Revue d'Écologie (La Terre et La Vie), 55(2) - 2000

PARTAGE DES RESSOURCES SPATIALES ET TROPHIQUES AU SEIN D'UN PEUPLEMENT DE LÉZARDS INSECTIVORES DES JBILETS CENTRALES (MAROC OCCIDENTAL)

Mohammed ZNARI[1], El Hassan EL MOUDEN[1], Hilal BENFAIDA[2] & Ali BOUMEZZOUGH[1]

Persée creative commons

SUMMARY

Spatial and trophic resource partitioning among seven sympatric insectivorous lizard species was investigated in arid area in the central Jbilet mountains (Western Morocco) during spring 1995. Two foraging guilds are apparent: a specialist sit-and-wait (*Agama impalearis, Tarentola mauritanica* et *Saurodactylus brosseti*) and a generalist one (*Eumeces algeriensis, Chalcides polylepis, Acanthodactylus erythrurus* and *Mesalina simoni*). The studied lizard species differentiate from each other in substrate use relatively to their respective adaptive morphological traits. *A. impalearis* and *T. mauritanica* occur mainly in rocky areas, *E. algeriensis* and *M. simoni* appear mostly on rocky and pebbly-bare ground substrates, *A. erythrurus* and *C. polylepis* are found on sandy-pebbly substrates while *S. brosseti* occurs in pebbly soils. By contrast, there were large overlaps in the taxonomic composition of their diets which are numerically dominated by Formicidae, Isoptera, Coleoptera and Araneidae with different proportions according to lizard species. However, important prey-size differences between species allowed to reduce trophic overlap. A selectivity analysis of lizard diet revealed patterns of prey selection based on criteria inherent either to predator (foraging behaviour, morphological constraints) or prey (size, abundance and activity). Results suggest that spatial and trophic segregation along with taxonomic divergence make possible the coexistence of these lizard species.

RÉSUMÉ

La différenciation des niches spatiale et trophique de sept espèces sympatriques de lézards insectivores a été étudiée dans un milieu aride des Jbilets centrales (Maroc occidental) durant le printemps 1995. Deux guildes ont été distinguées sur la base du mode d'acquisition des proies : la guilde des espèces chassant à l'affût (*Agama impalearis, Tarentola mauritanica* et *Saurodactylus brosseti*) et celle des espèces pratiquant la chasse extensive (*Eumeces algeriensis, Chalcides polylepis, Acanthodactylus erythrurus* et *Mesalina simoni*). Les espèces étudiées se séparent par une utilisation différentielle du substrat, vraisemblablement en relation avec leurs traits morphologiques spécifiques. *A. impalearis* et *T. mauritanica* affectionnent essentiellement les terrains rocheux, *E. algeriensis* et *M. simoni* investissent surtout les substrats rocheux et caillouteux-terreux, *A. erythrurus* et *C. polylepis* fréquentent

[1] Laboratoire d'Ecologie Animale Terrestre, Faculté des Sciences, Université Cadi Ayyad, B.P. : 2390, Marrakech, 40000 Maroc.

[2] Laboratoire de Contrôle Biologique des Insectes, Faculté des Sciences, Université Cadi Ayyad, B.P. : 2390, 40000 Marrakech, Maroc.

les substrats sableux ou terreux, tandis que *S. brosseti* peuple les biotopes à dominance caillouteuse ou pierreuse. En terme de composition taxinomique, il existe de forts recouvrements des spectres alimentaires des différentes espèces étudiées. Les principaux types de proies consommées sont les Formicidés, les Isoptères, les Coléoptères, et les Aranéides. Toutefois, les différences importantes de taille des proies ingérées par chacune des espèces, permettent de réduire les recouvrements des niches trophiques. La comparaison entre les régimes alimentaires observés et les ressources effectivement disponibles a permis de déceler des choix commandés par divers critères inhérents aussi bien aux prédateurs (stratégie de chasse, contraintes morphologiques) qu'à leurs proies (abondance, taille, activité). L'ensemble des résultats obtenus montre que les sept espèces de lézards diffèrent plus dans l'utilisation des microhabitats que dans l'exploitation de proies de tailles différentes. De plus, la divergence phylogénétique des espèces étudiées et leur différence de taille importante permettent de réduire les recouvrements de leurs niches écologiques ce qui favorise leur coexistence.

INTRODUCTION

Le concept de niche est traditionnellement lié au phénomène de la compétition interspécifique et assimilé aux modes d'utilisation des ressources (Pianka, 1981). Toutefois, contrairement aux suggestions de Pianka (1973) et de Schoener (1977), les différences dans l'utilisation des ressources par deux espèces de lézards sympatriques pourraient ne pas indiquer nécessairement l'existence d'une compétition. Différentes alternatives ont été ainsi proposées dans certaines situations afin d'interpréter la coexistence de plusieurs espèces au sein d'un même habitat (Vitt *et al.*, 1981 ; Vitt & De Calvarho, 1995). Des travaux relativement récents portant sur des peuplements de lézards, ont montré que la compétition est un phénomène plutôt rare (Dunham, 1980 ; Bergallo & Rocha, 1994) voire inexistant (Tinkle, 1982 ; M'Closkey & Baia, 1987) n'apparaissant que dans des conditions de limitation sévère des ressources trophiques.

La diversité des niches écologiques contribue à la réduction de la compétition interspécifique rendant ainsi possible le maintien d'une diversité des peuplements reptiliens (Pianka, 1977). D'une manière générale, les espèces évitent ou réduisent la compétition interspécifique de trois façons, i) par un décalage de l'activité dans le temps, ii) par une utilisation différentielle de l'espace, iii) par des régimes alimentaires différents (Pianka, 1977). D'après cet auteur, une autre approche occasionnelle de la diversité d'un peuplement est celle qui prend en compte ses composantes taxinomiques.

L'analyse de la niche écologique, et plus particulièrement sa dimension trophique, constitue une étape indispensable dans la compréhension du fonctionnement des populations et des écosystèmes (Barbault, 1981 ; Barbault & Celecia, 1981), notamment pour les animaux habitant les zones arides et désertiques caractérisées par des ressources trophiques relativement limitées et imprévisibles (Turner, 1974 ; Dunham, 1981 ; Pianka, 1986). Dans ce cadre, nous nous sommes proposés d'analyser les modalités de coexistence de sept espèces de lézards insectivores peuplant une zone aride des Jbilets centrales au Maroc occidental.

La présente étude a pour objectifs : i) l'analyse quantitative des ressources spatiales (substrat), ii) l'analyse des relations entre les spectres alimentaires et les ressources trophiques disponibles en vue d'évaluer l'importance de sélectivité des proies par les différentes espèces de lézards.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

SITE D'ÉTUDE

L'étude a été réalisée entre mi-avril et mi-juin 1995 dans une zone située sur le versant sud des Jbilets centrales, à environ 25 km au nord de Marrakech (31° 37' N, 8° 02' W ; 560 m d'altitude moyenne). Le climat de la région est de type aride moyen à hiver tempéré avec une pluviométrie très fluctuante d'une année à l'autre et qui est en moyenne de 242 mm. La température moyenne maximale du mois le plus chaud (juillet) atteint 39 °C et la température moyenne minimale du mois le plus froid (janvier) est habituellement autour de 0 °C (Emberger, 1933 ; Le Houérou, 1989). Le site d'étude est localisé sur des collines basses de nature essentiellement rocheuse (affleurements schisteux) séparées par des terrains plats caillouteux-terreux entrecoupés de lits d'oueds secs plus ou moins larges et de nature pierro-sableuse. Le couvert végétal, relativement réduit et clairsemé, est constitué principalement de touffes de jujubier (*Ziziphus lotus*) associées à quelques pieds d'acacia (*Acacia gummifera*) et localement de rétam (*Retama monosperma*) en plus d'une strate herbacée graminéenne relativement desséchée lors de la période d'étude.

COMPOSITION DU PEUPLEMENT DE LÉZARDS

Le peuplement étudié comprend sept espèces non congénériques de lézards communs dans la région et appartenant à quatre familles distinctes : *Agama impalearis* Boettger, 1874 (Agamidae), *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz, 1833) et *Mesalina simoni* (Boettger, 1881) (Lacertidae), *Eumeces algeriensis* Peters, 1864 et *Chalcides polylepis* Boulenger, 1890 (Scincidae), *Tarentola mauritanica* (Linné, 1758) et *Saurodactylus brosseti* (Bons & Pasteur, 1957) (Gekkonidae). Ces différentes espèces ont été auparavant inventoriées par Bons (1967) et leurs répartitions ont été par la suite étudiées par Slimani (1989) au niveau de la plaine du Haouz et des Jbilets (Maroc occidental).

MÉTHODE D'ÉTUDE

L'utilisation de l'habitat par chacune des espèces a été évaluée en notant le lieu du premier contact visuel avec chaque spécimen rencontré. Du fait que le site d'étude est dominé par des terrains nus ou sans végétation arbustive (environ 80 % de sol nu), les divers microhabitats disponibles ont été caractérisés par la nature du substrat et répartis en cinq types distincts : 1) rocheux (affleurements rocheux), 2) pierreux (petites pierres denses), 3) caillouteux-terreux, 4) terreux et 5) sableux. Outre sa faible densité relative, le couvert végétal n'a pas été pris en considération en raison de sa répartition relativement homogène sur la majeure partie du site de travail essentiellement constitué de terrains plats et parsemés d'affleurements rocheux. Des formations mixtes de rétam et jujubier, plus ou moins denses, situées au niveau de quelques ravins à fond terreux, se trouvent principalement sur les marges du site d'étude et ne sont pas concernées par le présent travail.

L'étude du régime alimentaire a été réalisée au travers d'un examen des contenus stomacaux de 205 individus (toutes espèces confondues) capturés à la

main ou au nœud coulant le long de la période d'étude, en milieu de journée, après qu'ils aient eu le temps de se nourrir. La longueur museau-cloaque (LMC) et la longueur du pileus (LP) de chaque spécimen ont été mesurées à 0,1 mm près. Le tri sous loupe binoculaire munie d'un oculaire à micromètre a permis de répartir les proies en catégories taxinomiques (jusqu'à l'ordre ou la famille selon les cas) et en classes de taille. Les déterminations ont été souvent confirmées à l'aide des collections de référence relatives aux arthropodes de la zone d'étude. Les longueurs de toutes les proies plus ou moins intactes ont été mesurées à 0,1 mm près. Les données obtenues à l'issue de ces examens, ont été exprimées selon deux paramètres complémentaires : i) la contribution numérique relative (%N) qui représente le pourcentage du nombre total d'un type de proie donné par rapport à l'effectif total des proies consommées ; ii) la fréquence d'occurrence (%F), définie comme étant la proportion d'individus ayant consommé un type de proie donné par rapport à l'ensemble des individus examinés.

L'amplitude des niches spatiale et trophique de chacune des espèces étudiées a été évaluée à l'aide de l'indice de diversité de Shannon (H') (Margalef, 1957). Les indices de recouvrement des niches ont été calculés selon la formule de Pianka (1973) qui prend des valeurs comprises entre 0 et 1 pour un recouvrement nul et un recouvrement total entre deux espèces données. Nous considérons qu'un recouvrement est négligeable lorsqu'il se place au-dessous de 0,3 et important lorsqu'il est supérieur à 0,7.

La disponibilité des proies dans le milieu a été évaluée par une série de piégeages utilisant des pots-pièges (Barber) et des pièges à glu. Les premiers, d'une contenance d'un demi-litre, sont enterrés dans le sol jusqu'à leurs bords. Ils contiennent chacun un récipient d'une capacité de 75 cm^3 rempli d'une solution de formol à 10 %. Les pièges à glu qui consistent en des boîtes de pétri en plastique contenant une couche épaisse de pâte adhésive « Sticky insert », ont été également enterrés jusqu'au ras du sol. Trois séries de 30 pièges chacune ont été installées dans différentes zones du site d'étude de façon à couvrir les divers biotopes fréquentés par les lézards. Chaque série de pièges a été disposée en trois lignes parallèles de 10 pièges chacune (cinq pot-pièges et cinq pièges à glu disposés alternativement). La distance entre deux pièges successifs ainsi qu'entre deux lignes voisines est de 10 m. Tous les pièges ont été couverts par une plaque de schiste surélevée approximativement à 2 cm de la surface du sol. Les contenus des pièges ont été régulièrement collectés tous les 10 jours et la solution formolée chaque fois renouvelée. Un total de 2 527 invertébrés ont été capturés. Chacune de ces proies a été déterminée et sa longueur mesurée à 0,1 mm près. Afin d'évaluer le choix des lézards par rapport aux types de proies disponibles dans le milieu, nous avons utilisé l'indice de sélectivité d'Ivlev (1961).

Analyse des données

Les différences entre les valeurs moyennes ont été évaluées soit par le test-t de Student soit par analyse de variance à un seul critère de classification. Les proportions ont été comparées à l'aide du test G. Le degré de corrélation entre deux séries de variables a été estimé par le coefficient de corrélation de rang de Spearman « r_s » (Sokal & Rohlf, 1981). Préalablement aux traitements statistiques par analyse de variance, les longueurs des proies ont été transformées en logarithmes afin d'approcher une distribution normale. Le seuil de signification

considéré pour les tests utilisés est de 0,05. Le groupement des indices de recouvrement des niches des différentes espèces étudiées a été effectué selon la méthode de groupement à liens complets (Legendre & Legendre, 1979).

RÉSULTATS

UTILISATION DU SUBSTRAT

L'utilisation du substrat varie significativement entre les espèces étudiées (test G, $G = 222{,}27$; 30 dl ; $P < 0{,}01$) (Fig. 1). *A. impalearis* et *T. mauritanica* présentent une préférence pour les substrats rocheux et caillouteux-terreux. *E. algeriensis* affectionne essentiellement les biotopes rocheux mais fréquente également les zones sableuses et caillouteuses-terreuses. *A. erythrurus* et *C. polylepis* investissent plutôt les substrats meubles terreux et sableux localisés essentiellement au niveau des lits d'oued et des ravins. Néanmoins, ces deux espèces peuvent être aussi observées dans des zones respectivement caillouteuses ou rocheuses. Quant à *S. mauritanicus,* il se cantonne essentiellement au niveau des zones caillouteuses-terreuses et caillouteuses. Enfin, *M. simoni* fréquente plus ou moins les divers types de substrats disponibles.

L'indice de diversité de Shannon (Fig. 1), montre qu'*A. impalearis, E. algeriensis, A. erythrurus, C. polylepis* et *T. mauritanica* présentent les valeurs les plus basses du point de vue de l'utilisation du substrat. La valeur la plus forte est obtenue par *M. simoni* qui exploite la plus large variété de substrats. Le groupement hiérarchique des fréquences d'utilisation des divers substrats par les espèces (Fig. 2), fait ressortir trois regroupements à de hauts niveaux de simili-

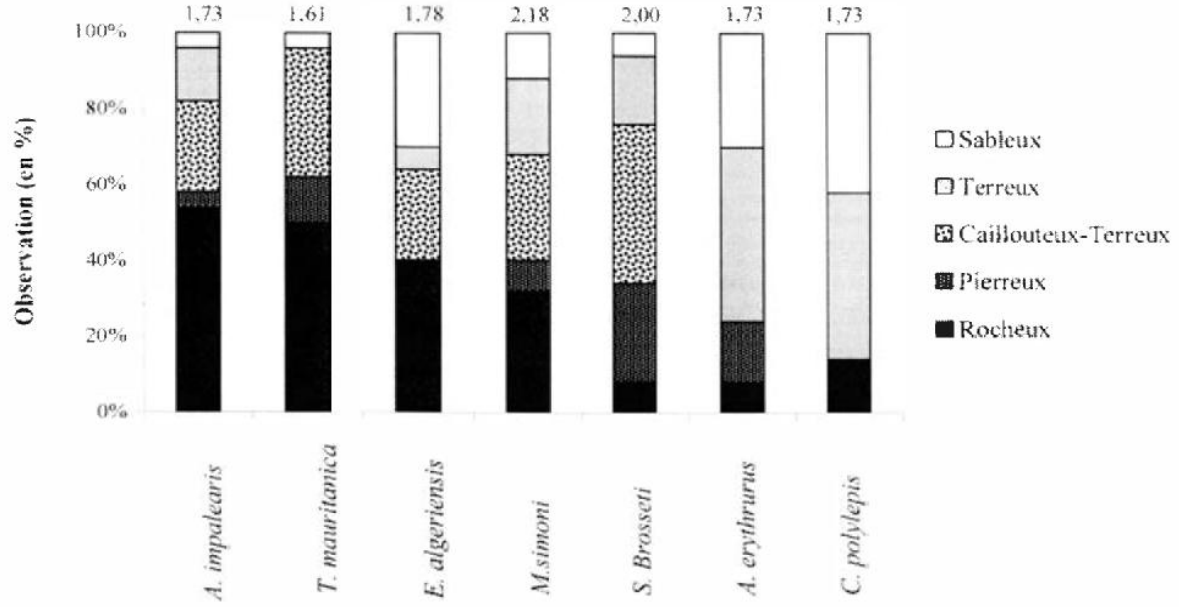

Figure 1. — Fréquence d'observation des sept espèces de lézards étudiées dans les différents types de substrat. Les valeurs indiquées en haut des barres de l'histogramme représentent l'indice de diversité de Shannon pour chaque espèce.

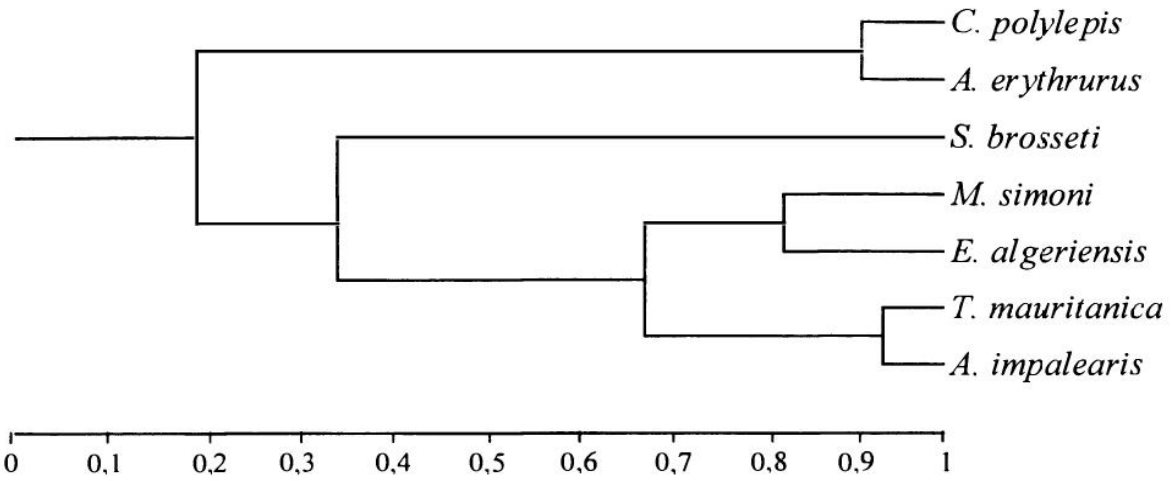

Figure 2. — Niveau de similitude entre les sept espèces de lézards étudiées dans leur utilisation des divers substrats.

tude : i) entre *A. impalearis* et *T. mauritanica,* ii) entre *E. algeriensis* et *M. simoni* et iii) entre *A. erythrurus* et *C. polylepis.* Pour le cas de *S. brosseti* qui affectionne particulièrement les microhabitats sous les pierres et les rochers, le recouvrement de niche spatiale est faible avec les deux premiers groupements et presque nul avec les autres espèces.

Composition taxinomique du régime alimentaire

L'importance numérique relative des diverses proies ingérées par les sept espèces de lézards ainsi que leurs fréquences d'occurrence sont consignées dans le tableau I. Tant en contribution numérique relative qu'en fréquence d'occurrence, les spectres alimentaires des différentes espèces sont globalement dominés par quelques catégories de proies. Toutefois, certaines similitudes et divergences interspécifiques peuvent être dégagées. Ainsi, les Formicidés représentent les proies préférentielles chez *A. impalearis* et à moindre degré chez *A. erythrurus* pour lequel les Isoptères représentent les proies de seconde importance. Ces derniers se trouvent très représentés dans les contenus stomacaux de *T. mauritanica* suivis des Aranéides. *C. polylepis* consomme préférentiellement les Isoptères et des Coléoptères, plus particulièrement des Ténébrionidés, ainsi que des larves d'insectes. Dans le cas de *S. brosseti* et *M. simoni,* ce sont plutôt les Aranéides qui sont les proies les plus consommées alors que les larves d'insectes et les Isoptères viennent en deuxième rang. Le spectre alimentaire d'*E. algeriensis* est composé essentiellement de Formicidés, de larves d'insectes et de Coléoptères Ténébrionidés.

Pour toutes les espèces, on constate des corrélations positives significatives entre les contributions numériques relatives et les fréquences d'occurrence des proies ingérées (Tab. I ; $P < 0{,}05$ pour toutes les espèces) indiquant que les proies les plus fréquemment consommées ont été trouvées dans une grande proportion

TABLEAU I

Contribution numérique relative (%N) et fréquence d'occurrence (%F) des divers types de proies présentes dans les contenus stomacaux des sept espèces de lézards étudiées.

	A. impalearis		*A. erythrurus*		*M. simoni*		*T. mauritanica*		*S. brosseti*		*E. algeriensis*		*C. polylepis*	
Type de proies	% N	% F	% N	% F	% N	% F	% N	% F	% N	% F	% N	% F	% N	% F
Isoptera	0,0	0,0	23,2	23,8	17,8	30,8	28,9	16,2	8,2	11,8	4,7	9,1	21,6	7,7
Formicidae	88,1	77,4	31,2	57,1	6,7	19,2	8,3	10,8	2,4	5,9	29,1	4,5	5,4	7,7
Autres Hymenoptera	0,0	0,0	0,8	4,8	0,0	0,0	3,3	5,4	2,4	5,9	0,0	0,0	0,0	0,0
Tenebrionidae	7,6	58,1	4,2	16,7	0,0	0,0	0,8	2,7	0,0	0,0	15,1	40,9	13,5	23,1
Autres Coleoptera	3,3	51,6	8,4	30,9	5,5	15,3	4,1	10,8	0,0	0,0	3,5	9,1	13,5	38,5
Lepidoptera	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,9	13,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Orthoptera	0,1	3,2	0,8	4,8	2,2	3,8	0,8	2,7	0,0	0,0	4,7	40,9	8,1	23,1
Heteroptera	0,5	3,2	8,4	30,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,3	9,1	8,1	15,4
Diptera	0,0	0,0	3,4	7,1	1,1	3,8	5,8	8,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Larves d'insectes	0,3	9,7	11,8	23,8	10,0	26,9	9,9	27,0	10,6	11,8	20,9	22,7	10,8	23,1
Tysanoura	0,0	0,0	0,0	0,0	5,6	19,2	0,8	2,7	5,9	8,8	1,2	4,5	0,0	0,0
Scorpiones	0,1	3,2	0,0	0,0	1,1	3,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,7	7,7
Solifugae	0,1	3,2	0,8	4,8	0,0	0,0	1,6	5,4	4,7	8,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Araneae	0,0	0,0	1,6	9,5	23,3	53,8	15,7	43,2	30,6	61,8	0,0	0,0	8,1	23,1
Acari	0,0	0,0	0,8	4,8	10,0	7,7	1,6	5,4	4,7	11,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Myriapoda	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	3,8	0,0	0,0	1,2	2,9	0,0	0,0	0,0	0,0
Isopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	4,5	2,7	7,7
Mollusca	0,0	0,0	0,4	2,4	2,2	7,7	0,0	0,0	1,2	2,9	2,3	9,1	0,0	0,0
Cailloux	0,0	0,0	3,8	7,1	13,3	26,9	12,4	24,3	25,9	26,5	15,1	22,7	5,1	15,4
Indéterminés	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,8	2,7	2,4	5,9	0,0	0,0	0,0	0,0
Nombre de proies	1 071		237		90		121		85		86		34	
Nombre de lézards	31		42		26		37		34		22		13	
Diversité (H')	0,699		2,865		3,165		3,155		2,863		2,801		3,213	
r_s	0,995		0,992		0,982		0,986		0,995		0,935		0,935	

d'estomacs examinés. Par conséquent, une contribution numérique relative élevée d'une proie donnée n'est pas due à une présence sporadique dans quelques estomacs.

L'amplitude des niches trophiques calculée selon l'indice de diversité de Shannon à partir de l'appartenance taxinomique des proies (Tab. I), montre que *T. mauritanica, M. simoni* et *C. polylepis* présentent les spectres alimentaires les plus diversifiés (> 3). *A. erythrurus, E. algeriensis* et *S. brosseti* présentent les diversités taxinomiques intermédiaires (> 2,8) tandis qu'*A. impalearis* présente le spectre alimentaire le moins diversifié (< 1). Le groupement hiérarchique des spectres alimentaires met en relief deux ensembles bien individualisés (Fig. 3) : l'un entre *M. simoni, T. mauritanica* et *S. brosseti* et l'autre entre *E. algeriensis, A. impalearis* et *A. erythrurus. C. polylepis* présente, quant à lui, de faibles recouvrements avec ces deux groupements.

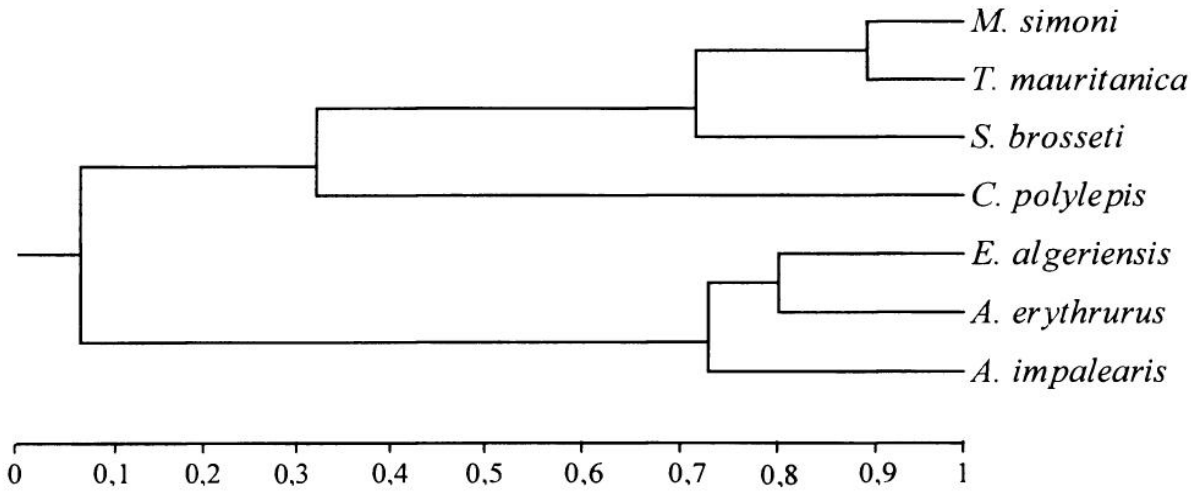

Figure 3. — Niveau de similitude entre les sept espèces de lézards étudiées dans la composition taxinomique de leurs spectres alimentaires.

TAILLE DES PROIES

Il existe des différences significatives entre les tailles moyennes des proies ingérées par les diverses espèces étudiées (ANOVA, $F_{(6,\ 1345)} = 29{,}3$; $P < 0{,}05$) (Tab. II). Les tailles moyennes maximale et minimale des proies intégrées sont observées respectivement chez *E. algeriensis* et *S. brosseti.* Des corrélations positives et significatives existent entre la taille des proies et la taille des lézards ($r_s = 1$; $r_s = 0{,}85$; respectivement pour les variables LMC et LM avec $P < 0{,}05$ pour les deux cas). Ceci indique que la taille moyenne des proies est étroitement liée à celle des lézards qui s'en nourrissent. Le groupement hiérarchique des données (Fig. 4) révèle, en dehors d'*A. erythrurus* qui présente un faible recouvrement avec les autres espèces, l'existence de trois groupes à hauts niveaux de similitude ; le groupe *E. algeriensis* et *C. polypepis,* le groupe *M. simoni* et *T. mauritanica* et le groupe *A. impalearis* et *S. brosseti.*

TABLEAU II

Tailles des proies consommées et caractéristiques morphométriques des sept espèces de lézards étudiées.

Espèce	LMC[a]	LP[a]	N	Taille des proies[b]	n
A. impalearis	101,4 ± 24,2	19,5 ± 4,7	31	5,75 (0,48 - 2,08) 1,2 - 25,8	253
A. erythrurus	69,3 ± 5,9	9,9 ± 0,8	37	8,00 (1,82 - 5,31) 2,0 - 29,7	138
T. mauritanica	46,6 ± 9,9	9,3 ± 1,9	35	5,00 (1,54 - 10,38) 0,3 - 33,0	92
S. brosseti	27,9 ± 4,8	4,7 ± 0,7	33	2,86 (1,48 - 12,94) 0,5 - 30,0	80
E. algeriensis	121,8 ± 27,6	19,0 ± 4,7	23	12,81 (1,48 - 12,94) 1,0 - 41,0	60
M. simoni	46,1 ± 4,9	6,2 ± 0,8	26	4,39 (1,52 - 10,59) 1,0 - 30,0	86
C. polylepis	108,0 ± 27,7	11,4 ± 3,4	12	10,7 (1,67 - 7,03) 2,5 - 34,0	37

Note : LMC, longueur museau-cloaque ; LP, longueur du pileus ; N, nombre de lézards mesurés ; n, nombre de proies mesurées.

[a] Les valeurs moyennes sont affectées de leur écart-type.

[b] Les valeurs moyennes sont suivies des limites de confiance à 95 % entre parenthèses, la gamme des valeurs extrêmes est précisée en dessous.

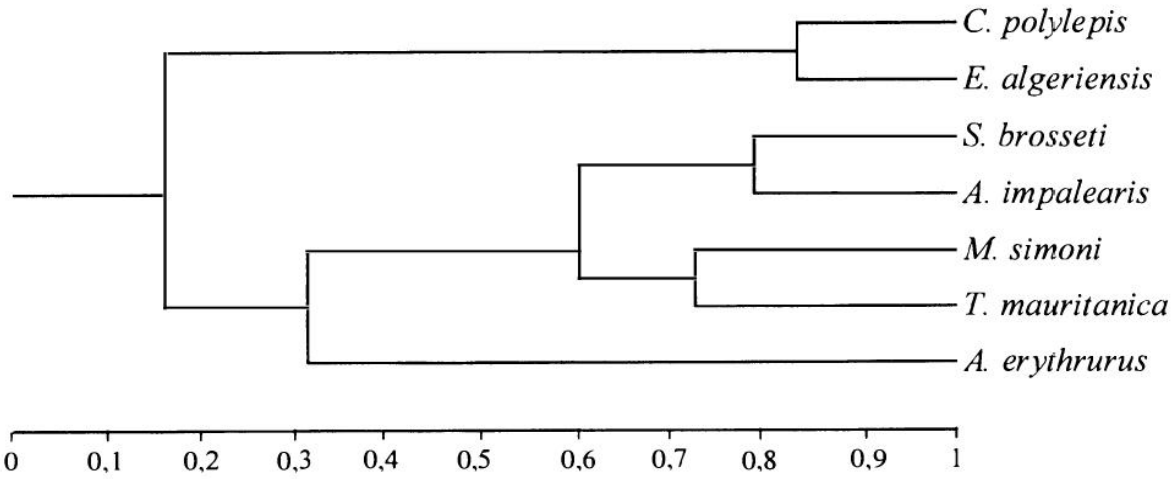

Figure 4. — Niveau de similitude entre les sept espèces de lézards étudiées dans leurs spectres de taille des proies ingérées.

DISPONIBILITÉ ET SÉLECTION DES PROIES

Les Formicidés, les Thysanoures, les Aranéides, les Isopodes et les Tenébrionidés sont par ordre décroissant les arthropodes les plus abondants dans les pièges. Ces 5 groupes totalisent plus de 70 % des effectifs des proies collectées (Tab. III). Il n'existe aucune corrélation entre les scores de sélection des proies ingérées et leurs abondances relatives sur le terrain (r_s = 0,033-0,279 ; n = 18 ; $P > 0,20$ pour

TABLEAU III

Abondance relative des diverses types de proies capturées dans les pièges et niveau de sélection par les sept espèces de lézards.

Type de proies	%N dans les pièges	*A. impalearis*	*A. erythrurus*	*M. simoni*	*T. mauritanica*	*S. brosseti*	*E. algeriensis*	*C. polylepis*
Isoptera	6,3	– 1,00	0,57	0,48	0,64	0,13	– 0,15	0,55
Formicidae	24,5	0,57	0,12	– 0,57	– 0,49	– 0,82	0,09	– 0,64
Autres Hymenoptera	0,7	– 1,00	0,07	– 1,00	0,65	0,55	– 1,00	– 1,00
Tenebrionidae	10,6	– 0,16	– 0,43	– 1,00	– 0,86	– 1,00	0,18	0,12
Autres Coleoptera	5,6	– 0,26	0,20	– 0,01	– 0,15	– 1,00	– 0,23	0,41
Lepidoptera	0,1	– 1,00	– 1,00	– 1,00	0,96	– 1,00	– 1,00	– 1,00
Orthoptera	1,9	– 0,90	– 0,41	0,07	– 0,41	– 1,00	0,42	0,62
Heteroptera	0,0	0,89	0,99	– 1,00	– 1,00	– 1,00	0,97	0,99
Diptera	2,4	– 1,00	0,17	– 0,37	0,42	– 1,00	– 1,00	– 1,00
Larves d'insectes	6,0	– 0,90	0,33	0,25	0,25	0,28	0,55	0,29
Tysanoura	13,5	– 1,00	– 1,00	– 0,41	– 0,89	– 0,39	– 0,84	– 1,00
Scorpiones	1,9	– 0,90	– 1,00	– 0,27	– 1,00	– 1,00	– 1,00	0,17
Solifugae	2,2	– 0,91	– 0,47	– 1,00	– 0,16	0,36	– 1,00	– 1,00
Araneae	11,9	– 1,00	– 0,76	– 0,32	0,14	0,44	– 1,00	– 0,19
Acari	0,7	– 1,00	0,07	0,87	0,39	0,74	– 1,00	– 1,00
Myriapoda	0,3	– 1,00	– 1,00	0,57	– 1,00	0,60	– 1,00	– 1,00
Isopoda	11,2	– 1,00	– 1,00	– 1,00	– 1,00	– 1,00	– 0,81	– 0,61
Mollusca	0,2	– 1,00	0,33	0,83	– 1,00	0,71	0,84	0,83

tous les cas). Ceci montre que toutes les espèces de lézards étudiées ne sélectionnent pas les taxons-proies selon leurs abondances relatives dans le milieu. En effet, les scores de sélectivité des Hétéroptères sont très élevées chez les deux scincidés ainsi que chez *A. erythrurus* et *A. impalearis* bien que ces proies soient faiblement représentées dans le milieu. Par contre, les scores de sélectivité des Formicidés et des Aranéides, proies particulièrement abondantes sur le terrain, sont très faibles voire négatifs chez la plupart des espèces de lézards. En ce qui concerne les Thysanoures et les Isopodes, également très fréquents sur le terrain, les scores de sélectivité sont négatifs chez toutes les espèces de lézards sans exception.

L'analyse de la structure par classes de longueur des proies disponibles montre que ces dernières penchent plutôt vers les classes de petites tailles (79 % des proies ont une taille < 10 mm) (Tab. IV). En effet, l'abondance des types de proies décroît exponentiellement en fonction de leur taille ($r_s = 0{,}573$; $P < 0{,}02$). Chez *E. algeriensis*, la sélectivité croît avec la taille des proies disponibles ($r_s = 0{,}75$; $P < 0{,}001$) mais diminue en fonction de leur abondance relative dans les pièges ($r_s = -0{,}551$; $P < 0{,}02$). Cette espèce sélectionne donc les proies de grande taille en dépit de leur rareté relative dans le milieu. En revanche, *S. brosseti* choisit plutôt les proies de petite taille ($r_s = -0{,}552$; $P < 0{,}02$) indépendamment de leur abondance relative sur le terrain ($r_s = 0{,}082$; $P > 0{,}70$). Quant à *A. impalearis*, il a tendance à consommer les proies selon leur abondance relative dans le milieu ($r_s = 0{,}530$; $P > 0{,}02$) indépendamment de leur taille ($r_s = -0{,}420$; $P > 0{,}07$). Ceci explique la dominance des Formicidés, proies les plus abondantes dans le milieu, dans le spectre alimentaire de cette espèce. Pour les autres espèces, le choix alimentaire ne dépend ni de la taille ni de l'abondance relative des proies dans le milieu (Classes de taille : $r_s = -0{,}193$-$0{,}423$; $P > 0{,}07$ pour tous les cas ; abondance relative : $r_s = -0{,}044$-$0{,}122$; $P > 0{,}30$ pour tous les cas). Chez toutes les espèces étudiées, à l'exception d'*A. erythrurus*, il n'existe aucune corrélation significative entre les sélectivités pour les divers taxons et la taille moyenne des individus de ces mêmes taxons disponibles d'après les piégeages ($r_s = -0{,}372$-$0{,}021$; $P > 0{,}10$ pour tous les cas). Ainsi, chez toutes ces espèces, les préférences vis-à-vis de certains taxons seraient indépendantes des tailles moyennes de ces derniers. Chez *A. erythrurus*, il existe une corrélation de rang négative et significative entre les scores de sélectivité et la taille moyenne des taxons disponibles ($r_s = -0{,}523$, $P > 0{,}05$) indiquant que cette espèce préfère plutôt les taxons de petite taille. Afin de mettre en évidence l'importance de la taille des proies commmunes au sein des taxons les plus consommés par chaque espèce de lézards, nous avons comparé les tailles moyennes des taxons dans les estomacs à celle des mêmes taxons collectés dans les pièges. Dans le cas d'*E. algeriensis*, les tailles moyennes des principales proies sélectionnées (*i.e.*, Formicidés ($8{,}0 \pm 3{,}1$), Ténébrionidés ($20{,}5 \pm 9{,}2$) et larves d'insectes ($20{,}4 \pm 5{,}9$)) sont significativement plus grandes par rapport à celles des mêmes proies disponibles (respectivement $4{,}3 \pm 2{,}2$; $10{,}3 \pm 3{,}6$ et $13{,}8 \pm 10{,}9$) (test-*t*, $P < 0{,}05$ pour tous les cas). Cette analyse montre aussi qu'*E. algeriensis* sélectionne les plus grands individus parmi les Formicidés, les larves d'insectes et les Ténébrionidés disponibles dans le milieu. De même, *A. impalearis* a tendance à choisir les individus de plus grande taille parmi les Formicidés ($6{,}9 \pm 2{,}9$) et les Ténébrionidés ($12{,}9 \pm 5{,}8$), proies préférentielles chez cette espèce (test-*t*, $P < 0{,}002$ pour tous les cas). Dans le cas d'*A. erythrurus*, seule la taille moyenne des Formicidés ingérés ($7{,}4 \pm 1{,}4$) est significativement supérieure à celle de ces proies dans le milieu (test-*t*, $t = 7{,}12$;

TABLEAU IV

Abondance relative des différentes classes de taille des proies (en mm) capturées dans les pièges et niveau de sélection par les sept espèces de lézards étudiées.

Classe de taille	% N dans les pièges	*A. impalearis*		*A. erythrurus*		*M. simoni*		*T. mauritanica*		*S. brosseti*		*E. algeriensis*		*C. polylepis*	
		% rel	Elect.	% rel	Elect.	% rel	Elect.	% rel	Elect.	% rel	Elect.	% rel	Elect.	% rel	Elect.
0-0,1	0,5	0,0	– 1,00	0,0	– 1,00	0,0	– 1,00	1,0	0,33	5,1	0,82	0,0	– 1,00	0,0	– 1,00
0,1-2	3,2	31,8	0,82	0,0	– 1,00	13,4	0,61	6,9	0,37	27,8	0,79	2,2	– 0,19	0,0	– 1,00
0,2-3	16	11,9	– 0,15	2,1	– 0,77	11,0	– 0,19	6,9	– 0,40	15,2	– 0,03	2,2	– 0,76	2,7	– 0,71
0,3-4	7,5	2,7	– 0,47	2,6	– 0,49	14,6	0,32	8,8	0,08	10,1	0,15	2,2	– 0,55	2,7	– 0,47
0,4-5	10	2,7	– 0,57	1,6	– 0,72	9,8	– 0,01	9,8	– 0,01	12,7	0,12	0,0	– 1,00	2,7	– 0,57
0,5-6	8,3	8,8	0,03	5,7	– 0,19	17,1	0,35	6,9	– 0,09	1,3	– 0,73	5,4	– 0,21	2,7	0,51
0,6-7	10,7	17,1	0,23	18,1	0,26	1,2	– 0,80	6,9	– 0,22	1,3	– 0,78	1,1	– 0,81	2,7	– 0,60
0,7-8	7,5	7,3	– 0,01	20,2	0,46	2,4	– 0,52	13,7	0,29	7,6	0,01	1,1	– 0,74	10,8	0,18
0,8-9	8,1	5,3	– 0,21	8,8	0,04	4,9	– 0,25	3,9	– 0,35	1,3	– 0,72	31,2	0,59	32,4	0,60
0,9-10	7,3	3,8	– 0,32	1,6	– 0,64	7,3	0,00	11,8	0,24	3,8	– 0,32	0,0	– 1,00	2,7	– 0,46
0,10-11	4,8	5,2	0,04	18,1	0,58	3,7	– 0,13	9,8	0,34	8,9	0,30	4,3	– 0,05	5,4	0,06
0,11-12	5,5	0,4	– 0,86	0,0	– 1,00	1,2	– 0,64	2,9	– 0,31	1,3	– 0,62	11,8	0,36	0,0	– 1,00
0,12-15	5,1	1,6	– 0,52	6,7	0,14	3,7	– 0,16	3,9	– 0,13	1,3	– 0,59	1,1	– 0,65	2,7	– 0,31
0,15-18	1,8	0,7	– 0,44	5,2	0,49	6,1	0,54	3,9	0,37	0,0	– 1,00	5,4	0,50	2,7	0,20
0,18-21	0,9	0,6	– 0,20	7,8	0,79	1,2	0,14	0,0	– 1,00	1,3	0,18	6,5	0,76	10,8	0,85
0,21-24	0,5	0,1	– 0,67	0,5	0,00	0,0	– 1,00	1,0	0,33	0,0	– 1,00	1,1	0,38	0,0	– 1,00
0,24-27	0,6	0,2	– 0,50	0,0	– 1,00	1,2	0,33	1,0	0,25	0,0	– 1,00	2,2	0,57	8,1	0,86
0,27-30	0,2	0,0	– 1,00	1,0	0,67	0,0	– 1,00	0,0	– 1,00	0,0	– 1,00	9,7	0,96	0,0	– 1,00
> 30	1,3	0,0	– 1,00	0,0	– 1,00	1,2	– 0,04	1,0	– 0,13	1,3	0,00	12,9	0,82	10,8	0,79

$P < 0{,}001$). En revanche, chez toutes les autres espèces de lézards, il n'existe aucune évidence de sélection de taille au sein des taxons consommés (test-*t*, $P < 0{,}05$ pour tous les cas). Toutefois, dans le cas des Aranéides dont l'abondance relative dans les estomacs atteint 30 % chez *S. brosseti* ayant une préférence vis-à-vis des proies de petite taille, l'absence de différence significative entre les tailles moyennes des proies dans les estomacs de cette espèce et de celles dans les pièges, est due au fait que les Aranéides de petite taille (≤ 5 mm) constituent 70 % de toutes les espèces d'Aranéides présentes dans le milieu.

DISCUSSION

La richesse spécifique du peuplement des lézards étudiés dans les Jbilets centrales (7 espèces) se situe dans la gamme des valeurs rapportées pour certaines zones arides ou désertiques, en l'occurrence celles d'Amérique du Nord et du semi-désert de Kalahari en Afrique du Sud (6-17 espèces) (Pianka, 1989). Toutefois, ces valeurs restent beaucoup plus faibles que celles relatives au grand désert de Victoria en Australie dont la richesse spécifique peut localement atteindre 47 espèces (Pianka, 1989). Comme le suggèrent Vitt & De Calvarho (1995), ces variations peuvent résulter de différences à la fois climatiques, latitudinales et biogéographiques. Dans ce sens, d'autres hypothèses ont été développées afin d'expliquer les différences observées dans la richesse spécifique des peuplements (Pianka, 1974 ; Brown, 1988 ; Owen, 1989 ; Curie, 1991). Outre cette faible diversité spécifique, on note que, par rapport à d'autres peuplements de lézards de zones arides et désertiques (e.g., Barbault & Maury, 1981 ; Arnold, 1984 ; James, 1991), celui des Jbilets centrales est composé d'espèces taxinomiquement distantes et il n'est pas deux espèces congénériques. En raison de la faible hétérogénéité structurale du milieu, la coexistence des sept espèces dans la zone d'étude est vraisemblablement rendue possible par un haut niveau de divergence morphologique et écologique. Ceci est apparemment renforcé par la subdivision du peuplement en deux guildes distinctes ; les lézards chassant à l'affût (*A. impalearis, T. mauritanica* et *S. brosseti*) et ceux pratiquant la chasse active (*E. algeriensis, C. polylepis, M. simoni* et *A. erythrurus*).

Sur le plan alimentaire, les Formicidés, les Isoptères et secondairement les Coléoptères et les Aranéides occupent une place importante dans les spectres trophiques des sept espèces étudiées. L'importance des Formicidés et/ou Isoptères pour plusieurs populations de lézards pourrait être interprétée par la grande abondance de ces insectes dans les écosystèmes arides et désertiques (Saleh *et al.*, 1988). De plus, il est bien connu que certains lézards se nourrissent essentiellement d'Isoptères dans ce type d'habitat (Morton & James, 1988 ; Pianka, 1989 ; Abensberg-Traun, 1994) mais, dans le cas des Agamidés et des Lacertidés, les Formicidés sont quelquefois plus consommés (Chapman & Chapman, 1964 ; Harris, 1964 ; Pianka, 1971a, b ; Robson & Lambert, 1980 ; Arnold, 1984 ; Pérez-Mellado, 1992 ; Al-Johany, 1995). La comparaison des types de proies consommées a révélé l'existence d'importants recouvrements interspécifiques entre d'une part *A. impalearis, E. algeriensis* et *A. erythrurus* et d'autre part, *S. brossetti, M. simoni* et *T. mauritanica* qui présentent par ailleurs une certaine affinité avec *C. polylepis.*

Outre les différences dans la composition taxinomique des spectres alimentaires respectifs, la taille moyenne des proies consommées s'accroît avec la taille

corporelle des lézards et plus particulièrement avec la longueur de leur tête. Ceci est en accord avec les constatations faites dans d'autres peuplements de lézards (Pianka, 1977 ; Arnold, 1984 ; Pérèz-Mellado, 1992 ; Bergallo & Rocha, 1994). La taille de la tête pourrait donc constituer une contrainte morphologique déterminante chez les lézards de petite taille tel que *S. brosseti* qui capture des proies de petite taille comme les araignées et les fourmis. Néanmoins, les autres lézards de taille plus grande n'excluent pas les petites proies comme c'est le cas d'*A. impalearis* qui se nourrit essentiellement de fourmis. Les données obtenues montrent donc que la taille, plus que le type taxinomique, constitue un facteur important dans la ségrégation des niches trophiques au sein du peuplement étudié.

En dehors des contraintes morphologiques, des sélections alimentaires pourraient également intervenir. Ces choix pourraient être éventuellement déterminés, selon les espèces, par des facteurs inhérents aux proies capturées tels que leur valeur nutritive, leur contenu énergétique et leur comportement. Par ailleurs, le rythme d'activité et la stratégie de chasse des lézards ainsi que leurs capacités sensorielles sont impliqués dans la détection et le choix des proies consommées (voir Pianka, 1977 pour revue). Divers modèles théoriques d'optimisation énergétique du choix alimentaire supposent qu'un prédateur en quête de nourriture tend à maximiser la profitabilité énergétique des proies ingérées (Schoener, 1971 ; Stephens & Krebs, 1986). Cette dernière est définie comme étant la différence entre l'apport énergétique de la proie et l'énergie dépensée par le prédateur pour la capturer et l'ingérer, rapportée au temps nécessaire à la réalisation de la capture (Shoener, 1971 ; Davies, 1977). Pough et Andrews (1985) ont montré que pour un lézard, le coût énergétique de la poursuite, la capture et l'ingestion d'une proie est relativement négligeable par rapport à la valeur énergétique de cette dernière. Selon Shoener (1971) et Stamps *et al.* (1981), la taille des arthropodes est un indice utile dans l'estimation globale de leur contenu énergétique et constitue ainsi un estimateur fiable du gain énergétique. Par conséquent, l'apport énergétique net serait plus élevé pour les proies de grande taille. Cependant, l'abondance des arthropodes décroît avec leur taille (Schoener & Janzen, 1968), et le temps nécessaire aux lézards pour capturer et avaler une proie augmente de façon plus rapide que la taille de cette dernière (Pough & Andrews, 1985). Il en résulte ainsi une diminution de la profitabilité avec l'accroissement de la taille des proies capturées (Pough & Andrews, 1985 ; Diaz, 1995). Autrement dit, si le lézard tend à maximiser son taux net d'énergie ingérée, on pourrait prédire qu'il sélectionnerait les proies de plus petite taille qui sont d'ailleurs les plus abondantes. Ces prédictions ne semblent s'accorder qu'avec les résultats relatifs au régime alimentaire d'*A. impalearis* qui a tendance à consommer surtout les Formicidés, proies effectivement très abondantes et de petite taille. De plus, ces insectes présentent d'habitude une distribution spatiale contagieuse qui peut réduire remarquablement le coût énergétique de leur poursuite par le prédateur. Ceci pourrait rendre plus facile leur capture par *A. impalearis* qui pratique la chasse à l'affût et qui, comme d'autres Agamidés (Cooper, 1989), ne capture presqu'exclusivement que les proies en mouvement dans son champ visuel (obs. pers.).

En terme de leur écologie trophique, les Geckonidés sont généralement considérés comme des prédateurs chassant à l'affût (Huey & Pianka, 1981 ; Perry & Werner, 1981 ; Ananjeva & Tsellarius, 1985). Il apparaît que ces lézards à mœurs nocturnes présentent une température d'activité généralement plus faible par rapport à l'optimum de leurs performances locomotrices (Huey & Bennett, 1987 ; Huey *et al.*, 1989) favorisant ainsi une stratégie selon laquelle les proies

sont prises en embuscade. L'importance des araignées dans les contenus stomacaux de *T. mauritanica* et de *S. brosseti* reflète le mode de vie nocturne de ces dernières. Le spectre alimentaire de *T. mauritanica,* espèce très opportuniste (Gil *et al.*, 1994), comporte aussi d'autres types de proies dont la capture s'est révélée indépendante de leur abondance relative. Dans le cas de *S. brosseti,* également opportuniste et dont la petite taille et le petit museau pourraient rendre coûteuse la capture et l'ingestion de grosses proies, ce lézard se contente plutôt de proies de petite taille qu'il sélectionne indépendamment de leur abondance dans le milieu.

E. algeriensis se nourrit essentiellement de proies de grande taille parmi les larves d'insectes, les Coléoptères et les Formicidés. A l'instar de la plupart des Scincidés (Pianka, 1986), cette espèce passe le plus clair de son temps d'activité à la recherche de proies dans les environs de son terrier et seulement une petite part de son temps est passée dans les espaces ouverts entre les touffes de jujubier (obs. pers.). L'ingestion de plusieurs petites proies augmenterait ainsi le temps nécessaire à leur capture et leur manipulation comparée au prélèvement d'un petit nombre de proies de taille plus grande (Andrews *et al.*, 1987). Par ailleurs, le coût énergétique tend à augmenter plus rapidement avec la taille des proies pour les *Chalcides* que pour les *Eumeces* (Andrews *et al.*, 1987). Ainsi, les caractéristiques morphologiques de la tête chez les *Chalcides* limiteraient la taille des proies capturées et augmenteraient le temps nécessaire à l'ingestion de proies de grande taille, limitant ainsi l'énergie ingérée par unité de temps. Ceci pourrait être compensé par les faibles besoins énergétiques de maintenance chez ces lézards (Andrews *et al.*, 1987). En effet, les *Chalcides* et d'autres reptiles fouisseurs ont un métabolisme de repos plus faible que celui des reptiles non fouisseurs (Andrews *et al.*, 1987). Ainsi, comme le suggèrent ces auteurs, les *Chalcides* peuvent subvenir à leurs besoins énergétiques par la capture d'un même nombre de proies de petite taille comme le feraient les *Eumeces* avec des proies de plus grande taille.

L'opportunisme alimentaire observé chez *A. erythrurus* et *M. simoni* a été également rapporté chez divers autres Lacertidés (*e.g.*, Nouira, 1983 ; Heulin, 1986 ; Busack & Visnaw, 1989 ; Hernandez *et al.*, 1991). En plus de certains critères de sélectivité des proies (*e.g.*, taille, dureté de l'exosquelette et forme du corps) étudiés par Pollo & Pérèz-Mellado (1988), Diaz & Carrascal (1993) et Diaz (1995), les Lacertidés sont caractérisés par un métabolisme de repos plus faible comparativement à d'autres lézards non fouisseurs (Pough, 1973 ; Pough & Busack, 1978) et peuvent donc, comme le suggèrent Busack et Jaksic (1982), être préadaptés à survivre en se nourrissant de proies de faible contenu énergétique. L'incidence relative élevée des Formicidés et des Isoptères chez ces lézards pourrait être expliquée d'une part, par l'abondance relative de ces proies dans le milieu et d'autre part, par leur profitabilité énergétique élevée. Contrairement à *A. impalearis* qui se nourrit principalement en zone découverte et comme d'autres espèces du genre *Acanthodactylus* étudiées par Pérèz-Mellado (1992) dans la région de Tafilalet (Sud-Est Marocain), *A. erythrurus* semble lui aussi adopter un comportement de chasse conforme à la stratégie d'Arditi & Dacorogna (1988) qui consiste en des courses rapides suivies d'arrêts brusques à proximité des touffes végétales où les fourmilières et les termitières sont relativement plus abondantes (obs. pers.). Selon Pérèz-Mellado (1992), ce type de stratégie alimentaire serait très bénéfique sur le plan énergétique. A cet égard, Vernet *et al.* (1988) ont trouvé que, chez une espèce voisine, *Acanthodactylus pardalis,* en milieu semi-aride des îles Kerkennah (Tunisie), les dépenses énergétiques quotidiennes étaient cinq fois plus faibles que celles de son congénère sympatrique *M. olivieri* qui possède une

période d'activité journalière plus longue (7,5 h/j *vs* 4,5 h/j). En effet et comme *M. simoni, M. olivieri* pratique la chasse active spécifique aux lézards capturant des proies très dispersées et peu mobiles. Ceci permettrait, entre autres, à ces deux Lacertidés de diversifier leurs niches trophiques (Pianka, 1977 ; Pianka *et al.*, 1979) et expliquerait la diversité des habitats occupés et des proies ingérées par *M. simoni.* La compétition interspécifique entre ce dernier et *A. erythrurus* serait aussi limitée par des décalages de leurs cycles d'activité journalière respectifs hors du terrier. Ceci montre que la différence dans les stratégies de chasse influence beaucoup la durée d'activité de chaque espèce, jouant ainsi un rôle important dans la séparation de leurs niches trophiques (Andrews, 1979 ; Anderson & Karasov, 1988 ; Vernet *et al.*, 1988 ; Gasnier *et al.*, 1994).

Les différences dans l'utilisation des microhabitats disponibles se sont révélées plus importantes que celles au niveau des compositions taxinomiques des spectres alimentaires. Les espèces des deux groupements cités ci-dessus présentent en effet une répartition très différente entre les divers substrats disponibles se traduisant par des groupements spécifiques distincts. Une telle séparation dans l'utilisation des microhabitats a été très souvent évoquée comme facteur important dans la ségrégation écologique au sein des peuplements sauriens (Arnold, 1984 ; Pérèz-Mellado, 1992 ; Bergallo & Rocha, 1994 ; Vrcibradic & Rocha, 1996). Selon Williams (1972), l'écologie, le comportement et la morphologie sont des traits coévolutifs. Ceci a été appuyé par certaines études réalisées sur quelques espèces de lézards sympatriques chez lesquelles de fortes associations entre la morphologie et l'écologie ont été observées (Williams, 1983 ; Arnold, 1984 ; Losos, 1994 ; Vrcibraic & Rocha, 1996). Comme les sept espèces étudiées sont taxinomiquement distantes, il en résulte des caractéristiques morphologiques très distinctes adaptées à des habitats particuliers en relation avec des écologies et des modes de vie différents (voir Schleich *et al.*, 1996). Ainsi, *A. impalearis,* espèce essentiellement terrestre et rupestre, présente un corps relativement trapu et aplati dorsoventralement, avec des membres, plus particulièrement les postérieurs, relativement longs, en relation avec une activité ayant lieu essentiellement en milieu ouvert. En revanche, les deux Lacertidés étudiés ont un corps plutôt allongé avec des pattes courtes rendant plus efficace leur passage à travers les touffes de jujubier et la chasse aux proies dans des microhabitats restreints. De plus, *A. erythrurus,* à l'instar d'autres Lacertidés du même genre, présente des membres munis de doigts frangés d'écailles lui assurant une course efficace sur le sable. Les deux Scincidés, et plus particulièrement *C. polylepis,* sont des animaux fouisseurs possédant un corps cylindrique, des pattes très réduites et une écaillure homogène, lisse et fortement imbriquée leur permettant d'exploiter des microhabitats tout à fait différents de ceux des autres espèces. Enfin, les Geckonidés, et plus précisément *T. mauritanica,* par la présence de pelotes digitales garnies de lamelles adhésives, en plus d'un corps très aplati, sont plutôt bien adaptés à s'agripper aux surfaces verticales même les plus lisses des rochers et à passer à travers les fissures les plus étroites. En rapport avec ces constatations, nous pouvons ainsi déduire, comme il a été suggéré par Gonzalez-Romero *et al.* (1989) chez un peuplement de lézards du désert du Sonora (Mexique), que la réduction de la compétition réelle ou potentielle pourrait être une conséquence plutôt qu'une cause de la sélection des microhabitats par les différentes espèces étudiées.

L'ensemble des données obtenues au terme de cette étude semble indiquer que dans un environnement aride où les ressources trophiques sont relativement peu abondantes, peu diversifiées et aléatoires (Turner, 1974 ; Dunham, 1981 ;

Pianka, 1986), la coexistence des sept espèces étudiées résulterait essentiellement d'une utilisation différentielle du substrat et à un moindre degré des différences dans l'exploitation des tailles des proies disponibles, leur permettant ainsi d'utiliser les mêmes ressources locales. De plus, il est vraisemblable que la subdivision du peuplement en deux guildes distinctes avec des modes de chasse différents, contribue à la ségrégation des niches écologiques au sein de ce peuplement. Cette ségrégation est accentuée par la divergence taxinomique entre les espèces. Toutes ces considérations semblent donc en faveur d'une limitation de la compétition interspécifique sur le plan trophique dans les conditions actuelles du milieu. Enfin, le problème d'un éventuel nécessaire partage des ressources ne doit en aucun cas faire négliger les autres contraintes que peuvent connaître les populations de la communauté étudiée (imprévisibilité des ressources, pression de prédation, etc.). Aussi, des études supplémentaires sur les réponses de ce peuplement aux variations temporelles, par exemple des ressources trophiques, et notamment en périodes défavorables, seraient d'un grand intérêt pour mieux élucider les mécanismes de coexistence de ces différentes espèces.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement MM. Abdelwahed, El Houssine et Mehdi pour leur assistance sur le terrain. Nous sommes également très reconnaissants aux habitants du douar Salas pour le soutien et l'accueil chaleureux qu'ils nous ont réservés. Nous remercions aussi vivement les « referees » anonymes pour leurs critiques et suggestions constructives.

RÉFÉRENCES

ABENSPERG-TRAUN, M. (1994). — The influence of climate on patterns of termite eating in Australian mammals and lizards. *Austral. J. Ecol.*, 19 : 65-71.

AL-JOHANY, M.A. (1995). — The ecology of *Agama yemenesis* Klausewitz (Lacertilia, Agamidae) in the South-western Arabia. *J. Arid Envir.*, 29 : 495-503.

ANANJEVA, N.B. & TSELLARIUS, A.J. (1985). — On the factor determining lizards'diet. Pp. 445-448, *in :* Rocek, Z. (Eds). *Herpetology.* Proc. Eur. Herpetol. Mtg. S.E.H. Charles Univ. Prague.

ANDERSON, R.A. & KARASOV, W.H. (1988). — Energetics of the lizard *Cnemidophorus tigris* and life history consequences of food-aquisition mode. *Ecol. Monogr.*, 58 : 79-110.

ANDREWS, R.W. (1979). — The lizard *Corytophanes cristatus :* an extreme « sit-and-wait » predator. *Biotropica,* 11 : 136-139.

ANDREWS, R.M., POUGH, F.H., COLLAZO, A. & DE QUEIROZ, A. (1987). — The ecological cost of morphological specialization : feeding by a fossorial lizard. *Oecologia,* 73 : 139-145.

ARDITI, R. & DACOROGNA, B. (1988). — Optimal foraging on arbitrary food distribution and the definition of habitat patches. *Am. Nat.*, 131 : 837-846.

ARNOLD, E.N. (1984). — Ecology of lowland lizards in the eastern United Arab Emirates. *J. Zool., Lond.*, 204 : 329-354.

BARBAULT, R. (1981). — *Ecologie des populations et des peuplements : des théories aux faits.* Masson, Paris.

BARBAULT, R. & CELECIA, J. (1981). — The concept of guild : theoretical and methodological aspects. Pp. 19-34, *in :* Barbault, R. & Hallfer, G. (Eds). *Ecology of the Chihuahuan Desert. Ecological organization of some vertebrate community.* Pub. Instituto de Ecologia, 8, Mexico.

BARBAULT, R. & MAURY, M.E. (1981). — Ecological organization of a Chihuahua Desert lizard community. *Oecologia, Berl.*, 51 : 335-342.

BERGALLO, H.G. & ROCHA, C.F.D. (1994). — Spatial and trophic niche differentiation in two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Cnemidophorus ocellifer*) with different foraging tactics. *Austral. J. Ecol.*, 19 : 72-75.

BONS, J. (1967). — *Recherches sur la biogéographie et la biologie des amphibiens et des reptiles du Maroc.* Thèse Doctorat ès Sciences, Montpellier, France.
BROWN, J.H. (1988). — Species diversity. Pp. 57-89, *in :* Myers, A.A. & Giller, P.S. (Eds), *Analytical Biogeography.* Chapman & Hall, London.
BUSACK, S.D. & JAKSIC, F.M. (1982). — Autoecological observations of *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria : Lacertidae) in Southern Spain. *Amphibia-Reptilia,* 3 : 237-255.
BUSACK, S.D. & VISNAW, J.A. (1989). — Observation on the natural history of *Lacerta lepida* in Cadiz province, Spain. *Amphibia-Reptilia,* 10 : 201-213.
CHAPMAN, B.M. & CHAPMAN, R.F. (1964). — Observations on the biology of the lizard *Agama agama* in Ghana. *Proc. Zool. Soc. London,* 143 : 121-132.
COOPER, W.E. Jr. (1989). — Absence of prey odor discrimination by iguanid and agamid lizards in applicator tests. *Copeia,* 1989 : 472-478.
CURRIE, D.J. (1991). — Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *Amer. Natur.,* 137 : 27-49.
DAVIES, N.B. (1977). — Prey selection and social behaviour in wagtails (Aves : Motacillidae). *J. anim. Ecol.,* 46 : 35-57.
DIAZ, J.A. (1995). — Prey selection by lacertid lizards : a short review. *Herpetol. J.,* 5 : 245-251.
DIAZ, J.A. & CARRASCAL, L.M. (1993). — Variation in the effect of profitability on prey size selection by the lacertid lizard *Psammodromus algirus. Oecologia,* 94 : 23-29.
DUNHAM, A.E. (1980). — An experimental study of interspecific competition between the lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus. Ecol. Monogr.,* 50 : 309-330.
DUNHAM, A.E. (1981). — Population in a fluctuating environment : The comparative population ecology of the iguanid lizards *Sceloporus meriami* and *Urosaurus ornatus. Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Mich.,* 158 : 1-62.
EMBERGER, L. (1933). — Nouvelle contribution à l'étude de la classification des groupements végétaux. *Rev. Gén. Bot.,* 45 : 473-486.
GASNIER, T.R., MAGNUSSON, W.E. & LIMA, A.P. (1994). — Foraging activity and diet of four sympatric lizard species in a tropical rain forest. *J. Herpetol.,* 28 : 187-192.
GIL, M.J., GUERRERO, F. & PEREZ-MELLADO, V. (1994). — Seasonal variation in diet composition and prey selection in the mediterranean gecko *Tarentola mauritanica. Isr. J. Zool.,* 40 : 61-74.
GONZALEZ-ROMERO, A., ORTEGA, A. & BARBAULT, R. (1989). — Habitat partitioning and spatial organization in a lizard community of the Sonoran desert, Mexico. *Amphibia-Reptilia,* 10 : 1-11.
HARRIS, V.A. (1964). — *The life of the Rainbow lizard.* Hutchinson, London.
HERNANDEZ, A., ALEGRE, J. & SALGADO, J.M. (1991). — Ecologia trofica de *Lacerta lepida* en la provincia de Leon, noroeste de Espana. *Amphibia-Reptilia,* 12 : 283-292.
HEULIN, B. (1986). — Régime alimentaire estival et utilisation des ressources trophiques dans trois populations de *Lacerta vivipara. Acta oecol., Oecol. Gener.,* 7 : 135-150.
HUEY, R.B. & BENNETT, A.F. (1987). — Phylogenetic studies of coadaptation : prefered temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution,* 41 : 1098-1115.
HUEY, R.B., NIEWIAROWSKI, P.H., KAUFMANN, J.K. & HERRON, J.C. (1989). — Thermal biology of nocturnal ectotherms : is sprint performance of geckos maximal at low body temperatures ? *Physiol. Zool.,* 62 : 488-504.
HUEY, R.B. & PIANKA, E.R. (1981). — Ecological consequences of foraging mode. *Ecology,* 62 : 991-999.
IVLEV, V.S. (1961). — *Experimental ecology of the feeding of fishes.* Yale University Press, New Haven, Connecticut.
JAMES, C.D. (1991). — Temporal variation in diets and trophic partitioning by coexisting lizards (*Ctenotus :* Scincidae) in central Australia. *Oecologia,* 85 : 553-561.
LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P. (1979). — *Ecologie numérique. Tome II : La structure des données écologiques,* Masson, Paris.
LE HOUEROU, H. (1989). — Classification écoclimatique des zones arides (*s.l.*) de l'Afrique du Nord. *Ecol. Mediterranea,* 15 : 95-144.
LOSOS, J.B. (1994). — Integrative approaches to evolutionary ecology : *Anolis* lizards as model systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.,* 25 : 467-493.
MARGALEF, R. (1957). — La teoria de la information en Ecologia. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona,* 32 : 373-449.
M'CLOSKEY, R.T. & BAIA, K.A. (1987). — Assessment of competitive interactions between two iguanid lizard species. *Oikos,* 48 : 206-210.
MORTON, S.R. & JAMES, C.D. (1988). — The diversity and abundance of lizards in arid Australia : a new hypothesis. *Am. Nat.,* 132 : 237-256.

NOUIRA, S. (1983). — Partage des ressources alimentaires entre deux lacertidae sympatriques des îles Kerkannah (Tunisie) : *Acanthodactylus pardalis* et *Eremias olivieri. Bull. Soc. Zool. Fr.*, 108 : 477-483.
PEREZ-MELLADO, V. (1992). — Ecology of lacertid lizards in a desert area of eastern Morocco. *J. Zool. (Lond.)*, 226 : 369-386.
PERRY, G. & WERNER, Y.L. (1981). — Food of *Ptyodactylus hasselquistii guttatus* (Reptilia : Gekkonidae) at two locations in Israel in summer. *Isr. J. Zool.*, 30 : 98-99.
PIANKA, E.R. (1971a). — Comparative ecology of two lizards. *Copeia*, 1971 : 129-138.
PIANKA, E.R. (1971b). — Ecology of the agamid lizard *Amphibolurus isolepis* in Western Australia. *Copeia*, 1971 : 527-536.
PIANKA, E.R. (1973). — The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Syst.*, 4 : 53-74.
PIANKA, E.R. (1974). — *Evolutionary ecology.* Harper and Row, New York.
PIANKA, E.R. (1977). — Reptilian species diversity. Pp. 1-34, *in :* C. Gans & D.W. Tinkle (Eds). *Biology of the Reptilia.* 7. Academic Press, New York.
PIANKA, E.R. (1981). — Competition and niches theory. Pp. 167-196, *in :* R.M. May (Eds). *Theoretical Ecology : Principles and Applications*, Second Edition, Blackwell, London.
PIANKA, E.R. (1986). — *Ecology and natural history of desert lizards : analysis of the ecological niche and community structure.* University Press, Princeton.
PIANKA, E.R. (1989). — Desert lizard diversity : additional comments and some data. *Am. Nat.*, 134 : 344-364.
PIANKA, E.R., HUEY, R.B. & LAWLOR, L.R. (1979). — Niches segregation in desert lizards. Pp. 67-115, *in :* D.J. Horn, R. Michell & G.R. Stairs (Eds). *Analysis of Ecology Systems.* Ohio State University Press, Columbus.
POLLO, C.J. & PEREZ-MELLADO, V. (1988). — Trophic ecology of a taxocenosis of mediterranean lacertidae. *Ecol. Mediterranea*, Marseille, 14 : 131-147.
POUGH, F.H. (1973). — Lizard energetics and diet. *Ecology*, 54 : 837-844.
POUGH, F.H. & ANDREWS, R.M. (1985). — Energy cost of subduing and swallowing prey for a lizard. *Ecology*, 66 : 1525-1533.
POUGH, F.H. & BUSACK, S.D. (1978). — Metabolism and activity of the Spanish fringe-toed lizard (Lacertidae : *Acanthodactylus erythrurus*). *J. Therm. Biol.*, 3 : 203-205.
OWEN, J.G. (1989). — Patterns of herpetological species richness : relation to temperature, precipitation, and variance in elevation. *J. Biogeogr.*, 16 : 141-150.
ROBSON, G.M. & LAMBERT, M.R.K. (1980). — Observation on the insect food of some semi-desert lizards in southern Morocco. *J. Arid Envir.*, 3 : 141-151.
SALEH, M.A., SABER, S.A. & SALEH, M.A. (1988). — The structure of the sand dune ecosystem of Wadi El Raiyan, Egypt. *J. Arid. Envir.*, 15 : 283-296.
SCHLEICH, H.H., KASTLE, W. & KABISCH, K. (1996). — *Amphibians and Reptiles of North Africa. Biology, Systematics, Field guide.* Koeltz Scientific Books Koenigstein, Germany.
SCHOENER, T.W. (1971). — Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2 : 369-404.
SCHOENER, T.W. (1977). — Competition and the niche. Pp. 35-136, *in :* C. Gans & D.W. Tinkle (Eds.). *Biology of the Reptilia.* Academic Press, New York.
SCHOENER, T.W. & JANZEN, D.H. (1968). — Notes on environmental determinants of tropical versus temperate size patterns. *Am. Nat.*, 102 : 207-224.
SLIMANI, T. (1989). — *Contribution à l'étude écologique de l'herpétofaune du Haouz de Marrakech.* Thèse de Doctorat de 3e cycle. Univ. Cadi Ayyad. Marrakech, Maroc.
SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1981). — *Biometry.* W.H. Freeman and Co. Ltd., London.
STAMPS, J.A., TANAKA, S. & KRISHNAN, V.V. (1981). — The relationship between selectivity and food abundance in a juvenile lizard. *Ecology*, 62 : 1079-1092.
STEPHENS, D.W. & KREBS, J.R. (1986). — *Foraging theory.* Princeton University Press, Princeton, N.J.
TINKLE, D.W. (1982). — Results of experimental density manipulation in an Arizona lizard community. *Ecology*, 63 : 57-65.
TURNER, F.B. (1974). — *Rock valley validation site report.* US/IBP Desert Biome Research Memorandum. 73. 3. Utah University, Logan.
VERNET, R., GRENOT, C. & NOUIRA, S. (1988). — Flux hydriques et métabolisme énergétique dans un peuplement de Lacertidés des îles Kerkennah (Tunisie). *Can. J. Zool.*, 66 : 555-561.
VITT, L.J. & DE CALVARHO, C.R. (1995). — Niche partitioning in a tropical wet season : lizards in the Lavrado Area of Northen Brazil. *Copeia*, 1995 : 305-329.
VITT, L.J., SELS, R.C.V.L. & OHMART, R.D. (1981). — Ecological relationships among arboreal desert lizards. *Ecology*, 62 : 398-410.
VRCIBRADIC, D. & ROCHA, C.F.D. (1996). — Ecological differences in tropical sympatric Skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in Southeastern Brazil. *J. Herpetol.*, 30 : 60-67.

WILLIAMS, E.E. (1972). — The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna : a trial analysis. *Evol. Biol.*, 6 : 47-89.

WILLIAMS, E.E. (1983). — Ecomorphs, faunas, island size and diverse end points in island radiations of *Anolis*. Pp. 326-370, *in :* R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener (Eds) *Lizard Ecology : studies of model organism.* Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.

ZNARI, M. & EL MOUDEN, E. (1997). — Seasonal changes in the diet of adult and juvenile *Agama impalearis* (Lacertilia : Agamidae) in the central Jbilet mountains, Morocco. *J. Arid Envir.*, 37 : 403-412.