

Podarcis muralis (Laurenti, 1768)

Lézard des murailles ; *Lagartija roquera* ; Common Wall Lizard

Répartition

Espèce ouest-eurasiatique méditerranéenne et paraméditerranéenne, le Lézard des murailles s'étend, d'ouest en est, du nord-ouest de la péninsule Ibérique à l'Asie Mineure (Turquie) et ne dépasse pas les Pays-Bas au nord (Guillaume 1997a). Il atteint des altitudes relativement élevées dans les Alpes (2275 m en Italie) et dans les Pyrénées (2600 m en Ariège) (Sindaco 1993 in Corti 2006, Pottier *et al.* 2010b). C'est une espèce largement répartie en France, que l'on rencontre sur la quasi-totalité du territoire (Corse exceptée) (Guillaume 2012). Ce lézard est en revanche localisé en Espagne, où il ne s'observe que dans la moitié nord du pays (Pérez-Mellado 2002) (certains auteurs espagnols – par exemple Martínez Rica – le nomment d'ailleurs « *Lagartija norteña* » : « Petit lézard du Nord »). Il est très largement réparti en Andorre (Amat Orriols & Roig Fernández 2003).

Variations géographiques & sous-espèces

P. muralis est une espèce remarquablement polymorphe et polypotypique ayant donné lieu à la description de nombreuses sous-espèces, souvent très localisées (endémiques insulaires, notamment). Au début des années 1960, Mertens & Wermuth (1960) en reconnaissaient 18, mais nombre d'entre elles ont été par la suite invalidées, si bien qu'Arnold & Ovenden (2002) n'en citent que 6 :

- *P. m. muralis* (Laurenti, 1768) (totalité de l'aire de répartition à l'exception des zones occupées par les autres sous-espèces) ;

- *P. m. brongniardii* (Daudin, 1802) (ouest de la France et nord-ouest de l'Espagne) ;
- *P. m. merremius* (Risso, 1826) (centre et nord-est de l'Espagne, Midi de la France) ;
- *P. m. nigriventris* (Bonaparte, 1836) (ouest de l'Italie, jusqu'aux environs de Naples au sud) ;
- *P. m. maculiventris* (Werner, 1891) (du nord de l'Italie au nord-ouest de la Croatie) ;
- *P. m. breviceps* (Boulenger, 1905) (sud de l'Italie).

Récemment, Salvi *et al.* (2013) ont livré les résultats d'une étude phylogéographique (ADNmt) couvrant l'intégralité de l'aire de répartition de l'espèce. Bien que leur échantillonnage soit perfectible (certaines zones, dont la France, ne sont que très partiellement couvertes), ils ont identifié 23 lignées distinctes, la plupart endémiques de territoires restreints. Ils soulignent que ces lignées ne sont pas cohérentes avec la majorité des sous-espèces décrites, qui correspondent selon eux à de simples variations phénotypiques locales et non pas à des unités évolutives. Ils citent notamment l'exemple de *P. m. brongniardii* (sous-espèce pourtant peu discutée) dont l'aire de répartition intéresse selon eux 4 lignées très distinctes.

Dans l'attente de travaux complémentaires, permettant d'harmoniser la systématique et la taxinomie subsécifiques de ce lézard, nous proposons d'assigner arbitrairement les populations pyrénéennes (classiquement affiliées aux sous-espèces *P. m. brongniardii* et *P. m. merremius*) à la sous-espèce nominative *P. m. muralis*. D'autant que des unités évolutives particulières existent peut-être



Figure 167 : *Podarcis muralis*, mâle d'une population de la haute vallée de l'Adour (Hautes-Pyrénées, Bagnères-de-Bigorre, Gazost, 2339 m, 18 juillet 2012).

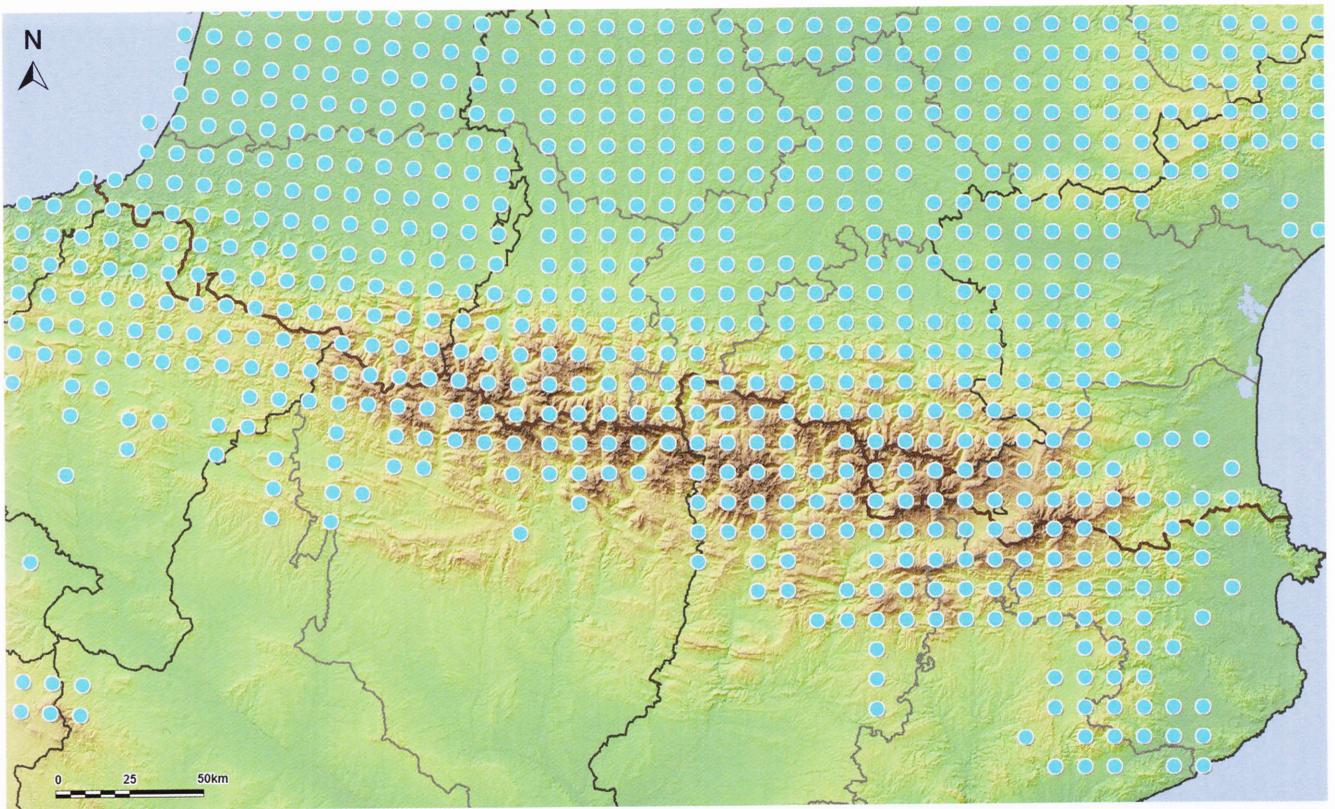


Figure 168: *Podarcis muralis*, répartition connue dans les Pyrénées (carrés UTM 10 km × 10 km).



Figure 169: *Podarcis muralis*, femelle d'une population de la haute vallée de l'Adour (Hautes-Pyrénées, Bagnères-de-Bigorre/Gazost, 2339 m, 18 juillet 2012).



Figure 170: *Podarcis muralis*, femelle (en haut) et mâle (en bas) d'une population du vallon de l'Iratiko Erréka (Mendive, Pyrénées-Atlantiques, 1 010 m, 9 octobre 2012).



Figure 171: *Podarcis muralis*, femelle gravide (en haut) et mâle (en bas) d'une population du Vall de Boí (Lérida, 1 170 m, 14 mai 2012).

en zone pyrénéenne, et ne sont pas nécessairement détectables par le phénotype. Inversement, certaines populations présentant une évidente originalité phénotypique ne constituent peut-être pas des unités évolutives : c'est le cas par exemple de *P. m. occidentalis* Knoepffler & Sochurek in Sochurek, 1956, présent dans l'est des Pyrénées et *a priori* bien caractérisé par une grande taille associée à une robe très contrastée (lignes dorsolatérales blanches et taches noir pur), notamment cité du lac des Bouillouses (Pyrénées-Orientales) (Geniez & Cheylan 2012a).

Description

Ce petit lézard présente, tant du point de vue de la robe que de la morphologie, un aspect général comparable à *Podarcis liolepis*. La taille est cependant supérieure, la silhouette plus massive et l'écaillure sensiblement différente. À moyenne et haute altitude, des confusions avec les *Iberolacerta* sont possibles (voir la monographie d'*I. aranica*).

La LMC atteint 4,8 cm à 6,8 cm chez les mâles, 4,8 cm à 6,9 cm chez les femelles. Il existe un dimorphisme sexuel assez marqué, les femelles étant moins lourdes que les mâles à taille égale et possédant une tête bien moins massive qu'eux. La queue étant environ deux fois plus longue que le corps, la longueur totale des plus grands individus à queue intacte est d'environ 19 cm (Vacher & Geniez 2010). Les nouveau-nés sont très petits : Naulleau (1990) mentionne des tailles (LMC) de 2,2 cm à 2,7 cm pour une longueur de queue de 3,3 cm à 3,8 cm.

Comme l'a souligné Guillaume (1987), l'écaillure céphalique de cette espèce est extrêmement variable. On note cependant la présence très régulière (bien plus que chez *P. liolepis*) d'une grosse écaille massétérique bien distincte, environnée d'écailles temporales à la fois moins nombreuses et plus grandes que chez *P. liolepis* (20 à 50 contre 50 à 110 chez *P. liolepis*). Les écailles dorsales sont relativement peu nombreuses et disposées sur 41 à 62 rangées à mi-corps (43 à 67 rangées chez *P. liolepis*). Les femelles présentent 20 à 28 rangées transversales de plaques ventrales et les mâles de 17 à 26 rangées. Le nombre de pores fémoraux oscille entre 12 et 22 (15 à 22 chez *P. liolepis*) (Geniez 2001, Vacher & Geniez 2010).

Comme chez de nombreux petits lacertidés européens, la robe de *P. muralis* associe un dos plus ou moins clair (brun à gris) à des flancs sombres (brun foncé à noir), l'ensemble étant plus ou moins tacheté de façon hétérogène. Il existe chez la plupart des individus des lignes dorsolatérales claires (blanchâtres à brun pâle) plus ou moins sinueuses, particulièrement distinctes et souvent continues chez la plupart des femelles (ces dernières présentant généralement une robe bien plus liguée que les mâles). On observe souvent une ligne vertébrale foncée irrégulière et, chez un certain nombre d'individus, la bande foncée qui parcourt le flanc est soulignée par une ligne claire semblable à la ligne dorsolatérale. Chaque anneau de la queue portant un assemblage de taches contrastées à peu près identique, la robe présente à cet endroit-là une ornementation séquencée assez remarquable (répétition régulière du même motif, ce que l'on n'observe pas chez les *Iberolacerta*).



Figure 172: *Podarcis muralis*, femelle (en haut) et mâle (en bas) d'une population du Capcir (Fontrabiouse, Pyrénées-Orientales, 1 550 m, 29 mai 2011).

Les mâles portent généralement des taches bleu vif sur les écailles ventrales externes, de même que, plus rarement, sur les flancs (voire la tête). D'après Geniez & Cheylan (2012a), ce dernier type de coloration est particulièrement fréquent dans les Pyrénées et le nord-ouest de l'Espagne.

Le ventre, souvent maculé de taches noirâtres, est fréquemment blanc, parfois rouge brique ou plus rarement jaune (cf. photos figurant p. 274 in Geniez & Cheylan 2012a).

Podarcis muralis se distingue visuellement de *P. liolepis* par les caractères suivants :

- allure générale plus massive, moins gracile ;
- tronc et tête non aplatis ;
- museau relativement peu pointu en vue dorsale ;
- écailles dorsales moins nombreuses et plus grandes, revêtement d'aspect moins fin ;
- région temporale couverte d'écailles moins nombreuses et plus grandes (20 à 50) et comportant généralement une grosse écaille massétérique bien visible ;
- région gulaire portant, chez les mâles, des taches sombres aux contours peu nets souvent agencées en « V » sous la mâchoire (ces taches, noir pur chez les mâles de *P. liolepis*, ont des contours parfaitement nets et ne forment pas de motif en « V ») ;

- les anneaux de la queue sont relativement longs et forment des séquences moins resserrées que chez *P. liolepis* ;
- la bande latérale foncée qui parcourt le flanc présente généralement, au-dessus de l'épaule, un obscurcissement frappé d'une tache pâle particulièrement distincte chez les femelles.

Rappelons que, d'après Berroneau *et al.* (2012), *P. muralis* fuit plus volontiers que *P. liolepis* (*P. l. sebastiani*) en présence d'un observateur et ressort plus tardivement de son refuge.

Répartition pyrénéenne

Martínez Rica (1983) le dit abondant sur l'ensemble de la chaîne, tant du côté français que du côté espagnol. Il note cependant que l'espèce est nettement plus montagnarde sur le versant espagnol, où elle fait généralement défaut en dessous de 1 100 m (étant remplacée par *P. liolepis*) avec un maximum d'occurrence entre 1 400 m et 1 800 m. Il donne 2 500 m comme altitude maximale (sans précision de localité) et 600 m comme altitude minimale.

Au Pays basque, *P. muralis* est largement répandu, mais tend à se raréfier (voire à disparaître) dans certaines zones où il apparaît remplacé par *P. liolepis* (sud-ouest d'Alava, notamment). Il est présent du niveau de la mer à 1 300 m d'altitude au moins (Bea 1985a).

En Navarre, le Léopard des murailles n'occupe que la moitié nord du territoire, de 60 m à 1 935 m. Il dépasse 2 000 m dans certains massifs calcaires (Larra). Les massifs de faible altitude qui s'élèvent au sud-est de Pamplona, où l'espèce est en disjonction d'aire, marquent sa limite sud (Sierra de Alaiz, Sierra de Izco, Sierra de Leyre) (Gosá & Bergerandi 1994).

Dans le nord de l'Aragon, l'espèce est assez étroitement confinée aux Pyrénées *stricto sensu* et Martínez Rica (1979) le qualifie de très rare en dessous de 1 100 m. Il atteint fréquemment des altitudes élevées : 2 200 m dans le cirque de Piedrafita (massif du Balaïtous) selon Palanca *et al.* (1997) et jusqu'à 1 900 m au moins (vraisemblablement bien plus) dans le massif du Monte Perdido selon Martínez Rica (1977). Il s'observe également dans certaines sierras prépyrénéennes, sous forme de populations d'altitude plus ou moins isolées : Sierra de San Juan de la Peña, Sierra de Santo Domingo et Sierra de Guara, notamment.

En Catalogne, où il a été observé jusqu'à 2 300 m d'altitude (l'altitude moyenne des localités est de 1 200 m), *P. muralis* est moins strictement pyrénéen et s'avance très au sud sur un axe Garrotxa-

Selva, atteignant même le littoral méditerranéen aux Aiguamolls de la Tordera (plus basse localité connue de l'espèce en Catalogne : 30 m d'altitude seulement) (Llorente *et al.* 1995). À l'exception de cette remarquable avancée méridionale, il est plutôt confiné aux Pyrénées *stricto sensu* : val d'Aran, Pallars Sobirà, nord du Pallars Jussà, Alta Ribagorça, Alt Urgell, Cerdanya, nord Berguedà, Ripollès et Garrotxa.

Le Léopard des murailles est très largement réparti sur le territoire de la principauté d'Andorre. L'espèce y est surtout observée entre 1 500 m et 2 000 m (raréfaction sensible au-dessus), mais on le rencontre localement dès 1 000 m environ et il atteint par endroits près de 2 500 m (Amat Orriols & Roig Fernández 2003).

Dans les Pyrénées-Orientales et dans l'Aude, la situation est comparable à ce qui est observé sur le versant espagnol : l'espèce, largement répartie en zone pyrénéenne *stricto sensu* (elle atteint 2 195 m au Puig de la Collada Verde, dans la commune de Py, dans les Pyrénées-Orientales) devient très localisée à plus basse altitude et fait même totalement défaut dans la moitié orientale de l'Aude (Geniez & Cheylan 2012a).

Dans les départements des Pyrénées centrales et occidentales au contraire (Ariège, Haute-Garonne, Hautes-Pyrénées et Pyrénées-Atlantiques), où il est le reptile le plus fréquemment observé, *P. muralis* est quasiment omniprésent depuis la plaine jusqu'aux massifs de la haute chaîne frontalière (Pottier *et al.* 2008, Berroneau 2014). Fréquent jusqu'à 2 000 m environ, il se raréfie au-dessus mais dépasse localement 2 500 m : au moment où ces lignes sont écrites, le record d'altitude connu est de 2 600 m sur le versant sud de la pointe Encorbade de Bassiès (haut Vicdessos, Ariège, obs. A. Duquesne) (Pottier *et al.* 2010b). Il s'agit d'ailleurs, en l'état actuel des connaissances, de l'altitude la plus élevée répertoriée en France (Vacher & Geniez 2010, Guillaume 2012). Beck (1943) le signale au pic du Midi de Bigorre (2 876 m) (Hautes-Pyrénées), mais l'altitude extrêmement élevée de cette localité rend la donnée suspecte et appelle une confirmation contemporaine.

Biogéographie & écologie

Podarcis muralis est assez nettement lié, en zone pyrénéenne, à des conditions plutôt montagnardes ou atlantiques (parfois les deux) et s'observe typiquement aux étages de végétation non méditerranéens (il se raréfie néanmoins sensiblement à l'étage alpin). Cependant, cette répartition semble en partie dictée par celle de *P. liolepis* et, en l'absence de cette espèce, il colonise localement des zones à caractère supraméditerranéen (plus rarement méditerranéen). Sur le versant nord des Pyrénées notamment, à l'est de la vallée d'Aspe et jusqu'à celle du Salat, il est à ce jour la seule espèce de *Podarcis* observée dans les secteurs à végétation supraméditerranéenne où existe *Coronella girondica* (Pottier *et al.* 2008, Berroneau 2014). À l'échelle des Pyrénées, la répartition de cette espèce est très semblable à celle d'autres espèces majoritairement italo-françaises telles que *Lacerta bilineata* et *Vipera aspis*, secondairement *Hierophis viridiflavus* et *Zamenis longissimus*.



Figure 173: *Podarcis muralis*, femelle (en haut) et mâle (en bas) d'une population de la haute vallée de l'Ariège (L'Hospitalet-près-l'Andorre, Ariège, 1 550 m, 29 mai 2011). Ces deux individus correspondent en théorie à la sous-espèce *P. m. occidentalis*.



Figure 174 : *Podarcis muralis*, deux variations extrêmes de la robe en zone pyrénéenne. À gauche, femelle hypochrome du val d'Azun ressemblant superficiellement à *Iberolacerta bonnali* (Arrens-Marsous, Hautes-Pyrénées, 1 650 m, 7 octobre 2010). À droite, femelle hyperchrome de la haute vallée de l'Ariège affiliable à la sous-espèce *P. m. occidentalis* (Aston, Ariège, 2 100 m, 26 août 2008).

Dans les Pyrénées, cette espèce est partiellement sympatrique avec les *Iberolacerta*, qui occupent sensiblement la même niche écologique mais à plus haute altitude (étage alpin). L'étendue verticale de la ceinture de cohabitation potentielle est d'environ 1 000 m et les cas de syntopie ne sont pas rares jusqu'à 2 200 m environ. Les limites altitudinales respectives de *P. muralis* et des *Iberolacerta* tiennent vraisemblablement aux caractéristiques physiologiques des espèces concernées et aux inadaptations environnementales qu'elles impliquent, l'un ou l'autre lézard étant contre-sélectionné par diverses variables à un endroit donné (voir « Biologie & phénologie »).

Martínez Rica (1983) signale une ségrégation spatiale entre *P. muralis* et *P. liolepis* à échelle locale, les deux espèces ayant tendance à occuper des biotopes distincts en zone de sympatrie : à tendance fermée et humide chez *P. muralis*, à tendance ouverte et sèche chez *P. liolepis*. La syntopie est donc toujours assez partielle. Comme chez *L. bilineata*, cet auteur observe une nette tendance à un abaissement altitudinal et une avancée méridionale aux deux extrémités de la chaîne, plus humides (front pluvieux catalan et Pays basque).

Au Pays basque, où l'espèce présente une aire de répartition locale à caractère atlantique et montagnard atlantique, proche de celle d'*Anguis fragilis* et de *Zootoca vivipara*, Bea (1985a) constate la fréquentation d'une grande diversité d'habitats, avec une occurrence maximale dans les paysages de polyculture-élevage (34,1 %). Les hêtraies (15,1 %), les chênaies atlantiques (13,1 %) et les landes atlantiques (10,4 %) sont les autres contextes les plus fréquentés.

En Navarre, *P. muralis* est également fortement lié aux zones plutôt fraîches et humides, et il présente un caractère montagnard assez marqué. Son aire de répartition locale correspond à celle des chênaies atlantiques et des hêtraies, et il ne paraît pas s'étendre en deçà du domaine du Chêne pubescent (51,8 % de contacts en

contexte de forêt caducifoliée). Au sein de son aire de répartition, l'espèce s'avère très ubiquiste, colonisant tous les milieux suffisamment ensoleillés (talus de routes et de pistes, affleurements rocheux, clairières, lisières, haies...). C'est un lacertidé nettement anthropophile, qui se rencontre fréquemment dans les jardins, sur les terrasses, etc. Il cohabite localement avec *P. liolepis*, jusqu'à 800 m d'altitude, et il existe dans certaines sierras prépyrénéennes un amusant phénomène d'inversion altitudinale, *P. muralis* occupant des zones moins élevées que *P. liolepis* (cf. monographie consacrée à cette dernière espèce) (Gosá & Bergerandi 1994).

La situation est en fait similaire dans le haut Aragon, où ce lézard est très lié aux conditions fraîches et humides des étages de végétation non méditerranéens. Dans la mesure où les provinces de Saragosse et de Huesca sont soumises à un climat particulièrement sec (méditerranéo-continentale) et sont très majoritairement concernées par les étages de végétation méditerranéens à l'exception des Pyrénées et de quelques sierras prépyrénéennes, *P. muralis* s'éloigne très peu de la chaîne.

En Catalogne, où sa répartition est remarquablement similaire à celle de *Vipera aspis* (notamment une même avancée méridionale sur un axe Garrotxa-Selva à la faveur du front pluvieux catalan), *P. muralis* est également lié à des zones plutôt fraîches (température moyenne annuelle inférieure à 11 °C) et pluvieuses (80 cm/an minimum). Ce lézard est par contre très ubiquiste au sein de son domaine climatique et s'observe dans de nombreux contextes (boisements de *Pinus uncinata*, *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica*, taillis de *Corylus avellana*, ripisylves, prairies, agglomérations...), où il fréquente les substrats fermes et secs qu'il affectionne d'ordinaire (troncs, affleurements rocheux, murets, murs, surfaces terreuses des talus de bords de chemins...) (Llorente *et al.* 1995).



Figure 175: *Podarcis muralis*, femelle adulte en train d'ingérer un arthropode très volumineux (en haut). La scène a duré de longues minutes (Gajan, Ariège, 560 m, 2 septembre 2011). En bas: accouplement (Sentein, Ariège, 1050 m, 31 mars 2012).

Selon Amat Orriols & Roig Fernández (2003), c'est le reptile le plus largement réparti et le plus commun en Andorre. Commun aux étages montagnard et subalpin, il ne se raréfie que dans les zones à tendance méditerranéenne marquée (où il est localement remplacé par *P. liolepis*) et à haute altitude (étage alpin). Il a été observé dans des contextes très variés, où il fréquente invariablement les surfaces rocheuses, terreuses et les troncs d'arbres : zones bâties (villes et villages) et zones rudérales, cultures, prairies de fauche et de pâture, landes, boisements variés (*Pinus sylvestris*, *Pinus uncinata*, *Betula* sp.), ripisylves...

D'après Geniez & Cheylan (2012a), *P. muralis* est rare ou très localisé à l'étage mésoméditerranéen dans l'Aude et les Pyrénées-Orientales, où il est généralement remplacé par *P. liolepis* et classiquement confiné aux milieux les plus humides (ripisylves, parcs et jardins irrigués, talwegs encaissés, etc.) (voir la monographie consacrée à *P. liolepis* pour de plus amples détails concernant la répartition respective des deux espèces). Il semble par ailleurs plus nettement anthropophile que *P. liolepis* et s'avère de surcroît adapté à certains habitats dégradés (terrains perturbés, décharges de matériaux de construction, etc.). Plus largement réparti à l'étage supraméditerranéen, il devient franchement commun aux étages montagnard et subalpin. L'espèce atteint très probablement l'étage alpin dans le massif du Madrès (Aude) et dans différents massifs des Pyrénées-Orientales, mais elle y est inconnue en l'état actuel des connaissances. Dans ce dernier département, la localité la plus élevée portée à connaissance (2 195 m seulement) relève en effet de l'étage subalpin.

Dans l'Ariège, la Haute-Garonne, les Hautes-Pyrénées et les Pyrénées-Atlantiques, le Lézard des murailles occupe tous les étages bioclimatiques. Il est cependant peu commun à l'étage alpin, qui lui oppose des contraintes thermiques importantes et dont il ne colonise guère que la moitié inférieure. La mention de Beck (1943) au pic du Midi de Bigorre (2 886 m) (à confirmer cependant) et l'observation d'A. Duquesne à la pointe Encorbade de Bassiès (2 600 m) (Pottier *et al.* 2010b) sont à cet égard remarquables.

La limite altitudinale supérieure de ce lézard paraît imposée par ses caractéristiques biologiques, la vitellogenèse et l'incubation étant trop affectées pour permettre une reproduction régulière à haute altitude (voir plus loin). Les *Iberolacerta* présentent de ce point de vue un avantage adaptatif certain, leur évolution vers la viviparité leur autorisant une incubation abrégée.

Les milieux fréquentés sont extraordinairement variés et *P. muralis* se rencontre à peu près partout, y compris au cœur des massifs forestiers épais dès que ceux-ci comportent quelques surfaces ensoleillées (clairières, chablis, bords de pistes, éboulis, affleurements rocheux...). Signalons que l'espèce colonise couramment des zones humides, y compris les tourbières à sphaignes aux étages planitiaire et collinéen (aux étages montagnard, subalpin et alpin, cet habitat paraît délaissé).

Le Lézard des murailles est un prédateur d'invertébrés, parmi lesquels les arthropodes dominant largement. Dans l'ouest de la France, Mou (1987ab) a constaté une prévalence des hyménoptères (21,5 %), des araignées (14,2 %), des isopodes (11,5 %) et des fourmis (10,4 %)

dans le régime alimentaire. Les coléoptères (9,6 %), les larves de lépidoptères (6,9 %), les hétéroptères (6,5 %) et les orthoptères (5,4 %) sont moins exploités, les autres arthropodes et les mollusques représentant chacun moins de 5 % du régime. Braña (1981, 1984) décrit une composition taxinomique sensiblement différente dans les Asturies, où les araignées (17,1 % du total des proies) précèdent les homoptères (15,7 %), les fourmis (9,9 %), les diptères (8,7 %), les coléoptères (5,6 %) et les isopodes (5,5 %). Tout laisse donc à penser que le régime alimentaire varie dans une large mesure en fonction de la composition locale de l'entomofaune et des opportunités de capture.

D'innombrables prédateurs consomment plus ou moins régulièrement ce lézard, localement très abondant et facilement capturable. Notons qu'il constitue une ressource trophique importante pour la plupart des serpents terrestres, en particulier lorsqu'ils sont jeunes.

Biologie & phénologie

L'espèce est connue pour être un des rares reptiles observables toute l'année, mais elle n'est toutefois véritablement active que de février-mars à octobre-novembre : les sorties hivernales (décembre et janvier) sont ponctuelles, concernent essentiellement les mâles et ne sont guère consacrées qu'à la seule thermorégulation. L'altitude influence fortement la durée de l'hivernage et sa continuité : en plaine, dans le centre-ouest de la France (La Rochelle, Charente-Maritime), Saint Girons & Duguay (1970) signalent un hivernage continu de 3 mois chez les femelles et un hivernage discontinu chez les mâles, correspondant respectivement à une période d'activité annuelle de 9 mois chez les femelles et de pratiquement 10 à 11 mois chez les mâles. Dans le massif du Néouvielle (Hautes-Pyrénées) à 1 850 m d'altitude (environs du lac d'Orédon, étage subalpin), les mêmes auteurs ont noté un hivernage continu chez les deux sexes, de 5 mois et demi chez les femelles et de 4 mois chez les mâles. La période d'activité est donc fortement réduite en montagne, les mâles n'étant actifs que de début mars à fin octobre (soit 7,5 mois à 8 mois) et les femelles de début avril à la mi-octobre (soit 6,5 mois).

Dans le massif du Néouvielle aux environs de 1 850 m, les premières sorties des mâles sont plutôt tardives (début mars) et ont généralement lieu alors que le biotope est encore enneigé. Les animaux, circonscrits aux rochers les mieux ensoleillés, thermorégulent efficacement et parviennent à élever leur température jusqu'à 24 °C alors que celle de l'air est souvent voisine de 0 °C (parfois moins). Dès le mois d'avril, ils parviennent aisément à atteindre leur optimum thermique, soit 35 °C environ (voir plus loin). L'examen physiologique des lézards de cette localité a révélé plusieurs singularités par rapport à leurs homologues de plaine, en ce qui concerne le cycle reproducteur : le 26 avril, aucune des femelles capturées ne présentait de spermatozoïdes dans les voies génitales et elles n'étaient qu'en début de vitellogenèse. Les preuves d'accouplement n'ont été constatées qu'à partir du 12 mai, mois durant lequel ont également été observées les premières femelles gravides. Dès la seconde quinzaine de juin, toutes les femelles paraissaient avoir pondu et il n'existe manifestement pas d'autre période de ponte.



Figure 176: *Podarcis muralis*, habitat très dégradé (en haut) (le toit est totalement effondré, notamment) à l'étage collinéen subatlantique (Ossen, Hautes-Pyrénées, 510 m, 13 avril 2010). En bas: habitat à l'étage montagnard atlantique (Arrens-Marsous, Hautes-Pyrénées, 1 650 m, 7 octobre 2010).

Ainsi, contrairement aux femelles des populations de plaine qui produisent jusqu'à 3 pontes par an (à La Rochelle: fin avril-début mai, fin mai et fin juin), les femelles des populations de montagne ne produisent qu'une seule ponte annuelle (fin mai-début juin), dont la taille est cependant équivalente à celle observée chez les femelles de plaine (soit 2 à 7 œufs, en général 5 ou 6) (dimensions: 0,7 cm × 1,1 cm) (Saint Girons & Duguy 1970). D'après ces derniers auteurs, cette baisse sensible de la productivité en montagne est imputable aux contraintes de la vitellogenèse, processus réclamant une importante mobilisation des réserves énergétiques. Réserves que la brièveté de la période d'activité annuelle imposée par le milieu montagnard empêche de reconstituer suffisamment (période d'alimentation réduite et chaleur moindre). Selon eux – et dans la mesure où le cycle sexuel des mâles n'est, lui, pas du tout impacté – cette contrainte physiologique joue un rôle majeur dans la limitation altitudinale de l'espèce: « *Il est assez probable que, comme chez d'autres Reptiles, la limite altitudinale absolue est due à l'abaissement de la température qui ne permet plus aux embryons de se développer dans le sol. Mais la baisse de fécondité*

des femelles rend certainement les populations plus fragiles, avant même que ne joue le phénomène précédent. »

Le cycle sexuel de *P. muralis* dans les Pyrénées, notamment le nombre de pontes annuelles et la période d'éclosion, paraît cependant varier selon l'altitude, le contexte topographique et, probablement, les conditions météorologiques. Ainsi, nous avons personnellement observé, sous une pierre, une ponte en cours d'éclosion le 13 octobre 2002 à 1 800 m dans le massif du pic du Midi de Bigorre (étage subalpin), peu après la première chute de neige de l'année (Pottier 2007a). Cette date d'émergence très tardive (malgré un site de ponte offrant de bonnes conditions: pierre plate reposant sur un talus ensoleillé exposé plein sud) est intéressante. En effet, d'après Naulleau (1990), les œufs éclosent 1,5 mois à 2 mois après la ponte en plaine (centre-ouest de la France). En admettant ici une date de ponte comparable à celle mentionnée par Saint Girons & Duguy (1970) pour le Néouvielle (la différence d'altitude n'étant que de 50 m), c'est-à-dire fin mai ou début juin, on obtient une éclosion fin juillet ou début août pour une incubation de 2 mois (durée minimum la plus probable puisque nous sommes en montagne). Une éclosion le 13 octobre correspondrait, dans l'hypothèse d'une ponte déposée début juin, à une incubation de 4 mois, ce qui nous paraît peu réaliste. En réalité, l'été 2002 a été particulièrement maussade (ce qui exclut *a priori* l'hypothèse d'une seconde ponte) et l'ensemble du calendrier reproducteur s'en est probablement trouvé dangereusement décalé. Cet exemple illustre bien le type de problème auquel *P. muralis* se retrouve confronté en montagne, au-delà d'une certaine altitude. De ce point de vue, les 20 à 30 jours d'incubation des *Iberolacerta* sympatriques (à des altitudes souvent bien plus élevées) représentent un avantage adaptatif certain.

La maturité sexuelle est atteinte rapidement, après un an (deux hivers), et la longévité de l'espèce varie de 5 ans à 7 ans (Naulleau 1990). D'après Barbault & Mou (1988), la longévité n'excède pas 5 ans dans les populations les plus denses. En montagne, où la pression de prédation est vraisemblablement plus faible, la longévité est probablement plus élevée, d'autant que la période d'activité annuelle est sensiblement réduite (Saint Girons & Duguy 1970). Des valeurs proches de celles des *Iberolacerta* syntopiques ne sont pas à exclure *a priori* (Cheylan comm. pers.).

Selon Mou (1987a), la durée d'activité journalière en plaine varie entre 10 h et 12 h au printemps et en été, les premières sorties ayant généralement lieu en début de matinée à partir de 9 h ou 10 h. L'observabilité diminue fortement aux heures les plus chaudes (de 13 h à 15 h environ). En montagne, en fonction de la topographie et de l'exposition du versant occupé, l'horaire des premières et dernières sorties peut être évidemment décalé d'une localité à l'autre (ombre portée des reliefs). Ainsi, dans le massif du Néouvielle, Saint Girons & Duguy (1970) notent que la durée journalière de la période durant laquelle les lézards peuvent atteindre leur température optimale est inférieure de 2 heures à celle observée en plaine (La Rochelle).

P. muralis consacre une part très importante de son activité à la thermorégulation (jusqu'à 95 %) (Edsman 1986) et il présente un



comportement thermorégulateur principalement héliothermique, mais il opte volontiers pour la tigmothermie lorsque les conditions s'y prêtent: il exploite fréquemment la chaleur dégagée par les pierres en fin de journée (ou lors de passages nuageux) et nous l'avons souvent vu thermoréguler à la surface de déchets sombres (pneus, bâches noires, etc.) par ciel voilé, de tels substrats offrant alors une température bien plus élevée que les autres. Dans les Asturies (cordillère Cantabrique), Braña (1991) a mesuré des températures corporelles s'étendant de 26 °C à 37,4 °C (33,8 °C en moyenne) et, au laboratoire, la température corporelle préférée s'avère être de l'ordre de 35,4 °C lorsqu'un gradient thermique est proposé aux lézards (Bauwens *et al.* 1995).

Mou (1987a) a constaté des densités à l'hectare variant de 165 adultes (Corrèze) à 171 adultes (Deux-Sèvres) en France (Mou 1987a). Dans le sud-ouest de la France (Corrèze), Barbault & Mou (1988) ont localement relevé des densités supérieures, de l'ordre de 531 individus/ha. Le domaine vital est deux fois plus étendu chez les mâles (13,8 m²) que chez les femelles (7,3 m²) – les premiers étant d'ailleurs territoriaux, contrairement aux secondes.



Figure 177: *Podarcis muralis*, habitat subalpin du vallon d'Arrious à Laruns (Pyrénées-Atlantiques, 1 700 m, 24 juin 2015) (en haut). En bas: habitat à l'étage alpin (Grust, Hautes-Pyrénées, 2 200 m, 22 juin 2010).