

**Etude et estimation de l'effectif de
Couleuvres vipérines (*Natrix maura*)
et de Couleuvres tesselées (*N. tessellata*)
dans le Lavaux**



Natacha Koller
Sylvain Ursenbacher

Travail de certificat

Université de Lausanne
Faculté des Sciences
Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale

Juin 1996

TABLE DES MATIERES

1. INTRODUCTION	3
2. MATERIEL ET METHODES	4
2.1 Espèces étudiées	4
2.1.1 La Couleuvre vipérine (<i>Natrix maura</i>)	4
2.1.2 La Couleuvre tesselée (<i>Natrix tessellata</i>)	5
2.2 Situation géographique et description de la zone d'étude	5
2.3 Capture	8
2.4 Méthode de marquage	9
2.5 Analyse des données	9
2.5.1 Lincoln-Index (ou Modèle de Petersen, avec la correction de Bayley)	9
2.5.2 Méthode de Schnabel	10
2.5.3 Méthode de Schumacher & Eschmeyer	10
2.5.4 Removal Method (Catch-Effort Method de Leslie & Davis)	10
2.5.5 Test de Student ou test de t	10
2.5.6 Test de Wilcoxon	10
2.5.7 Test du χ^2	11
2.6 Estimation du nombre d'individus des parcelles B	11
3. RESULTATS	11
3.1 Mesures du poids et de la taille	11
3.2 Estimation des effectifs selon les différentes méthodes	12
3.2.1 Lincoln-Index	12
3.2.2 Méthode de Schnabel	13
3.2.3 Méthode de Schumacher & Eschmeyer	13
3.2.4 Removal Method	14
3.3 Proportion de C. vipérines et de C. tesselées	15
3.4 Sex ratio	16
3.5 Mouvements des individus	16
4. DISCUSSION	18
4.1 Méthode de marquage	18
4.2 Comparaison de taille et de poids entre les deux espèces	18
4.3 Estimation de la population	19
4.3.1 Estimation de l'effectif des Couleuvres vipérines et tesselées	19
4.3.2 Comparaison entre les méthodes d'estimation	19
4.4 Proportion de C. vipérines et de C. tesselées	20
4.5 Sex ratio	21

4.6 Mouvements des individus	22
4.7 Propositions de conservation ou d'amélioration du biotope	22
5. CONCLUSION	23
6. BIBLIOGRAPHIE	24
7. REMERCIEMENTS	25
ANNEXES	26
Annexe 1: Carte de la zone d'étude et longueurs des parcelles A et B	
Annexe 2: Formules des méthodes d'estimation et des intervalles de confiance	
Annexe 3: Limites des parcelles A et B en fonction des poteaux CFF	
Annexe 4: Tableau récapitulatif	
Annexe 5: Effectifs calculés par proportion	

Résumé

En Suisse, 13 des 15 espèces de Reptiles sont actuellement considérées comme menacées. Parmi celles-ci, la Couleuvre vipérine (*Natrix maura*), dont la principale population est située au bord du lac Léman entre Treytorrens et St-Saphorin. Cette espèce cohabite à cet endroit avec la Couleuvre tesselée (*Natrix tessellata*). L'effectif de ces deux populations a pu être évalué à l'aide de différentes méthodes d'estimation, basées sur la capture, le marquage et la recapture des individus.

Plus de 200 individus ont été capturés entre les mois d'avril et de juin 1996 et leurs principales caractéristiques morphologiques mesurées.

L'effectif total est estimé à 800 individus (300 Vipérines et 500 Tesselées). L'ordre de grandeur de la probabilité que ces deux espèces disparaissent de la région du Lavaux est de 10% dans les 100 ans à venir.

Diverses mesures sont proposées pour maintenir les effectifs à leur niveau actuel.

1. INTRODUCTION

La modification et la destruction de biotopes ainsi que les perturbations causées par l'activité humaine sont des facteurs-clés dans l'extinction d'espèces, aussi bien végétales qu'animales. En Suisse, toutes les espèces de Reptiles sont actuellement considérées comme menacées, mis à part l'Orvet et le Lézard des murailles, et protégées par la loi (Loi fédérale sur la protection de la nature et du paysage du 27.12.1994, article 24). Sur 15 espèces, 1 a disparu, 2 sont menacées d'extinction dans tout le pays, 4 sont en forte régression et régionalement disparues, 7 sont en forte régression régionale et 1 ne possède pas encore de statut connu (OFEFP, 1994).

La Couleuvre vipérine (*Natrix maura*), autrefois abondante dans la plupart des zones humides, est aujourd'hui considérée comme le serpent le plus menacé de Suisse (OFEFP, 1994). En effet, cette espèce a subi une forte régression durant ces 20 dernières années, notamment à cause de la fragmentation et de la modification de son biotope (essartage des talus, arborisation des rives). Ces éléments pourraient finalement conduire à la fragmentation de la population en petites sous-populations isolées et empêcher ainsi le brassage génétique.

Ce dernier consiste en une redistribution aléatoire des allèles dans une population par le biais de la reproduction sexuée. Les fréquences de ces allèles suivront, dans les populations à effectif élevé, la loi de Hardy-Weinberg; elles resteront donc constantes d'une génération à l'autre. Dans les populations à effectif restreint par contre, les fréquences alléliques vont s'éloigner des fréquences théoriques prédites par la loi de Hardy-Weinberg. Ce phénomène, appelé dérive génétique, va aboutir à la fixation de certains allèles et à la disparition d'autres (Hausser, 1995). Cette réduction de variabilité génétique va influencer la capacité des organismes à s'adapter à un environnement changeant et par conséquent diminuer leur probabilité de survie (Caughley & Gunn, 1996).

La formation de petites populations isolées favorise également la consanguinité et, par conséquent, l'apparition d'allèles récessifs létaux, ce qui augmente encore les risques d'extinction de ces populations (Caughley & Gunn, 1996).

Hormis les facteurs génétiques, d'autres facteurs, démographiques et environnementaux, influencent également les risques d'extinction des populations ayant des effectifs restreints (Burgman & Neet, 1989). Une catastrophe naturelle, épidémie ou incendie par exemple, l'incapacité à trouver un partenaire pour la reproduction (effet d'Allee) ou un déséquilibre du sex ratio sont autant

d'événements auxquels les petites populations doivent faire face et qui réduisent considérablement leur probabilité de survie (Burgman & Neet, 1989). En définitive, la viabilité d'une population dépend principalement de son effectif reproducteur (Mace & Lande, 1991) et de la répartition de cet effectif dans l'espace.

La principale population suisse de Couleuvres vipérines se situe sur les rives du Lac Léman, aux abords de la voie de chemin de fer entre Treytorrens et St-Saphorin; c'est certainement, à l'heure actuelle, la seule population qui puisse permettre la survie de l'espèce à long terme dans notre pays. Elle cohabite à cet endroit avec une autre espèce de couleuvre, la Couleuvre tesselée (*Natrix tessellata*). Celle-ci a été introduite dans les années vingt au bord du Léman (Morton, 1925) et pourrait également être un facteur agissant sur la diminution de l'effectif de la Couleuvre vipérine, par le biais d'une éventuelle compétition.

La taille d'une population est un élément indispensable à l'évaluation de sa viabilité (Mace & Lande, 1991); ce travail a donc pour but d'estimer, au moyen de différentes méthodes, les effectifs de ces deux espèces de couleuvres et d'évaluer leurs risques d'extinction respectifs. De plus, il permettra, grâce aux mesures effectuées sur les individus capturés, de comparer les caractéristiques morphologiques des deux espèces.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1 Espèces étudiées

2.1.1 La Couleuvre vipérine

La Couleuvre vipérine, *Natrix maura* (cf. Fig. 1), serpent de la famille des Colubridae, est le plus petit Natriciné d'Europe (Gruber, 1992). Cette espèce semi-aquatique ne se rencontre qu'à proximité des plans d'eau. En Suisse (limite nord-est de son aire de répartition), elle n'est présente que dans les cantons du Valais, de Genève et de Vaud (Kramer & Stemmler, 1992). Cette espèce a besoin d'un biotope particulier pour pouvoir vivre et se reproduire: un sol sablonneux ou caillouteux, avec des interstices pour y trouver un gîte et un site d'hibernation (dans notre cas par exemple, le mur non-colmaté de soutènement des voies CFF), un couvert végétal (herbe, ronces, buissons) lui permettant de s'abriter ainsi qu'un endroit ensoleillé pour pouvoir assurer sa thermorégulation.

L'hibernation commence au mois de novembre et se termine à fin avril, des sorties pouvant avoir lieu au début du mois d'avril si les conditions atmosphériques sont bonnes. Les sites d'hibernation se situent à proximité des lieux de nourrissage. Le régime alimentaire des adultes est principalement composé de poissons ainsi que d'amphibiens tels que grenouilles, têtards, crapauds, tritons et frai de poisson (Gruber, 1992). Les jeunes capturent des petits poissons, des petits batraciens (larves et jeunes) ainsi que des lombrics.

Les accouplements ont lieu entre mi-avril et mi-mai et occasionnellement jusqu'à fin mai (Kramer & Stemmler, 1992).

Les mues, au nombre de 2 à 5 selon les individus, ont lieu entre les mois de mars et octobre, avec deux périodes principales en mai et en août (Duguy & Saint Girons, 1966).



Fig. 1. Couleuvre vipérine

2.1.2 La Couleuvre tesselée

La Couleuvre tesselée, *Natrix tessellata* (voir photo de couverture), est également une espèce aquatique. Sa présence était, à l'origine, limitée en Suisse au Tessin et aux Grisons, jusqu'à son introduction dans d'autres régions et en particulier au bord du Léman. La Suisse est la limite nord-ouest de son aire de répartition (Kramer & Stemmler, 1992).

Son régime alimentaire est très similaire à celui de la *C. vipérine* (poissons, batraciens, ...).

Cette espèce hiberne de mi-novembre jusqu'à fin mars, mais contrairement à la Couleuvre vipérine, ses sites d'hibernation peuvent se trouver à plus de 150 m des plans d'eau où elle se nourrit.

Les accouplements ont lieu pendant le mois d'avril et le mois de mai (Kramer & Stemmler, 1992).

2.2 Situation géographique et description de la zone d'étude

La zone d'étude se situe dans la région du Lavaux, sur les rives du lac Léman (localité de Treytorrens et communes de Rivaz et St-Saphorin) Il s'agit d'une bande de terrain riveraine de quelques mètres de large, bordée au nord par la voie de chemin de fer et au sud par le lac. Notre étude s'est limitée au milieu riverain car le terrain viticole se trouvant au dessus des voies n'est pas un milieu exploité par les espèces étudiées. De plus, les voies forment une zone dégagée, sans aucun couvert végétal susceptible d'offrir un abri aux serpents et sont bordées, du côté du vignoble, par un mur relativement haut empêchant tout passage.

Cette zone débute, à l'ouest, au lieu dit "Clos des Moines", en face de la parcelle No 1849 de la localité de Treytorrens (coordonnées 546'650 / 148'175 dans le système suisse) et se termine légèrement plus à l'est de l'embouchure de la Salenche (coordonnées 550'940 / 146'930) (cf. Annexe 1). Elle englobe l'ensemble de la zone où des couleuvres sont régulièrement observées. Il est toutefois envisageable de trouver des individus plus à l'est et plus à l'ouest, mais sur des parcelles de taille restreinte.

Le terrain d'étude est composé de deux types de milieu:

- les zones constituées d'une bordure de gros enrochements, puis d'une partie de sol meuble ou pierreux, souvent artificiel (talus CFF), avec un fort embroussaillage par des ronces (*Rubus sp.*), des clématites (*Clematis sp.*) ainsi que par de la renouée (*Polygonum sp.*). Le mur soutenant la voie CFF offre de nombreuses fissures dont les couleuvres ont besoin pour hiberner et pour pondre ainsi qu'une surface protégée par la végétation et très ensoleillée permettant aux serpents d'assurer leur thermorégulation. Ces zones seront dorénavant désignées sous le terme de zones favorables ou zones A;
- les zones presque uniquement constituées de gros enrochements, caractérisées par une couverture végétale en général faible et l'absence d'infractuosités permettant l'hibernation ou la ponte d'oeufs. Nous qualifierons ces zones de défavorables et les appellerons zones B.



Fig. 2. Exemple de zone favorable



Fig. 3. Exemple de zone défavorable

La classification du terrain en deux catégories a subdivisé la zone d'étude en 12 parcelles favorables et 12 parcelles non-favorables (cf. Annexe 1).

Les parcelles A ont une longueur variant entre 35 et 300 mètres et une largeur moyenne de 10 mètres; elles représentent une longueur totale de rive de 1,7 km et une surface de 1,7 ha.

Les parcelles B ont une longueur variant entre 35 et 470 mètres et une largeur de quelques mètres.

Cette subdivision nous a permis de concentrer nos observations sur les zones favorables où la population est la plus dense et sur lesquelles la capture est

possible. En effet, les régions défavorables sont pauvres en individus et la probabilité de capture semble quasiment nulle, les serpents pouvant fuir instantanément dans les enrochements au moindre dérangement.

Bien que la distinction entre parcelles favorables et défavorables soit aisée à faire sur le terrain (cf. Fig. 2 et 3), nous avons essayé, afin d'éviter toute subjectivité, de démontrer cette différence de façon statistique. La couverture végétale, l'étendue des enrochements ainsi que la présence de fissures étant les facteurs principaux à la base de cette séparation, ils ont été utilisés afin de décrire les différents biotopes de façon quantitative.

Dix frontières entre parcelles A et B ont été choisies, c'est-à-dire celles situées à l'ouest de chacune des parcelles échantillonnées. De part et d'autre de ces dix frontières, 4 transects ont été tracés à 5 m. d'intervalle, perpendiculairement à la voie de chemin de fer.

Les variables utilisées sont:

- le rapport entre la longueur de terrain recouverte par la végétation et la longueur totale, exprimé en pourcentage;
- le rapport entre la longueur de terrain occupée par les enrochements et la longueur totale, également transformé en pourcentage;
- la présence ou l'absence de fissures, qui ont été relevées de façon qualitative.

Les résultats obtenus (cf. Fig. 4) et les tests statistiques effectués montrent qu'il existe bien une séparation entre les deux types de biotopes, basée sur une différence de structure du sol et de la végétation. En effet, le test de t calculé sur le pourcentage de recouvrement par la végétation des zones A et B (n=4 pour chacune des parcelles décrites) est significatif ($t=-6.840$, $p<0.001$, $dl=78$). De même, le test de t sur le pourcentage d'enrochements des 2 types de biotopes est significatif ($t=-33.874$, $p<0.001$, $dl=78$).

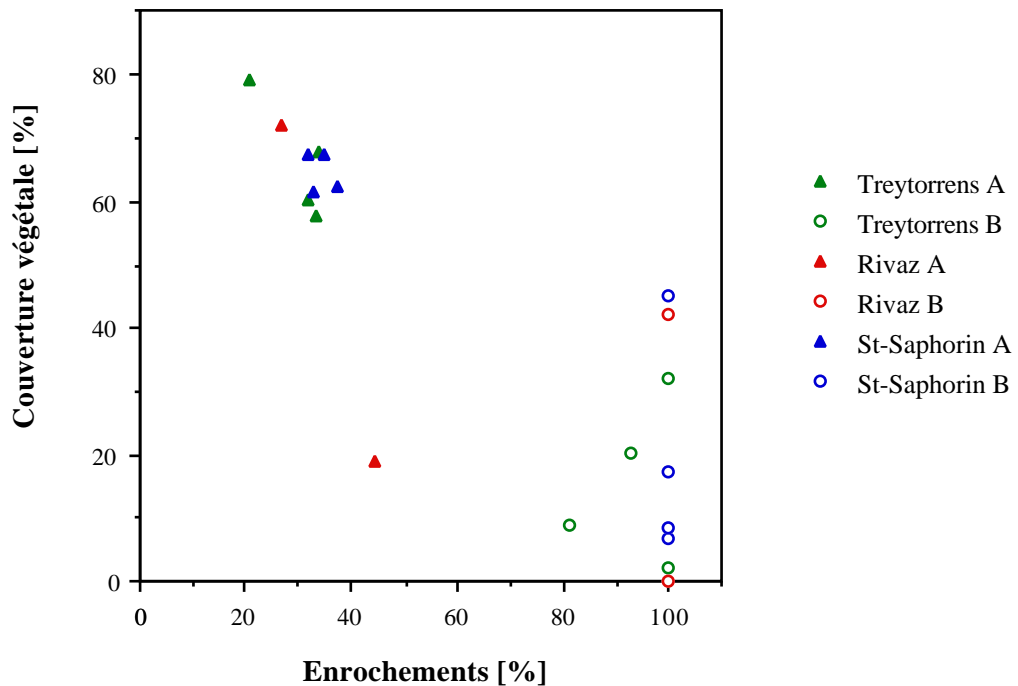


Fig. 4. Pourcentages moyens de présence de rochers en fonction du pourcentage moyen de recouvrement de la végétation des zones favorables (A) et des zones défavorables (B), par groupes. Chaque point représente une parcelle différente, avec $n=4$ pour chaque parcelle.

La parcelle A de Rivaz qui se détache des autres parcelles favorables est une parcelle dont certaines fissures ont été cimentées. La couverture végétale y est par conséquent plus faible que sur les autres parcelles, qui forment un groupe relativement homogène.

La variable caractérisant les fissures étant un indice binaire (0 ou 1), il est impossible d'effectuer un test de t. Cependant, aucune fissure n'a été décelée sur les parcelles B.

2.3 Capture

Les captures ont été effectuées pendant la période du 24 avril au 11 juin 1996. Les serpents, repérés soit par la vue, soit par le bruit causé par leurs déplacements, ont été capturés à la main. Les animaux capturés ont été déterminés, marqués, sexés, mesurés et pesés. La taille totale et la taille jusqu'au cloaque ont été mesurées au centimètre près avec un mètre de couturière. Une balance digitale (de marque Soehnle), d'une précision de 2 grammes, a été utilisée pour peser les individus.

2.4 Méthode de marquage

Les couleuvres ont été marquées avec du vernis à ongles de 7 couleurs différentes et aisément distinguables (marques Deborah N° 512, 701, 705, 733, 745 et Beldam N°4 et 37). Trois bandes de couleurs différentes ont été peintes sur chaque individu en arrière de la tête ainsi que sur le dos, près du cloaque. Ce type de marquage est individuel et visible de loin, de sorte que chaque couleuvre peut être identifiée sans être recapturée.

2.5 Analyse des données

Le Lincoln Index, la Removal Method, ainsi que les méthodes de Schnabel et Schumacher-Eschmeyer ont été utilisées pour estimer l'effectif de la population de couleuvres. Elles exigent toutes la capture, le marquage des individus ainsi que des séances de recapture, sauf pour la Removal Method, qui ne tient pas compte des recaptures. Les formules mathématiques de ces méthodes se trouvent à l'Annexe 2; leurs conditions d'application sont brièvement rappelées ci-dessous.

2.5.1 Lincoln-Index (ou Modèle de Petersen (1896), avec la correction de Bayley (1952))

Cette méthode est la plus répandue pour l'estimation de l'effectif d'une population. Elle est basée sur une première série de capture où tous les animaux sont marqués puis relâchés. Une seconde série de capture est effectuée ensuite, avec le décompte du nombre d'animaux recapturés déjà marqués. La correction de Bayley est une variante du Lincoln Index et a été utilisée dans cette étude. Elle est appliquée lorsque les animaux capturés sont aussitôt relâchés et lorsque le second piégeage est limité dans le temps (Krebs, 1989).

Dans le cadre de cette étude, les données ont été regroupées par série de trois jours de captures pour le calcul du Lincoln Index, l'effort de capture ainsi que la probabilité de capture pouvant varier d'une séance de capture à l'autre, tout comme les conditions météorologiques et les heures pendant lesquelles ont eu lieu les échantillonnages. Cette uniformisation des données a pour but de réduire le biais probable dû à la variabilité des facteurs précités.

Les conditions d'application du Lincoln Index et de ces dérivés sont les suivantes:

- l'effectif de la population peut augmenter ou diminuer entre deux séries de capture, mais ces variations d'effectif doivent affecter les individus marqués et les individus non-marqués dans les mêmes proportions. Le marquage ne doit, par conséquent, pas augmenter le risque de prédation;
- les marques effectuées ne doivent ni s'effacer, ni être perdues entre deux échantillonnages;
- la probabilité de capture doit être la même pour tous les animaux, qu'ils soient marqués ou non.

2.5.2 Méthode de Schnabel (1938)

La méthode de Schnabel étend le Lincoln Index à plus de deux séries de captures. A chaque série, les individus sont capturés, marqués s'ils ne le sont pas encore, puis relâchés (Krebs, 1989).

Les conditions d'application de cette méthode sont les mêmes que celles du Lincoln Index.

2.5.3 Méthode de Schumacher & Eschmeyer (1943)

Cette méthode est proche de celle de Schnabel; le raisonnement est également identique au Lincoln Index, avec plusieurs séries de captures.

Les conditions d'application de cette méthode sont les mêmes que celles du Lincoln Index, avec une restriction supplémentaire: il ne faut pas qu'il y ait de mortalité pendant toute la période de capture (Krebs, 1989).

2.5.4 Removal Method (Catch-Effort Method de Leslie & Davis, 1939)

Cette méthode se base sur la diminution progressive du nombre d'individus non marqués à la suite de plusieurs séries de capture avec prélèvement des animaux capturés (Krebs, 1989). Pour cette étude, le marquage des animaux a remplacé le prélèvement.

Les conditions d'application sont les suivantes:

- l'effectif de la population doit rester inchangé; il ne doit par conséquent pas y avoir de mortalité, de natalité, d'émigration ou d'immigration pendant la série de captures;
- la fraction de la population qui est capturée doit être assez importante pour que l'on puisse observer une diminution du nombre de captures lors des piégeages successifs;
- la probabilité de capture pour chaque individu doit rester constante pendant les séries de captures.

2.5.5 Test de Student ou test de t

Le test de t est un test statistique paramétrique utilisé pour comparer les moyennes de deux séries de données. Il permet de tester si, à un seuil donné, ces deux séries de données sont issues d'une même population statistique (Sokal & Rohlf, 1981). Le test indique une différence significative lorsque cette hypothèse nulle est rejetée. Il a été utilisé pour comparer les données morphologiques entre les espèces et à l'intérieur des espèces.

2.5.6 Test de Wilcoxon

Le test de Wilcoxon est un test de rang analogue au test de t, mais pour des données non paramétriques. Il n'est basé sur aucune hypothèse de distribution statistique des données (Sokal & Rohlf, 1981).

Ce test a été utilisé pour comparer les résultats obtenus par les différentes méthodes d'estimation.

2.5.7 Test du χ^2

Le Chi-carré est un test utilisé pour comparer une distribution observée à une distribution théorique. Ce test est significatif lorsque la distribution observée diffère de la distribution théorique (Schwartz & Lazar, 1983). Un test du χ^2 a servi à comparer la proportion de *C. vipérines* et de *C. tesselées* dans les différents groupes.

2.6 Estimation du nombre d'individus des parcelles B

La fraction de la population se trouvant sur ce type de biotope n'a pas été estimée, ceci pour deux raisons; premièrement, le nombre d'observations sur ces parcelles est beaucoup trop faible (environ une dizaine sur toute la période d'étude) pour qu'une proportion entre le nombre d'individus observés sur les parcelles B par rapport à celui observé sur les parcelles A puisse être calculée. Deuxièmement, les zones défavorables ne sont probablement utilisées que temporairement par les serpents, principalement pour passer d'une parcelle favorable à une autre, mais en aucun cas les parcelles B ne pourraient abriter des individus de façon permanente.

3. RESULTATS

La première série de données comprend les captures effectuées du 24.4.1996 au 6.5.1996 sur les parcelles A5, A6 et A7 situées à Rivaz (longueur totale: 533 mètres, cf. Annexe 1).

La deuxième série est constituée des données récoltées pendant la période du 15 au 26.5.1996 sur les parcelles A1, A2, A3 et A4 (longueur totale: 536 mètres) près de Treytorrens.

La troisième série provient de l'échantillonnage des parcelles A8 à A12 (longueur totale: 646 mètres) près de St-Saphorin, ceci du 28.5.1996 au 11.6.1996.

Ces 3 séries de données seront appelées respectivement groupe Rivaz, groupe Treytorrens et groupe St-Saphorin.

Pour les groupes de Rivaz et Treytorrens, 6 échantillonnages ont été effectués. Pour les parcelles de St-Saphorin, seulement 4 échantillonnages ont pu être réalisés, les serpents ne sortant plus pendant la période de capture, à cause d'un ensoleillement trop important.

Les estimations des effectifs ont été réalisées sur les trois groupes de manière indépendante, ceci pour *N. maura* et *N. tessellata* ainsi que pour les deux espèces confondues. Une estimation sur l'ensemble des parcelles favorables a également été calculée, en regroupant les jeux de données des 3 groupes échantillonnés.

3.1 Mesures du poids et de la taille

La capture des serpents a permis de mesurer certaines de leurs caractéristiques morphologiques telles que le poids, la taille totale et la taille jusqu'au cloaque. Les données des groupes Treytorrens et Rivaz ont été utilisées pour calculer les moyennes de ces variables morphologiques (cf. Tab. 1). Les serpents ayant commencé à se nourrir pendant la période d'échantillonnage à St-Saphorin, les données de ce groupe n'ont pas été utilisées, les données des autres groupes étant prises sur des individus qui ne se sont pas encore alimentés depuis leur sortie d'hivernage.

Tableau 1. Moyennes et écarts-type des poids, des tailles totales (museau-queue) et des tailles museau-cloaque ainsi que proportions de la queue par rapport à la taille totale. Le nombre d'individus utilisés pour calculer ces moyennes est noté entre parenthèses.

		Poids	écart -type	Taille totale	écart -type	Taille cloaque	écart -type	prop. queue	écart -type
		[g]		[cm]		[cm]			
<i>Natrix maura</i>	femelle	146.4	47.1	71,4 (45)	8,8	59,6 (51)	7,8	17,3 (45)	2,0
	mâle	51.8	13.0	57,8 (26)	7,4	47,5 (30)	6,8	19,3 (26)	2,5
<i>Natrix tessellata</i>	femelle	184.0	58.0	90,2 (89)	11,0	74.7 (92)	10,2	17,9 (89)	2,9
	mâle	56.5	15.6	64,3 (39)	6,5	59,0 (42)	5,6	20,0 (39)	3,2

Les femelles vipérines pèsent en moyenne 95 g de plus que les mâles. Chez la *C. tessellata*, cette différence de poids est de 128 g (cf. Tab. 1). Au sein des 2 espèces, les femelles sont donc environ 3 fois plus lourdes que les mâles.

Ce dimorphisme sexuel est moins marqué au niveau de la taille totale et de la taille museau-cloaque, les femelles n'étant qu'1,2 fois plus grandes que les mâles, ceci pour les deux espèces également.

3.2 Estimation des effectifs selon les différentes méthodes

3.2.1 Lincoln-Index

Les effectifs des *C. vipérines* (*Natrix maura*) et tessellées (*Natrix tessellata*) ont été estimés à respectivement 533 et 391 individus sur l'ensemble du terrain d'étude (cf. Tab. 2). La Vipérine serait donc, au total, 1,4 fois plus abondante que la Tessellée. Les groupes de Rivaz et St-Saphorin accueillent pourtant une majorité de Tessellées, tandis que cette tendance s'inverse fortement sur les parcelles du groupe Treytorrens (rapport de 1 à 2,7).

Le nombre de couleuvres estimé sans distinction d'espèces est de 844 individus. En additionnant les effectifs par espèces par contre, l'effectif total est de 924 couleuvres.

Tableau 2. Estimations des effectifs des *C. vipérines* et tessellées par la méthode du Lincoln Index, avec les intervalles de confiance à 95%.

	<i>Natrix maura</i>		<i>Natrix tessellata</i>		Espèces groupées	
		Intervalle		Intervalle		Intervalle
Groupe Rivaz	50	17 - 106	120	49 - 282	215	98 - 492
Groupe Treytorrens	368	90 - 390	135	77 - 290	324	186 - 692
Groupe St-Saphorin	34	10 - 68	84	27 - 166	137	54 - 309
Total	533	212 - 1209	391	236 - 751	844	532 - 1550

3.2.2 Méthode de Schnabel

Par la méthode de Schnabel, le nombre de *C. vipérines* est estimé à 516 individus et celui de *C. tesselées* à 495 (cf. Tab. 3). Le rapport général entre Vipérines et Tesselées serait donc d'environ 1 à 1.

Ce rapport varie en fonction des groupes, puisque la Vipérine est, comme pour le Lincoln Index, plus abondante dans le groupe Treytorrens. La Tesselée est par contre en plus grand nombre sur les parcelles de Rivaz et St-Saphorin.

En additionnant les estimations calculées par espèces, le nombre total de couleuvres s'élève à 1011 individus, alors que le total calculé en regroupant les espèces est légèrement inférieur (cf. Tab. 3).

Tableau 3. Estimations des effectifs des *C. vipérines* et *tesselées* selon la méthode de Schnabel, avec les intervalles de confiance à 95%.

	<i>Natrix maura</i>		<i>Natrix tessellata</i>		Espèces groupées	
		Intervalle		Intervalle		Intervalle
Groupe Rivaz	84	25 - 473	283	85 - 1594	356	149 - 1043
Groupe Treytorrens	554	104 - 10863	186	106 - 350	358	218 - 696
Groupe St-Saphorin	62	18 - 346	292	55 - 5726	270	100 - 989
Total	516	231 - 1309	495	301 - 962	942	628 - 1470

3.2.3 Méthode de Schumacher & Eschmeyer

Les résultats obtenus par cette méthode, (cf. Tab. 4), montrent également une population de Tesselées globalement plus faible que celle de Vipérines.

Pourtant, d'après les estimations par groupe, la supériorité numérique de la *C. vipérine* n'est pas constante. En effet, comme pour les estimations calculées par le Lincoln Index et par Schnabel, les *C. tesselées* sont plus nombreuses dans les groupes de Rivaz et St-Saphorin.

Tableau 4. Estimations des effectifs des *C. vipérines* et *tesselées* selon la méthode de Schumacher-Eschmeyer, avec les intervalles de confiance à 95%.

	<i>Natrix maura</i>		<i>Natrix tessellata</i>		Espèces groupées	
		Intervalle		Intervalle		Intervalle
Groupe Rivaz	50	25 - 473	309	85 - 1594	305	202 - 629
Groupe Treytorrens	1048	104 - 10863	195	106 - 350	384	218 - 696
Groupe St-Saphorin	60	18 - 347	192	55 - 5726	242	100 - 989
Total	529	231 - 1309	512	301 - 962	965	628 - 1470

3.2.4 Removal Method

En utilisant la Removal Method, on obtient un effectif total de *C. tesselées* plus important que celui de *C. vipérines* (cf. Tab. 5), l'estimation étant de 169 Tesselées et de 109 Vipérines.

Contrairement aux résultats des autres méthodes, il y aurait plus de *C. tesselées* que de *C. vipérines* sur les parcelles du groupe Treytorrems.

Tableau 5. Estimations des effectifs des *C. vipérines* et tesselées selon la Removal Method, avec les intervalles de confiance à 95%.

	<i>Natrix maura</i>		<i>Natrix tessellata</i>		Espèces groupées	
		Intervalle		Intervalle		Intervalle
Groupe Rivaz	24	3 - 45	41	20 - 63	66	27 - 105
Groupe Treytorrems	50	28 - 72	92	66 - 119	142	95 - 188
Groupe St-Saphorin	32	21 - 43	50	33 - 65	81	55 - 106
Total	109	74 - 144	169	118 - 220	296	212 - 380

Résumé des résultats principaux:

- l'effectif total de couleuvres est compris dans un intervalle de 296 à 965 individus;
- le nombre de Vipérines est compris entre 109 et 533 individus;
- le nombre de Tesselées est compris entre 169 et 512 individus;
- le nombre total de Couleuvres vipérines est en général plus élevé que celui de *C. tesselées*;
- les Vipérines sont plus nombreuses que les Tesselées seulement dans le groupe de Treytorrems;
- en général, la méthode de Schumacher-Eschmeyer donne des estimations plus élevées que celles obtenues par le Lincoln Index et Schnabel (cf. Fig. 5) et les estimations par la Removal Method sont systématiquement inférieures aux 3 autres méthodes.

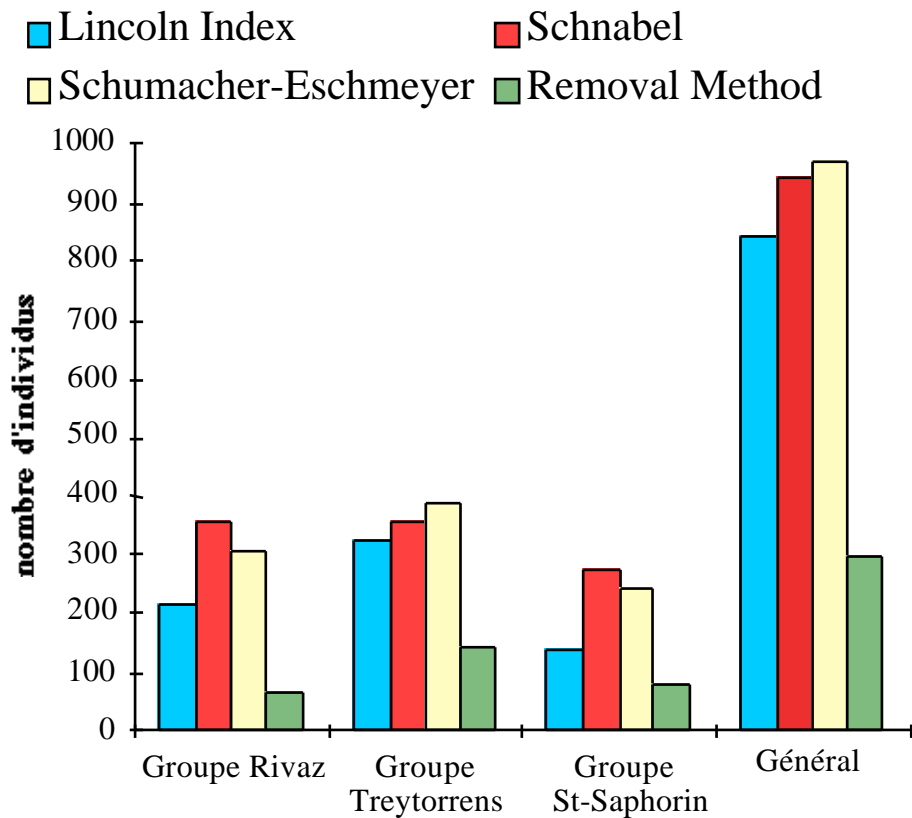


Fig. 5. Estimations des effectifs totaux et par groupes de Couleuvres vipérines et tesselées calculées par les méthodes du Lincoln Index, Removal Method, Schumacher-Eschmeyer et Schnabel.

3.3 Proportion de *C. vipérines* et de *C. tesselées*

La proportion de Vipérines capturées varie faiblement entre les groupes, avec un minimum de 34% pour le groupe Rivaz et un maximum de 40% pour le groupe St-Saphorin; la moyenne est de 36,5% (cf. Fig. 6).

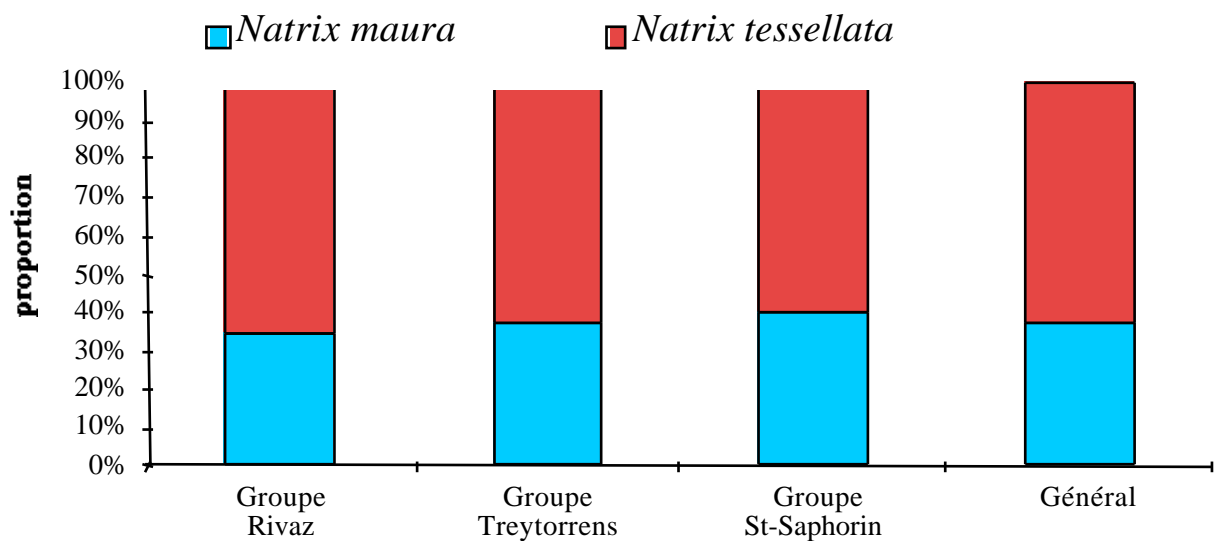


Fig. 6. Proportions de Couleuvres vipérines et Couleuvres tesselées, calculées en fonction des parcelles échantillonnées et proportion générale pour l'ensemble des parcelles.

3.4 Sex ratio

Le nombre de femelles capturées, sans distinction d'espèces, est toujours supérieur à celui des mâles, que ce soit pour les captures ou les recaptures; plus de la moitié des individus attrapés sont des femelles (65,4% de femelles pour les Vipérines et 70,6% pour les Tesselées, cf. Fig. 7).

Le nombre de mâles recapturés s'élève à 2 sur 64, le taux de recapture est donc de 3%. Le nombre de femelles recapturées est de 18 sur 140, ce qui donne un taux de recapture de 13% (cf. Annexe 4).

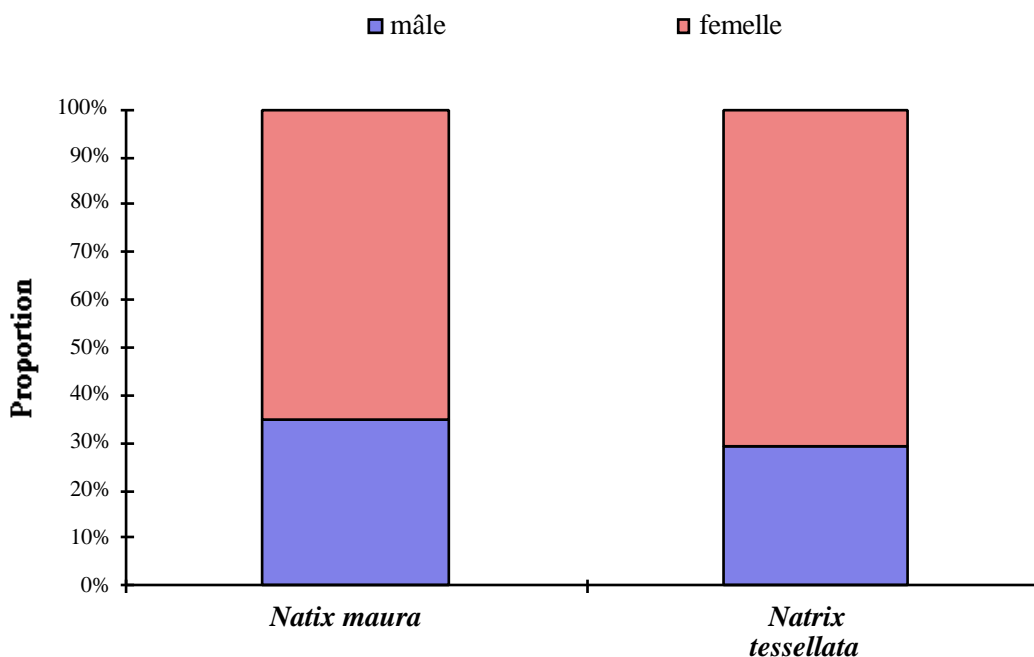


Fig. 7. Proportion de mâles et de femelles par espèces, capturés sur l'ensemble des parcelles.

3.5 Mouvements des individus

La méthode de capture-recapture avec un marquage individuel permet de détecter les éventuels déplacements des serpents recapturés. Les poteaux de la voie de chemin de fer ont été utilisés comme repère pour définir la position exacte des individus (cf. Annexe 3). La distance entre deux poteaux a été estimée à 30 mètres, ce qui a permis de quantifier les déplacements des animaux (cf. Fig. 8).

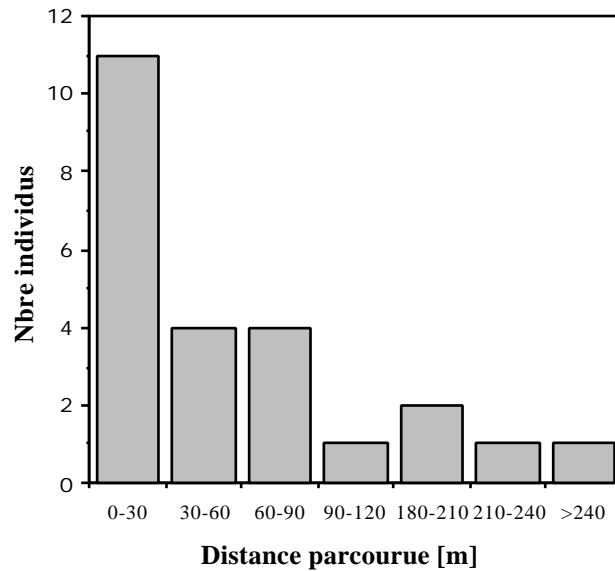


Fig. 8. Amplitude de déplacement des animaux entre deux captures.

Le laps de temps écoulé entre la capture et la recapture d'un animal varie entre 1 et 26 jours, avec une moyenne de 8 jours. La majorité des individus recapturés ne se sont pas déplacés de plus de 30 mètres (cf. Fig. 8).

L'individu qui a parcouru la plus grande distance (plus d'1 km) a été recapturé après 1 semaine (cf. Fig. 9). La distance parcourue ne dépend pas de manière déterminante du laps de temps écoulé entre deux captures.

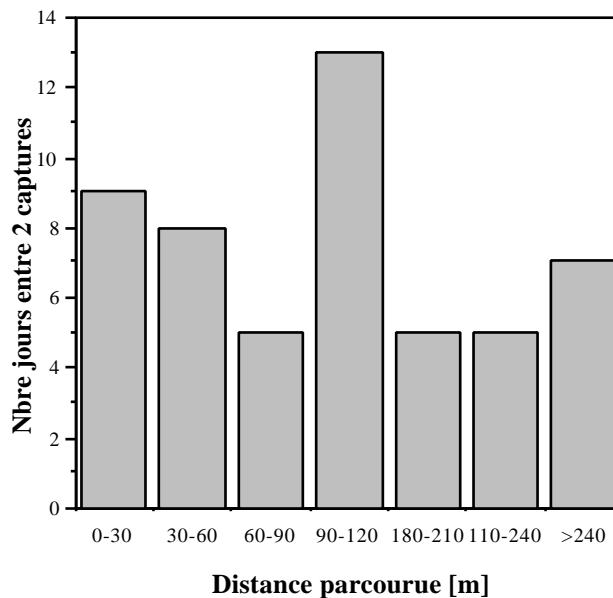


Fig. 9. Nombre moyen de jours entre deux captures en fonction de l'amplitude de déplacement des animaux. Le nombre de jours a été calculé en faisant la moyenne des jours entre deux captures des individus classés par catégorie de distance.

4. DISCUSSION

4.1 Méthode de marquage

La durée du vernis serait d'approximativement un mois, un individu ayant été identifié environ 4 semaines après sa capture. Des mues marquées ont également été retrouvées.

Ce marquage permet d'identifier facilement les individus sans recapture mais s'efface relativement rapidement si les serpents vont dans l'eau et disparaît au moment de la mue.

Afin d'éviter la perte de ces marques, les échantillonnages se sont déroulés, pour chaque groupe, sur une courte période et ont été interrompus pendant la période de mue.

4.2 Comparaison de taille et de poids entre les deux espèces

Les mesures de taille et de poids ont permis de mettre en évidence quelques différences morphologiques aussi bien au niveau intra-spécifique qu'au niveau inter-spécifique.

Les Tesselées sont en moyenne 1,2 fois plus grandes que les Vipérines, si l'on considère la taille de la tête au cloaque (cf. Tab. 1). Cette différence de taille a pu être mise en évidence statistiquement par un test de t significatif ($t=-6.531$, $dl=146.8$, $p<0.001$, $n=153$). Il existe également une différence significative entre les sexes: les Tesselées femelles sont plus grandes que les Vipérines femelles ($t=-8.145$, $dl=87.7$, $p<0.001$, $n=100$). De même les mâles de *C. tesselées* sont plus grands que les mâles de *C. vipérines* ($t=-4.579$, $dl=48$, $p<0.001$, $n=53$).

La taille étant proportionnelle au poids, celui-ci est également plus élevé d'un facteur de 1,25 chez les Tesselées; le test de t sur la moyenne des poids en fonction des espèces est significatif ($t=-3.136$, $dl=135.7$, $p<0.01$, $n=153$).

Les résultats concernant la *C. tesselée* confirment ceux déjà obtenus lors d'une étude sur la morphologie de cette espèce par Mebert (1993).

De plus, il s'est avéré que la queue est proportionnellement plus grande chez les mâles que chez les femelles, cela aussi bien pour les *C. vipérines* que pour les *C. tesselées* (test de t sur la proportion de la queue en fonction du sexe, pour *N. maura*: $t=3,703$, $dl=69$, $p<0,001$, $n=71$; pour *N. tessellata*: $t=3,774$, $p<0,001$, $n=128$).

La queue représente 19,3% de la taille totale des mâles vipérines, alors que ce rapport n'est que de 17,3% chez les femelles de la même espèce. Pour la *C. tesselée*, ces proportions sont légèrement supérieures, c'est-à-dire 20,0% pour les mâles et 17,9% pour les femelles. La taille de la queue par rapport à la taille totale pourrait, par conséquent, être utilisée comme critère de distinction entre les sexes.

4.3 Estimation de la population

Les estimations calculées par la Removal Method ne seront pas prises en compte par la suite, les conditions d'applications de cette méthode n'étant pas respectées (cf. Matériel et Méthodes, chap. 2.5.4). Dans notre cas, la probabilité de capture varie entre les échantillonnages, ceci en fonction des conditions atmosphériques. Cette probabilité pourrait également varier en fonction du sexe (cf. Annexe 4). Cependant, vu le très faible nombre de mâles recapturés, cette éventualité ne peut pas être confirmée par un test statistique. De plus, le pourcentage d'animaux capturés par rapport à la population est faible, celui-ci ne dépassant pas les 5 % (cf. Annexe 4). Seuls les résultats obtenus par le Lincoln Index et les méthodes de Schnabel et Schumacher-Eschmeyer seront donc discutés.

4.3.1 Estimation de l'effectif des Couleuvres vipérines et tesselées

D'après nos estimations, le nombre de Couleuvres vipérines est compris dans une fourchette de 510 à 530 individus (cf. Résultats, chap. 3.2). Cette espèce serait donc légèrement plus abondante que la C. tesselée, dont la population comprendrait entre 390 et 510 individus. Ces estimations ne reflètent pas la proportion de Vipérines et de Tesselées attendue (cf. Résultats, chap. 3.2). Ceci peut s'expliquer par le faible nombre de recapture des Vipérines (cf. Annexe 4). En effet, les estimations calculées à partir des méthodes de Schumacher-Eschmeyer, de Schnabel et du Lincoln Index sont basées sur le nombre d'individus capturés par rapport au nombre d'individus recapturés (cf. Annexe 2). Un petit nombre de recaptures va donc provoquer une surestimation de l'effectif. C'est le cas pour les estimations très élevées de C. vipérines obtenues dans le groupe Treytorrens, où seulement un individu a été recapturé. Cette surestimation est également à l'origine de la différence entre les estimations totales calculées par espèces groupées et celles calculées en additionnant les effectifs par espèces (ces dernières donnent toujours un résultat supérieur, cf. Tab. 2, 3 et 4).

Le biais introduit par le petit nombre de recaptures se reflète également par des intervalles de confiance très importants, en particulier pour les méthodes de Schnabel et de Schumacher-Eschmeyer (cf. Tab 3 et 4).

Afin d'éviter ce biais, les estimations par espèces peuvent être calculées en appliquant la proportion de Vipérines et de Tesselées observée dans les captures aux estimations calculées sans distinction d'espèces (cf. Annexe 5). Ces dernières tiennent compte du nombre de recaptures des deux espèces; le taux de recapture est par conséquent plus élevé, ce qui donne des estimations plus précises.

Par ce mode de calcul, la population de C. vipérines peut donc être estimée à 330 individus, tandis que le nombre de Tesselées s'élèverait à plus de 500.

4.3.2 Comparaison entre les méthodes d'estimation

Les méthodes de Schnabel et de Schumacher-Eschmeyer donnent en général des résultats relativement similaires (cf. Tab. 3 et 4). Seule l'estimation de l'effectif de C. vipérine dans le groupe Treytorrens varie fortement entre les deux méthodes, celle de Schumacher-Eschmeyer donnant une valeur nettement supérieure. Cette dernière serait donc potentiellement plus sensible à un faible taux de recapture.

Cependant, ces deux estimations sont mathématiquement très proches et ont le même raisonnement de base (cf. Annexe 2). Ceci explique qu'il n'y ait pas de

différence significative entre les estimations de ces deux méthodes lorsqu'on les compare au moyen d'un test de Wilcoxon ($Z=0.105$, $p>0.1$, $n=6$).

Ces procédés d'estimation peuvent donc être utilisés indifféremment; néanmoins, la méthode de Schnabel devrait être préférée à celle de Schumacher-Eschmeyer lorsque le taux de recapture est faible.

Pour le Lincoln Index, il existe par contre une différence significative entre les valeurs obtenues par ce dernier et celles obtenues par les deux méthodes citées précédemment (test de Wilcoxon entre Schnabel et Lincoln Index: $Z=-2.201$, $p<0.05$, $n=6$; test de Wilcoxon entre Schumacher-Eschmeyer et Lincoln Index: $Z=-2.023$, $p<0.05$, $n=6$). Le nombre d'échantillonnages que ces méthodes requièrent est à l'origine de cette différence.

Au vu des résultats, l'utilisation des méthodes de Schumacher-Eschmeyer, de Schnabel ou du Lincoln Index en regroupant des séries de données semble être déterminée par le nombre d'échantillonnages:

- si les échantillonnages sont nombreux, le regroupement de données effectué pour le calcul du Lincoln Index va induire une perte d'information, l'animal ne pouvant être comptabilisé qu'une seule fois par regroupement;
- dans le cas où les échantillonnages sont peu nombreux, le Lincoln Index ou plus exactement la Correction de Bayley, permet d'avoir une meilleure estimation, celle-ci étant moins influencée par un faible taux de recapture (cf. Annexe 2).

Dans le cadre de cette étude, les échantillonnages étant effectués pendant une courte période, la Correction de Bayley donne probablement une estimation un peu meilleure que les deux autres méthodes.

Quant à la Removal Method, bien que ses conditions d'application ne soient pas respectées dans notre cas, celle-ci présente l'avantage d'être basée sur le nombre de capture uniquement; les résultats obtenus par cette méthode ne présentent donc pas le biais dû au faible taux de recapture des Vipérines (cf. Tab. 5).

4.4 Proportion de *C. vipérines* et de *C. tesselées*

La proportion de Vipérines sur l'ensemble de parcelles est de 36,5% (cf. Fig. 6). Cette proportion varie peu entre les groupes; en effet, un test du Chi-carré a été effectué et aucune différence significative n'a pu être mise en évidence ($\chi^2=0.430$, $p<0.001$, $df=5$).

D'après les résultats obtenus, les Couleuvres vipérines représentent un peu plus du tiers des captures (cf. Annexe 4). Une estimation basée sur les observations d'herpétologues, dans le cadre du plan directeur des rives vaudoises du Léman, donnait une proportion d'environ 60% de Tesselées et de 40 % de Vipérines. La différence entre ces deux estimations est trop faible pour pouvoir conclure à une diminution de la proportion de Vipérines.

Un suivi à long terme de la population serait nécessaire afin de savoir s'il y a réellement une évolution de cette proportion. Si cela devait se confirmer, la compétition pourrait en être une des causes. Celle-ci porterait principalement sur les sites de ponte et d'hibernation, la nourriture n'étant probablement pas un facteur limitant. Si cela devait être le cas, toute augmentation de l'effectif de la Couleuvre tesselée aurait un impact dramatique sur la population de *C. vipérines*. En effet, une compétition entre ces deux espèces a pu être mise en évidence en Italie du Nord, où une population de *C. vipérines* n'a pas pu se développer, suite à l'occupation de l'habitat par la *C. tesselée* (Schätti, 1982).

Il serait également envisageable que la population de Vipérines soit affaiblie par hybridation avec la Tesselée: des accouplements interspécifiques ont déjà été observés en terrarium, cependant aucun accouplement en nature n'a été signalé (Schätti, 1982). Des individus des deux espèces ont été observés ensemble sur le terrain, mais aucune activité reproductrice n'a pu être décelée.

L'analyse des taux de recapture montre que celui de la Vipérine est légèrement inférieur à celui de la Tesselée (cf. Annexe 4), ce qui pourrait en partie s'expliquer par la différence de taille entre les deux espèces. En effet, les Tesselées sont en moyenne plus grandes et plus lourdes que les Vipérines (voir chap. 4.2), donc probablement plus faciles à capturer, ce qui irait à l'encontre des conditions d'application des différentes méthodes (cf. chap. 2.5). Cependant, il n'y a pas de différence significative entre le taux de recapture des femelles de *C. vipérine* et celui des femelles de *C. tesselée* ($\chi^2=0.493$, $p>0.05$, $df=1$, $n=159$) (les mâles n'ont pas été pris en compte, le nombre de recaptures de ceux-ci étant trop faible). La différence de taille entre les deux espèces ne semble, par conséquent, pas influencer de façon déterminante sur les probabilités de capture; les conditions d'application des différentes méthodes sont donc respectées.

4.5 Sex ratio

Il existe une disproportion entre le nombre de mâles et le nombre de femelles capturés, puisque seulement 1 individu marqué sur 3 est un mâle (1 mâle : 2,2 femelle). Deux hypothèses peuvent être émises sur l'origine de cette disproportion:

- les mâles ont une taille et un poids inférieurs à ceux des femelles (cf. chap. 4.2). De par leur plus grande taille, celles-ci sont moins promptes à fuir et à se glisser dans des fissures, ce qui facilite leur capture. La probabilité de capture serait alors différente entre les sexes et les conditions d'application ne seraient pas strictement respectées.

Le nombre de mâles dans la population serait donc plus élevé que celui obtenu par nos estimations.

- les mâles sont réellement moins nombreux que les femelles; ceci pourrait alors être le signe d'un déséquilibre. En effet, une étude sur la *C. tesselée* réalisée en Allemagne a montré que, dans une population où le sex ratio était biaisé, celui-ci s'était rééquilibré suite à des mesures de protection de cette population (Lenz, 1993).

4.6 Mouvements des individus

Il semblerait que l'amplitude de déplacement des couleuvres le long des rives soit faible, puisque la majorité des individus recapturés ne se sont en général pas déplacés de plus de 60 mètres. Seulement 2 individus ont été recapturés à plus de 250 mètres (cf. Fig. 8). L'intervalle de temps séparant les captures des recaptures ne semble pas jouer un rôle déterminant sur la distance parcourue (cf. Fig. 9).

Cette faible amplitude de déplacement pourrait être en partie expliquée par le fait que la majorité des données ont été prises alors que les serpents sortaient d'hibernation. Or, Duguy et Girons (1966) ont constaté que les couleuvres n'effectuent que de petits déplacements pendant le laps de temps qui sépare les premières sorties de la période d'accouplement.

De plus, il semblerait que les serpents, d'après nos observations, ne se nourrissent pour ainsi dire pas jusqu'à la fin de cette période. Ceci pourrait également expliquer la faible amplitude de déplacement des individus, en supposant que la recherche de nourriture les amène à s'éloigner de leurs sites de ponte une fois la saison des amours terminée.

Il faut également noter que les déplacements des individus sont calculés sur la base des recaptures. Ceci peut introduire un biais étant donné que le nombre de recaptures des femelles est supérieur à celui des mâles. Or, il est vraisemblable que les couleuvres femelles se déplacent moins que les mâles, lesquels doivent parcourir le terrain à la recherche d'une partenaire pendant la période de reproduction, comme c'est le cas chez les vipères (Madsen & Shine, 1993). Il faudrait avoir plus de mâles recapturés pour savoir si ceux-ci ont réellement une mobilité supérieure, ce qui contribuerait à un meilleur échange génétique dans la population.

La dispersion des jeunes doit également jouer un rôle dans le brassage de la population mais celle-ci n'a pas été mesurée, les jeunes individus n'étant qu'exceptionnellement capturés.

Néanmoins, s'il s'avérait que ces espèces ont une réelle tendance à rester à proximité de leur site d'hivernage, certaines parcelles défavorables, dont la longueur dépasse parfois 450 mètres (cf. Annexe 1), pourraient alors représenter des barrières scindant la population en petites sous-populations isolées les unes des autres et empêcheraient ainsi un brassage génétique indispensable à la survie de ces espèces.

4.7 Propositions de conservation ou d'amélioration du biotope

De nombreuses espèces disparaissent suite à la destruction ou à la modification de leur espace vital. Des mesures doivent donc être prises afin de sauvegarder ou de recréer leurs biotopes. Une analyse détaillée doit être menée pour comprendre la structure et la dynamique des populations menacées. Un monitoring régulier sur le terrain est également nécessaire pour assurer une efficacité maximale aux efforts de conservation.

Par conséquent, nous proposons ci-dessous quelques mesures susceptibles de favoriser le maintien ou l'accroissement des effectifs des Couleuvres vipérines et tesselées dans le Lavaux:

- les lieux de ponte situés principalement sous le mur de soutènement de la voie de chemin de fer doivent absolument être maintenus. Le colmatage des fissures doit donc être proscrit. La création de nouvelles fissures est envisageable; il suffirait pour cela de percer quelques petites ouvertures aux endroits déjà colmatés;
- l'entretien des voies et du mur doit permettre à la végétation d'être suffisamment dense pour apporter un couvert aux reptiles. Les méthodes agressives de désherbage au moyen de produits chimiques ou par brûlage de la végétation devraient être bannies;
- une lutte contre l'arborisation des rives devrait être effectuée périodiquement, la diminution de l'ensoleillement qu'elle provoque étant défavorable à la présence des couleuvres et des lézards;
- enfin, l'extermination, particulièrement des *C. vipérines*, motivée par la crainte ou par confusion avec la Vipère aspic (*Vipera aspis*), qui n'a jamais été observée à l'endroit étudié, pourrait être évitée ou en tout cas diminuée grâce à une meilleure information du public.

5. CONCLUSION

L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) a proposé en 1988 une classification des espèces en voie de disparition, utilisée afin d'établir les listes rouges. Cette classification comprend 5 catégories, selon le danger d'extinction des espèces (en danger d'extinction, vulnérable, rare, statut indéterminé et autres). Ces catégories étant subjectives, Mace et Lande (1991) ont proposé de redéfinir ces catégories de façon quantitative et ont présenté une nouvelle classification avec 3 niveaux de menace (critique, en danger et vulnérable). Cette classification est basée sur la probabilité d'extinction de l'espèce dans un laps de temps déterminé (Mace & Lande, 1991).

Les estimations des populations de Couleuvre vipérine et de *C. tesselée* obtenues d'après nos résultats sont respectivement de 300 et 500 individus. Selon la classification de Mace et Lande, ces deux espèces appartiendraient à la catégorie d'espèces vulnérables. En conséquence, l'ordre de grandeur de la probabilité que ces deux espèces disparaissent de la région du Lavaux est de 10% dans les 100 ans à venir.

Cependant, le principal critère utilisé pour évaluer le risque d'extinction d'une population est son effectif efficace. Or, chez la Couleuvre vipérine en tout cas, tous les adultes ne participent pas à la reproduction, puisque les femelles de cette espèce ne commencent à s'accoupler qu'à partir de leur quatrième année et les mâles à partir de 3 ans (Duguy et Saint Girons, 1966). Par conséquent, les effectifs estimés sont vraisemblablement supérieurs aux effectifs efficaces.

De plus, certaines données indispensables à une bonne évaluation du risque d'extinction telles qu'une éventuelle fragmentation de la population ou la variation des effectifs ces dernières années ne sont pas connues, puisqu'aucun suivi régulier de ces populations n'a jamais été mis en place. Ces données permettraient une

meilleure évaluation du degré de menace de ces espèces. En effet, s'il s'avérait que les parcelles défavorables représentent effectivement des barrières scindant la population en petites sous-populations ou que les deux espèces sont en compétition, celles-ci seraient classées dans la catégorie en danger et leur probabilité d'extinction s'élèverait alors à 20 % dans les 20 ans à venir.

6. BIBLIOGRAPHIE

BURGMAN M. A. & NEET C. R., 1989.- Analyse des risques d'extinction des populations naturelles. *Acta Oecologica*, Vol. 10, **3**, 233-243.

CAUGHLEY G. & GUNN A., 1996.- Conservation biology in theory and practice. *Blackwell Science*.

DUGUY R. & SAINT GIRONS H., 1966.- Cycle annuel d'activité et de reproduction de la Couleuvre vipérine. *Terre et vie*, **1966**, 423-457.

GRUBER U., 1992.- Guide des serpents d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient. *Delachaux et Niestlé*.

HAUSSER J., 1995.- Cours de génétique des populations: notions de base. Université de Lausanne.

KRAMER E. & STEMMLER O., 1992.- Nos Reptiles. *Publication du Muséum d'Histoire naturelle, Bâle*.

KREBS C. J., 1989.- Ecological Methodology. *Harper & Row*.

LENZ S. & GRUSCHWITZ M., 1993.- Zur Populationsökologie der Würfelnatter, *Natrix t. tessellata* (Laurenti 1768) in Deutschland (Reptilia : Serpentes : Colubridae). *Mertensiella*, **3**, 253-268.

MACE G.M. & LANDE R., 1991.- Assessing extinction threats: toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology*, **2**, 148-155.

MADSEN T. & SHINE R., 1993.- Costs of reproduction in a population of European adders. *Ecologia, Berl.*, **94**, 488-495.

MEBERT K., 1993.- Untersuchung zur Morphologie und Taxonomie der Würfelnatter *Natrix tessellata* (Laurenti) 1768 in der Schweiz und im südlichen Alpenraum. Travail de diplôme réalisé à l'Université de Zürich.

MORTON W., 1925.- Une nouvelle couleuvre pour la faune vaudoise. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles*, **56**.

OFFICE FEDERAL DE L'ENVIRONNEMENT, DES FORETS ET DU PAYSAGE (OFEPF), 1994.- Liste rouge des espèces animales menacées de Suisse. *Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage*.

SCHÄTTI B., 1982.- Bemerkungen zur Ökologie, Verbreiterung und intraspezifischen Variation der Vipernatter, *Natrix maura* (Linné, 1758) (Reptilia, Serpentes). *Revue suisse de Zoologie*, **89**, 521-542.

SCHWARTZ D. & LAZAR P., 1983.- Eléments de statistique médicale et biologique. *Flammarion*.

SOKAL R. ROBERT & ROHLF F. JAMES, 1981.- Biometry. *W. H. Freeman and Company*

7. REMERCIEMENTS

M. C. Neet, pour nous avoir proposé ce travail, pour ses conseils ainsi que pour la documentation fournie.

M. J.-C. Monnet pour ses explications et ses conseils sur le terrain, pour la documentation sur les Reptiles ainsi que pour sa gentillesse et son soutien.

M. J. Hausser, pour ses suggestions au sujet des méthodes d'échantillonnages.

M. N. Perrin et J. Goudet pour leur patience et leurs conseils avisés concernant les calculs statistiques.

Michel Baudraz, pour l'aide à la capture des animaux.

ANNEXES

Annexe 1: Carte de la zone d'étude et longueurs des parcelles A et B

Annexe 2: Formules des méthodes d'estimation et des intervalles de confiance

Annexe 3: Limites des parcelles A et B en fonction des poteaux CFF

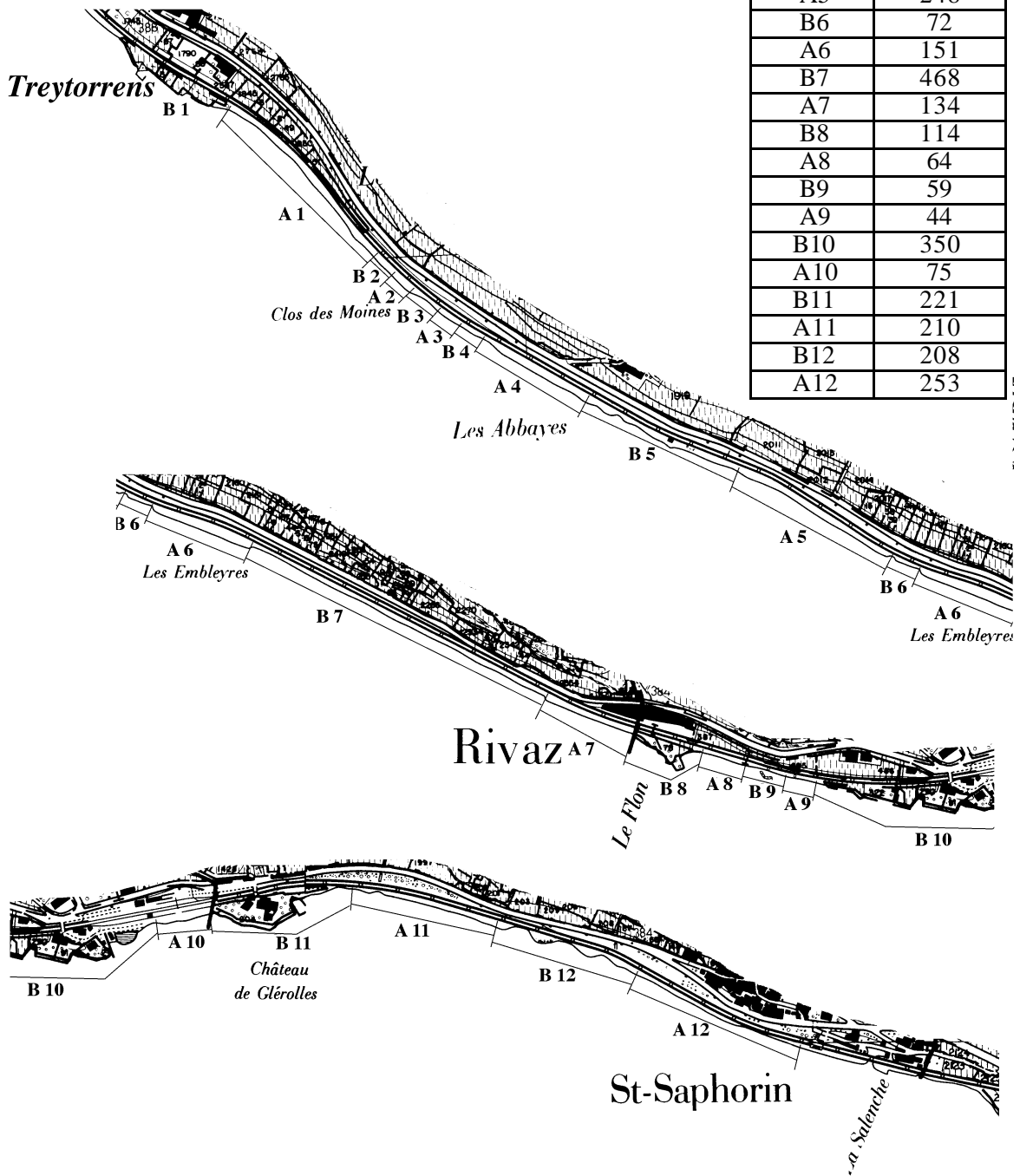
Annexe 4: Tableau récapitulatif

Annexe 5: Effectifs calculés par proportion

ANNEXE 1

Carte de la zone d'étude et longueurs des parcelles A et B

Parcelle	longueur [m]
B1	226
A1	294
B2	36
A2	35
B3	48
A3	38
B4	38
A4	170
B5	235
A5	248
B6	72
A6	151
B7	468
A7	134
B8	114
A8	64
B9	59
A9	44
B10	350
A10	75
B11	221
A11	210
B12	208
A12	253



ANNEXE 2

Formules des méthodes d'estimation et intervalles de confiance

1. CORRECTION DE BAYLEY

Cette correction du Lincoln Index permet d'obtenir une estimation de l'effectif non biaisée lorsque le nombre de recaptures est égal à 7 ou plus. Si ce nombre est inférieur à 7, la correction de Bayley donne une surestimation de la population.

$$\hat{N} = \frac{M(C+1)}{R+1} \quad \text{Correction de Bayley}$$

- où \hat{N} = estimation de la population (à la période de marquage)
 M = nombre d'individus marqués à la première série de capture
 C = nombre d'individus capturés à la seconde série de capture
 R = nombre d'individus capturés et déjà marqués à la seconde série de capture

Dans notre cas, la distribution de Poisson est utilisée pour déterminer l'intervalle de confiance à 95% (Krebs, 1989).

Le calcul des limites supérieure et inférieure de l'intervalle de confiance 95% s'effectue en remplaçant, dans l'équation ci-dessus, R observé par les deux valeurs de R données par la table de limite de confiance de la distribution de Poisson.

2. METHODE DE SCHNABEL

$$\hat{N} = \frac{(C_t M_t)}{R_t} \quad \text{Formule de Schnabel}$$

- où \hat{N} = estimation de la population (à la période de marquage)
 M_t = nombre d'individus marqués dans la population juste avant la série t
$$M_t = \sum_{i=1}^{t-1} U_i$$

 C_t = nombre d'individus capturés à la série de capture t
 R_t = nombre d'individus capturés à la série de capture t et déjà marqués
 U_t = nombre d'individus capturés et marqués pour la première fois à la série t

Pour obtenir l'intervalle de confiance, il suffit de remplacer la somme de R observé par les deux valeurs de R obtenues par la table de limite de confiance de la distribution de Poisson (Krebs, 1989).

3. METHODE DE SCHUMACHER-ESCHMEYER

$$\hat{N} = \frac{\sum_{t=1}^S (C_t M_t^2)}{\sum_{t=1}^S (R_t M_t)} \quad \text{Formule de Schumacher-Eschmeyer}$$

- où \hat{N} = estimation de la population à la période de marquage
 M_t = nombre d'individus marqués dans la population juste avant la série t
 C_t = nombre d'individus capturés à la série t de capture
 R_t = nombre d'individus capturés à la série t de capture et déjà marqués
 S = nombre total de séries de captures

L'intervalle de confiance 95% est obtenu par le même calcul que pour la méthode de Schnabel.

4. REMOVAL METHOD

$$\hat{N} = \bar{K} + \frac{\bar{Y}}{C} \quad \text{Formule de la Removal Method}$$

où C = probabilité de capture = $\hat{C} = \frac{\sum_{i=1}^S Y_i (K_i - \bar{K})}{\sum_{i=1}^S (K_i - \bar{K})^2}$

- \hat{N} = estimation de la population à la période de marquage
 c_i = nombre d'individus capturés à la série de capture i
 K_i = nombre total de capture avant la série i
 f_i = effort de capture accomplis pendant la série i de capture
 F_i = effort de capture accomplis depuis le début jusqu'avant la série i
 Y_i = capture par unité d'effort = c_i / f_i
 \bar{K} = valeur moyenne de K_i = $(\sum K_i) / S$
 S = nombre total de séries de captures

L'intervalle de confiance 95% est obtenu par le biais de l'erreur standard (Krebs, 1989):

$$\hat{N} \pm 1,96 [E.S.(\hat{N})]$$

où \hat{N} = estimation de la population

$$E.S.(\hat{N}) = \text{erreur standard de l'estimation de la population} = \sqrt{\text{Variance}(\hat{N})}$$

$$\text{Variance}(\hat{N}) = \text{variance de l'estimation de la population} = \frac{S_{yx}}{C^2} \frac{1}{S} + \frac{(\hat{N} - \bar{K})^2}{(K_i - \bar{K})^2}$$

$$S_{yx} = \text{variance de la régression} = \frac{[Y_i - \hat{C}(\hat{N} - K_i)]^2}{(S - 2)}$$

ANNEXE 3

Limites des parcelles A et B en fonction des poteaux CFF

N° zone	Début zone	Fin zone
B1	107	113
A1	113	121
B2	121	125
A2	125	127
B3	127	129-131
A3	129-131	133-135
B4	133-135	135-137
A4	135-137	143
B5	143	155
A5	155	167
B6	167	171
A6	171	179
B7	179	3
A7	3	7
B8	7	13
A8	13	17
B9	17	19
A9	19	23
B10	23	41
A10	41	45
B11	45	21
A11	21	29
B12	29	1
A12	1	13

(La numérotation des poteaux n'est pas régulière)

ANNEXE 4

Tableau récapitulatif

	nb d'animaux marqués	nb recaptures	proportion de recapture [%]
<i>Natrix maura</i>			
femelle	51	5	9,8%
mâle	26	1	3,8%
<i>Natrix tessellata</i>			
femelle	90	13	14,4%
mâle	38	1	2,6%
Total	206 *	20	9,7%

* certains individus n'ont pas pu être sexés mais ont été comptabilisés.

ANNEXE 5

Effectifs calculés par proportion

Effectifs de Vipérines et de Tesselées calculés par proportion sur la base du Lincoln

	<i>Natrix maura</i>	<i>Natrix tessellata</i>
Groupe Rivaz	73	142
Groupe Treytorrens	120	204
Groupe St-Saphorin	54	83
Total	308	536

Effectifs de Vipérines et de Tesselées calculés par proportion sur la base du Schnabel

	<i>Natrix maura</i>	<i>Natrix tessellata</i>
Groupe Rivaz	120	236
Groupe Treytorrens	132	226
Groupe St-Saphorin	107	163
Total	344	598

Effectifs de Vipérines et de Tesselées calculés par proportion sur la base du Schumacher-Eschmeyer

	<i>Natrix maura</i>	<i>Natrix tessellata</i>
Groupe Rivaz	103	202
Groupe Treytorrens	142	242
Groupe St-Saphorin	96	146
Total	353	612

Effectifs de Vipérines et de Tesselées calculés par proportion sur la base de la Removal Method

	<i>Natrix maura</i>	<i>Natrix tessellata</i>
Groupe Rivaz	22	44
Groupe Treytorrens	53	89
Groupe St-Saphorin	32	49
Total	108	188