs d'une population soient nombreuses, il semble que les évaluations effectuées avec les méthodes pour populations closes, et plus particulièrement avec le programme CAPTURE, soient les mieux adaptées pour des populations de vipères. La population que nous avons étudiée, peut-être la plus dense de toutes les population jurassiennes, ne compte qu'un adulte par hectare, soit trois à dix fois moins que les populations alpines. La faible densité et les petites surfaces occupées par la Vipère péliade dans le Jura rendent cette espèce particulièrement menacée. En conséquence, leur protection doit être particulièrement efficace afin d'éviter sa disparition dans le massif jurassien.

Remerciements : ce travail n'aurait pas pu être réalisé sans le soutien financier de la Conservation de la Faune du Canton de Vaud, de l'Université de Lausanne, du Fonds National pour la Recherche Scientifique suisse (fonds No : 3100-059132.99/1) et du KARCH. Nous remercions tout particulièrement le Dr Cornelis Neet, ancien conservateur de la faune du Canton de Vaud, et le Dr. Luca Fumagalli, responsable du laboratoire de Biologie de la Conservation (Université de Lausanne) pour l'intérêt qu'ils ont porté à cette recherche. Nos remerciements vont également à Alberto Conelli, Isabelle Dunand, Véronique Helfer, Chantal Peverelli et Gilles Thiery pour leur aide sur le terrain.

VI. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Akaike H. 1974 – A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans. Autom. Cont.*, 19 :716-723.
- Andren C. & Nilson G. 1983 – Reproductive tactics in an Island population of adders, *Vipera berus* (L.), with a fluctuating food resource. *Amphibia-Reptilia*, 4 : 63-79.
- Baron J.-P. 1997 – Démographie et dynamique d'une population française de *Vipera ursinii ursinii* (Bonaparte, 1835). Thèse de doctorat, Ecole Normale Supérieure, Paris. 201 p.
- Begon M. 1979 – Investigating animal abundance: capture recapture for biologists. Edward Arnold, London, England.
- Bonnet X. & Naulleau G. 1996 – Catchability in snakes : consequences for estimates of breeding frequency. *Canadian Journal of Zoology*, 74 : 233-239.
- Bonnet X., Pearson D., Ladyman M., Lourdaïs O. & Bradshaw D. 2002 – 'Heaven' for serpents ? A mark-recapture study of tiger snakes (*Notechis scutatus*) on Carnac Island, Western Australia. *Austral Ecology*, 27 (4) : 442-450
- Ferrière R., Sarrazin F., Legendre S. & Baron J. P. 1996 – Matrix population models applied to viability analysis and conservation : Theory and practice using the ULM software. *Acta Oecologica*, 17 (6) : 629-656.
- Fitch H. S. 1987 – Collecting and life-history techniques. *In* : Snakes. Ecology and evolutionary biology. Seigel R. A., Collins J. T. & Novak S. S. (eds). pp. 143-164. Macmillan publishing company, New York.
- Fisher R. A. & Ford E. B. 1947 – The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* L. *Heredity*, 1 : 144-147.
- Flatt T., Dummermuth S. & Anholt B. R. 1997 – Mark-recapture estimates of survival in populations of the asp viper, *Vipera aspis aspis*. *Journal of Herpetology*, 31 (4) : 558-564.
- Heyer W. R., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., Hayek L. A. & Foster M. S. 1994 - Measuring and Monitoring Biological Diversity, standard Methods for Amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington, London.
- Hofer U., Monney J.-C. & Dusej G. 2001 - Les reptiles de Suisse. Répartition, habitats, protection. Birkhäuser Verlag AG, 202 p.
- Jolly G. M. 1965 – Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration - stochastic model. *Biometrika*, 52 : 225-247.
- Krebs C. J. 1989 – Ecological Methodology. Harper & Row, New York.
- Lincoln F. C. 1930 – Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. *U.S. Dept. Agric. Circ*, 118 : 1-4.
- Luiselli L. 1993 – Are sperm storage and within season multiple mating important components of the Adder reproductive-biology. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 14 (5) : 705-710.
- Madsen T., Shine R., Olsson M. & Wittzell H. 1999 – Conservation biology - Restoration of an inbred adder population. *Nature*, 402 (6757) : 34-35.
- Madsen T., Stille B. & Shine R. 1996 – Inbreeding depression in an isolated population of adders

Vipera berus. *Biological Conservation*, 75 : 113-118.

Monney J.-C. 1992 – Note sur l'utilisation de l'habitat et les déplacements chez la vipère aspic (*Vipera aspis* L.) dans une station de l'Intyamon. *Bull. Soc. Fribourg. Sc. Nat.*, 81 : 28-40.

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 non publiée, Université de Neuchâtel, Suisse. 179 p.

Moser A. 1988 – Untersuchung einer Population der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) mit Hilfe der Radio-telemetrie. thèse non publiée, Université de Bâle. 152 p.

Neumeyer R. 1987 – Density and seasonal movements of the adder (*Vipera berus* L.) on a subalpine environment. *Amphibia-Reptilia*, 2 : 63-82.

Otis D. L., Burnham K. P., White G. C. & Anderson D. R. 1978 – Statistical inference from capture data on closed animal population. *Wildlife Monographs*, 62 : 7-135.

Perret C., Fallot P., Monney J.-C. & Claude F. 2002 – Inventaire des sites à reptiles de l'arc jurassien de Suisse occidentale. Mandat de l'Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage.

Pinston H., Craney E., Pépin D., Montadert M. & Duquet M. 2000 – Amphibiens et Reptiles de Franche-Comté. Atlas commenté de répartition. Groupe naturaliste de Franche-Comté (ed.), Besançon. 116 p.

Saint Girons H. 1952 – Ecologie et éthologie des Vipères de France. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, 14 (11) : 263-343.

Saint Girons H. 1980 – Biogéographie et évolution des vipères européennes. *C.R. Soc. Biogéo.*, 496 : 146-172

Saint Girons H. 1994 – Les risques de prédation liés à la reproduction chez un vipéridé ovovivipare, *Vipera aspis* L., d'après les observations visuelles. *Amphibia-Reptilia*, 15 : 413-416.

Saint Girons M. C. 1960 – Espace vital et comportement territorial chez *Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus* et *Microtus agrestis*. Relations avec les pullulations cycliques. *Vie et Milieu*, 11 : 233-260.

Schnabel Z. E. 1938 – The estimation of the total fish population of a lake. *Am. Math. Monthly*, 45 : 348-352.

Schumacher F. X. & Eschmeyer R. W. 1943 – The estimate of fish population in lakes or ponds. *J. Tenn. Acad. Sci.*, 18 : 228-249.

Seber G. A. F. 1965 – A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, 52 : 249.

Ursenbacher S. 1996 – 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.

Völkl W. 1986 – Untersuchungen zur Bestand der Kreuzotter (*Vipera b. berus* L.) im Fichtelgebirge. *Schriftenr. Bayr. Landesamt Umweltschutz* 73 : 125-133.

Völkl W. 2002 - Die Kreuzotter. Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie 5, Laurenti Verlag, Bielefeld. 159 p.

White G. C. & Burnham K. P. 1999 – Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46 : 120-139.

accepté le 21 mars 2004