

Distribution spatiale des Lacertidés (*Sauria, Reptilia*) en Tunisie ; caractéristiques des biotopes et rôle des facteurs écologiques

Geographic distribution of Lacertids (Sauria, Reptilia) in Tunisia; Biotope characteristics and influence of ecological factors

Saïd Nouira¹, Charles P. Blanc²

1. Laboratoire d'Ecologie, Faculté des Sciences, 2092 El Manar, Tunis, Tunisie. e-mail : said.nouira@fst.rnu.tn

2. Laboratoire de zoogéographie, univ. Montpellier III, Route de Mende, F-34199 Montpellier Cedex 05, France. e-mail : cp.f.blanc@wanadoo.fr

71

Abstract

The distribution areas of the 14 species of Lacertids in Tunisia are mapped, using our 265 field survey stations scattered all over the country and surveyed from 1974 to 1995. Biotops characteristics are reported. The respective contributions of ecological factors, such as climate, substrate, vegetation overlapping level, interactions between species (competitive exclusion or, on the reverse, syntopic coexistence) are analyzed and graded.

Key-words

Lacertids, Tunisia, Biotops, Ecological factors, Distribution area.

Résumé

L'aire de distribution des 14 espèces de Lacertidés en Tunisie est cartographiée à partir de nos 265 points de collecte répartis dans tout le pays et prospectés de 1974 à 1995. Les caractéristiques de leurs biotopes sont précisées. Les rôles respectifs des facteurs écologiques, comme le climat, le substrat, le taux de recouvrement végétal, les interactions entre espèces – exclusion compétitive ou, inversement, coexistence en syntopie – sont analysés et hiérarchisés.

Mots-clés

Lacertidés, Tunisie, biotopes, facteurs écologiques, aire de distribution.

INTRODUCTION

La famille des Lacertidés, riche de 14 espèces en Tunisie, occupe une place importante dans l'herpétofaune tunisienne par sa diversité spécifique, l'abondance de beaucoup de ses représentants et sa distribution géographique sur l'ensemble de ce pays (Nouira, 1996). Le but de ce travail est de préciser les limites de la distribution à l'échelle régionale et locale des différentes espèces, de décrire leurs biotopes et d'analyser l'incidence des facteurs écologiques, abiotiques et biotiques, sur la répartition de leurs peuplements.

Les données bibliographiques disponibles, accumulées depuis un peu plus d'un siècle, relatives aux Lacertidés de Tunisie, concernent principalement leurs inventaires faunistiques et leurs distributions (LATASTE, 1881, 1885 ; BOULENGER, 1881, 1891, 1918 ; ANDERSON, 1892 ; KONIG, 1892 ; OLIVIER, 1896 ; ESCHERICH, 1896 ; WERNER, 1897 ; THILENIUS, 1897 ; DOUMERGUE, 1900-1901 ; MAYET, 1903 ; CHAIGNON, 1904, 1905 ; GADEAU DE KERVILLE, 1908 ; CHABANAUD, 1916 ; PELLEGRIN, 1927 ; MERTENS, 1929, 1943 ; MOURGUE, 1920 ; MOSAUER, 1934 ; BLANC M., 1935 ; GUIBE, 1950 ; HAAS, 1951 ; LANZA & BRUZZONE, 1959 ; MARINKELLE, 1962 ; DOMERGUE, 1966 ; SCHNEIDER, 1969 ; SCHERBACK, 1971 ; BÖHME & CORTI, 1993), divers éléments de leur biologie, notamment de leur habitat (BUSACK, 1975 ; VERNET *et al.*, 1985, 1988), ainsi que des synthèses systématiques, phylogénétiques ou biogéographiques (SALVADOR, 1982 ; LE BERRE, 1989 ; SCHLEICH *et al.*, 1996). Eu égard à notre objectif, l'intérêt de certains de ces travaux est limité par l'imprécision des informations rapportées relatives aux attributions spécifiques ou toponymiques.

Notre travail est donc principalement basé sur les résultats d'inventaires intensifs poursuivis par les auteurs de 1974 à 1995, sur la quasi-totalité du territoire tunisien. Cet effort a permis de constituer un riche catalogue de spécimens et d'observations sur le site exact de leur collecte, complété par des analyses phylogénétiques. Il s'est traduit par quelques publications préliminaires, relatives surtout aux Lacertidés de la Tunisie méridionale, d'accès plus difficile (BLANC Ch., 1978 a, b et c, 1979 a et b, 1980 a et b, 1986, 1988 ; BLANC Ch. & INEICH, 1985 ; BLANC Ch. & NOUIRA, 1987, 1988 ; BLANC Ch. & SCIORTINO, 1978 ; BLANC Ch. & SNANE, 1980 ; BLANC F., 1978, 1988 ; BLANC F. & CARIOU, 1980, 1987 ; BLANC F. *et al.*, 1981 ; NOUIRA, 1982, 1983, 1986, 1987, 1988, 1992 ; NOUIRA & BLANC Ch., 1986, 1993 ; NOUIRA & MOU, 1982).

Cette étude constitue une synthèse de l'ensemble des données disponibles, enrichie de multiples compléments originaux et propose une réflexion sur le rôle des facteurs écologiques dans la répartition spatiale des espèces.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'échantillon disponible regroupe 2 700 lézards des 14 espèces de Lacertidés reconnues en Tunisie : *Lacerta pater*, *Podarcis hispanica*, *Psammodromus algirus*, *P. blanci*, *Ophisops occidentalis*, *Mesalina olivieri*, *M. guttulata*, *Acanthodactylus boskianus*, *A. blanci*, *A. maculatus*, *A. mechriguensis*, *A. dumerili*, *A. scutellatus* et *A. longipes*. Ces animaux ont été échantillonnés, à différentes époques, dans 265 stations localisées dans les divers étages bioclimatiques et dans tous les milieux naturels du pays, répertoriées (annexe 1, p. 73) et cartographiées (annexe 2, p. 75).

Pour chaque espèce, la simple superposition de sa carte de distribution sur la carte bioclimatique de la Tunisie (annexe 3, p. 75) permet d'évaluer son amplitude écologique.

RÉSULTATS

Distributions et biotopes

Pour chacun des 14 taxons sont rapportées les limites de sa répartition géographique aux échelles régionale et locale (fig. 1-6) et les caractéristiques de son biotope.

Lacerta pater (fig. 1) : propre à l'Afrique du Nord, localisé en Tunisie au nord de la Dorsale, sa répartition s'échelonne de l'humide supérieur au semi-aride inférieur. Il vit dans des milieux variés, aux sols le plus souvent argileux et marneux, lourds : forêts de chêne zen (*Quercus faginea*) et de chêne-liège (*Quercus suber*) à sous-bois dense ou en partie dégradé, maquis de lentisque (*Pistacia lentiscus*), ciste (*Cistus monspeliensis*), *Erica arborea* et *Tetraclinis articulata*, maquis de chêne kermès (*Quercus coccifera*), matorral d'olivier-lentisque, zones littorales, rives d'oueds et de cours d'eau permanents et lisières des champs de céréales et d'oliviers. Les clairières ensoleillées en forêt et les milieux ouverts, particulièrement ceux qui sont parsemés de blocs rocheux, constituent ses biotopes de prédilection.

Podarcis hispanica (fig. 1) : présent dans le sud de la France, la Péninsule Ibérique et l'Afrique du Nord, il

est localisé en Tunisie au nord de la Dorsale, dans les mêmes étages bioclimatiques et biotopes que *Lacerta pater*. Toutefois, la distribution de *P. hispanica* est disjointe : dans l'extrême-nord (Aïn Draham, Djebel Rorra et Aïn Soltane), où il est inféodé aux milieux fermés caractérisés par une humidité élevée et une végétation dense, et dans des enclaves d'altitude (Dj. Srira, Dj. Zaghouan, Table de Jugurtha, régions de Makthar et de Châanbi), où ces populations constituent des reliquats isolés ; en outre, deux populations subsistent dans les ruines de Dougga et d'Haidra, protégées dans ces sites archéologiques. Ces lézards grimpent souvent sur les troncs d'arbres où ils chassent les petits invertébrés vivant dans les crevasses des écorces, notamment de chêne-liège.

Psammodromus algirus (fig. 2) : répandue dans le sud-ouest de la France, l'Espagne, le Portugal, le Maroc, l'Algérie, la Tunisie et sur quelques rares îlots de la Méditerranée, cette espèce est très fréquente, en Tunisie, au nord de la Dorsale. Elle a sensiblement les mêmes limites de répartition et occupe des biotopes proches de ceux de *Lacerta pater*, bien que plus abondante et plus anthropophile. Outre les biotopes décrits pour *L. pater*, *P. algirus* colonise les pinèdes clairsemées ou denses dans lesquelles le pin d'Alep (*Pinus halepensis*) s'associe principalement au genévrier oxycèdre (*Juniperus oxycedrus*), au chêne vert (*Quercus ilex*) et au romarin (*Rosmarinus officinalis*) sur des sols marno-calcaires ou argileux indurés. Ce lézard se déplace sur les branches basses des arbustes où il chasse ses proies à l'affût.

Psammodromus blanci (fig. 2) : endémique de l'Afrique du Nord, sa répartition en Tunisie est limitée au Nord-Ouest (région d'Aïn Soltane) et à quelques stations situées en altitude (Dj. Chetlou, plateau de Kesra et Dj. Oum Djeddour). Ces dernières constituent, comme dans le cas de *Podarcis hispanica*, des enclaves altitudinales où des populations relictives trouvent refuge. Les biotopes de *P. blanci* sont les clairières, les maquis et les formations dégradées aux sols hydromorphes, argileux et caillouteux.

Ophisops occidentalis (fig. 3) : sa répartition régionale couvre l'extrême-est du Maroc, l'Algérie, la Tunisie et le nord de la Libye. En Tunisie, ses populations, échelonnées du sub-humide à l'aride inférieur, occupent la

plus grande partie du pays, depuis la vallée de la Medjerda, au nord, jusqu'aux falaises de Beni-Khédache, au sud-est. Cette dernière localité, bien que très méridionale, appartient à l'aride supérieur à hivers tempérés et constitue une enclave climatique. *O. occidentalis* colonise les steppes, les milieux boisés, dégradés et surpâturés, les pelouses ouvertes et les regs caillouteux ou pierreux. Les biotopes favorables sont caractérisés, le plus souvent, par une végétation basse, clairsemée, sur des sols argileux indurés, à base, selon les régions, d'*Artemisia campestris*, *A. herba-alba*, *Thymus capitatus*, *Plantago albicans*, *Lavandula multifida*, *Thymelaea hirsuta*, *Lygeum spartum* et *Stipa tenacissima*.

Mesalina olivieri (fig. 4) : son extension géographique englobe les pays du nord de l'Afrique, l'Égypte, le Soudan, l'Éthiopie et la Somalie ; ses populations tunisiennes sont dispersées dans le Centre, sur les côtes, aux alentours des chotts, dans le secteur Sud-Est et en milieu insulaire, du sub-humide jusqu'au saharien supérieur. Les biotopes de *M. olivieri* sont typiquement formés de sols sableux à sablo-limoneux, meubles, à couvert végétal souvent dense, en bordure des sebkhas où la végétation est en général dominée par *Zygophyllum album*, *Frankenia thymifolia*, *Atriplex halimus* et *Limoniastrum gwynianum*, dans les lits d'oueds, les zones à nebkhas, les couloirs inter-dunaires formés de placages de sable et les champs de barkhanes de la Tunisie présaharienne. En Tunisie centrale, par contre, l'espèce colonise aussi les regs caillouteux ou pierreux, à sols argileux durs.

Mesalina guttulata (fig. 4) : son aire de répartition s'étend de la Mauritanie jusqu'au Pakistan en passant par le Moyen-Orient, l'Éthiopie et la Somalie ; en Tunisie, elle est plus restreinte que celle de *M. olivieri*, limitée au secteur méridional dans les deux étages bioclimatiques aride et saharien. Ses biotopes sont exclusivement des regs pierreux, des terrains argileux indurés, des dalles rocheuses et des zones d'éboulis, sur le piémont et les versants des montagnes, avec une végétation toujours clairsemée ou très dégradée.

Acanthodactylus maculatus (fig. 5) : s'étendant de l'est du Maroc et de l'Algérie septentrionale jusqu'au nord de la Libye, l'espèce est largement distribuée en Tunisie dans le semi-aride, l'aride et le saharien. Seules ses populations du Cap Bon pénètrent dans le sub-humide à hivers chauds. Ses biotopes de prédilection sont

1. Ce mot signifiant "montagne" sera abrégé (Dj.) dans la suite du texte et des annexes.

sablonneux à sablo-limoneux, localisés à la bordure des sebkhas, autour des chotts, dans les champs de nebkhas et sur les regs indurés renfermant des fractions, même minimes, de sable meuble ; certaines de ses populations sont toutefois inféodées à des terrains légèrement argileux et caillouteux, en syntopie avec *A. blanci* au nord de la Dorsale.

Acanthodactylus mechriguensis (fig. 5) : récemment décrite (NOUIRA & BLANC Ch., 1999) dans le groupe *A. pardalis-maculatus*, l'espèce n'était connue que par une unique population rencontrée sur la plage et l'arrière-plage de Sidi Mechrig, entre Cap Serrat et Cap Nigro. Plus récemment, nous avons découvert trois autres stations sur la côte nord du pays, entre Bizerte et Cap

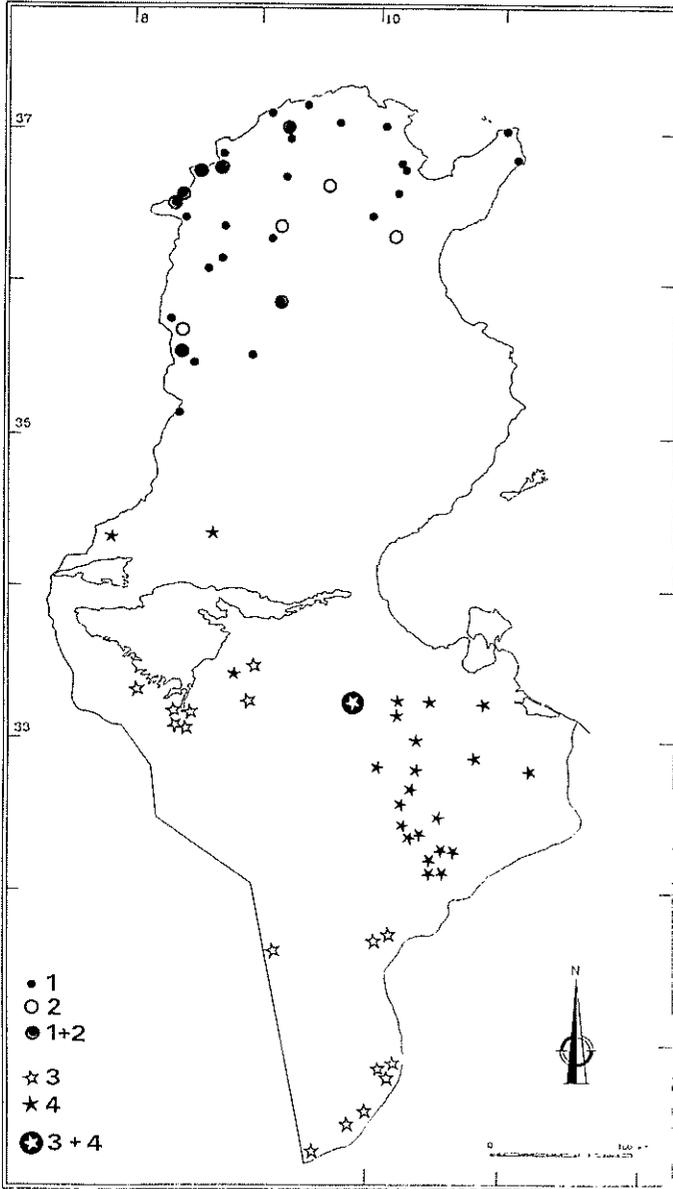


Figure 1. Répartition de *Lacerta pater* (1), *Podarcis hispanica* (2), *Acanthodactylus longipes* (3) et *A. scutellatus* (4) ;
 1+2 : *Lacerta pater* et *Podarcis hispanica* en syntopie ;
 3+4 : *Acanthodactylus longipes* et *A. scutellatus* en syntopie.
 Figure 1. Geographic distribution of *Lacerta pater* (1), *Podarcis hispanica* (2), *Acanthodactylus longipes* (3) and *A. scutellatus* (4) ;
 1+2 : *Lacerta pater* and *Podarcis hispanica* in syntopic occurrence ;
 3+4 : *Acanthodactylus longipes* and *A. scutellatus* in syntopic occurrence.

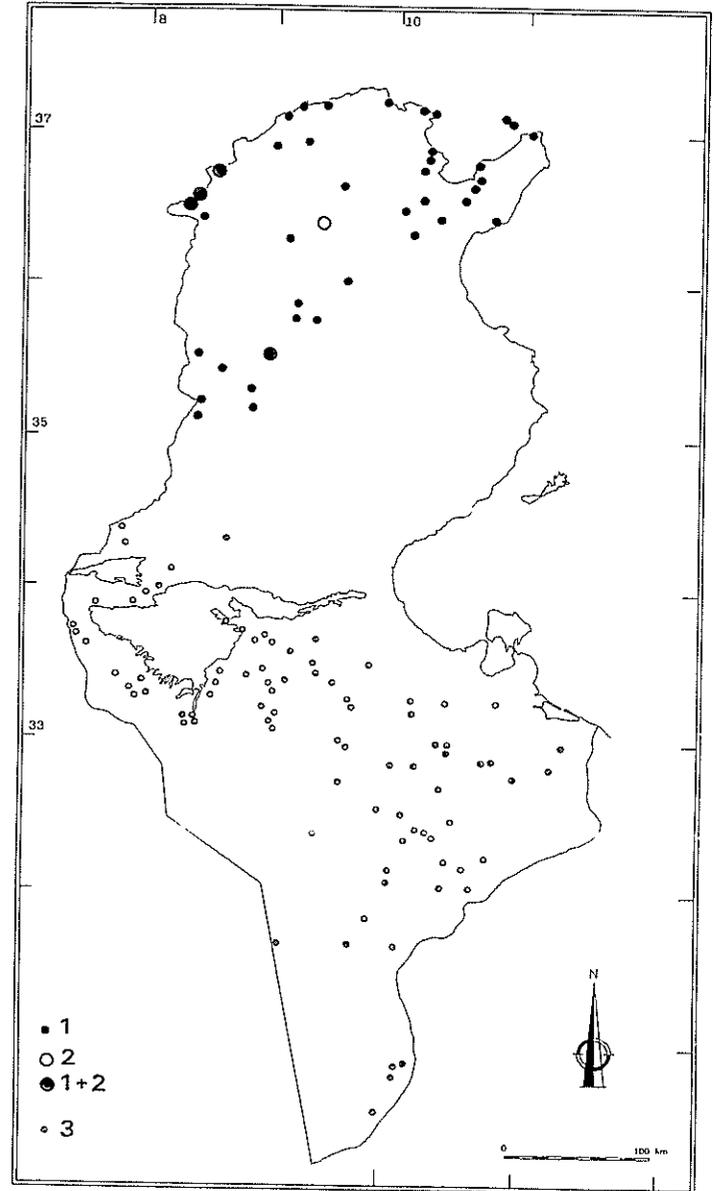


Figure 2. Répartition de *Psammodromus algirus* (1), *P. blanci* (2) et *Acanthodactylus dumerili* (3) ; 1+2 : *Psammodromus algirus* et *P. blanci* en syntopie.
 Figure 2. Geographic distribution of *Psammodromus algirus* (1), *P. blanci* (2) and *Acanthodactylus dumerili* (3) ; 1+2 *Psammodromus algirus* and *P. blanci* in syntopic occurrence.

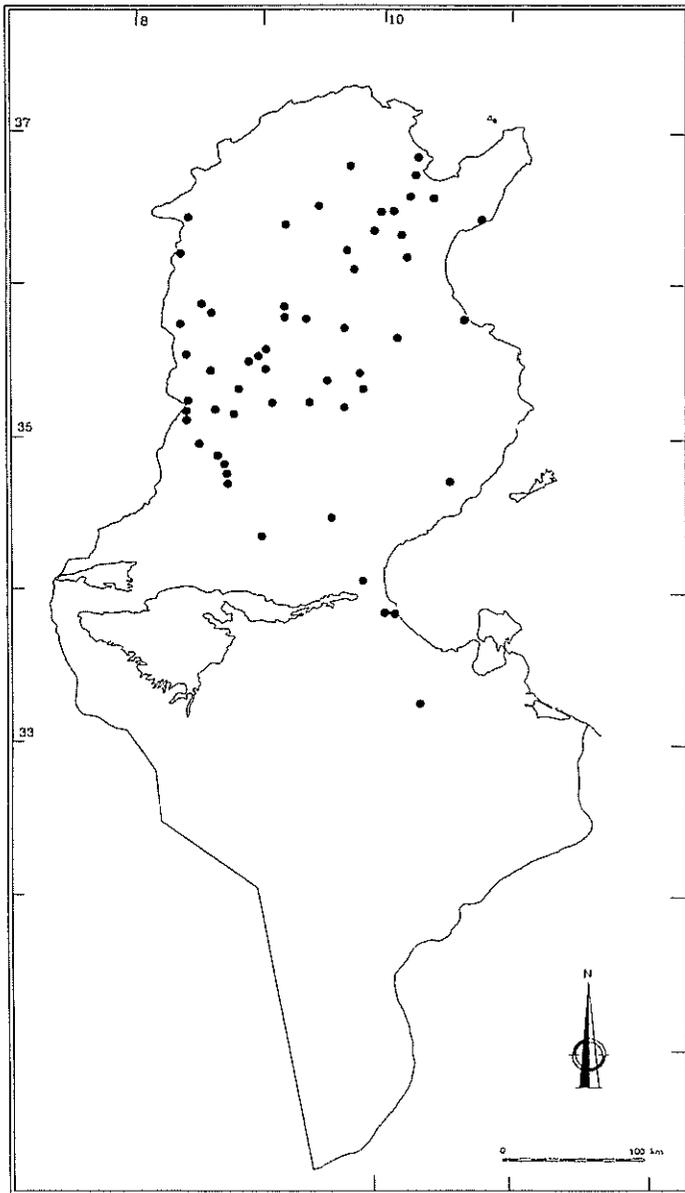


Figure 3. Répartition d'*Ophisops occidentalis*.
Figure 3. Geographic distribution of *Ophisops occidentalis*.

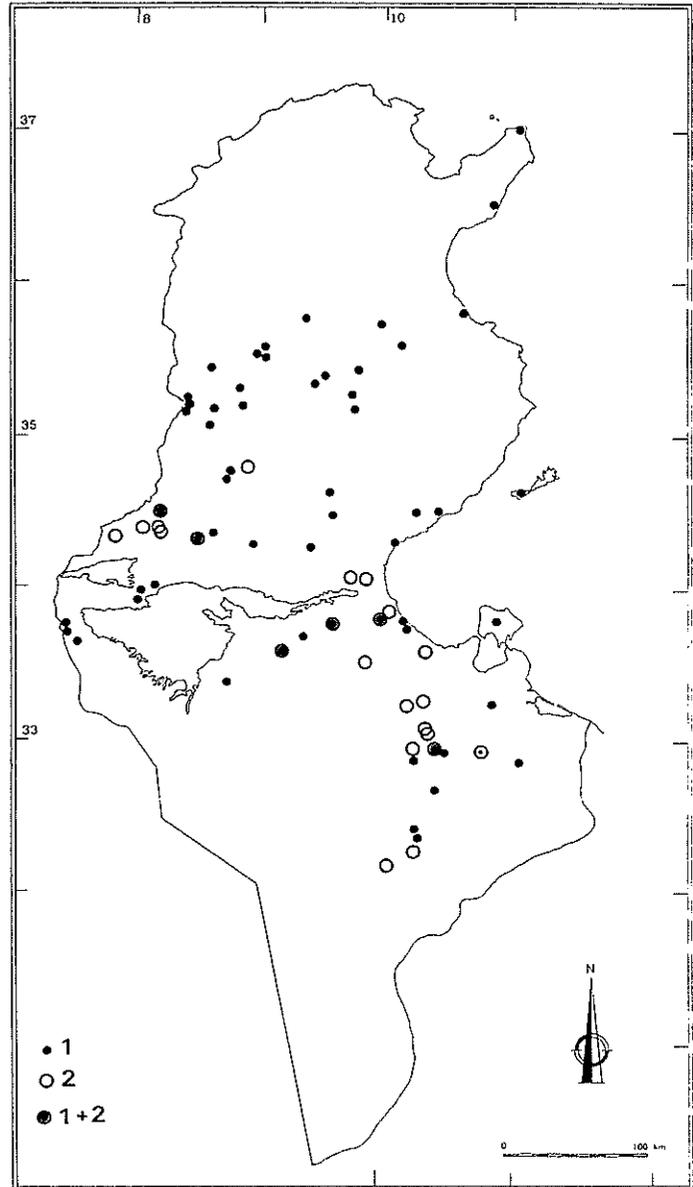


Figure 4. Répartition de *Mesalina olivieri* (1) et *M. guttulata* (2) ;
1+2 : *Mesalina olivieri* et *M. guttulata* en sympatrie.
Figure 4. Geographic distribution of *Mesalina olivieri* (1) and *M. guttulata* (2) ;
1+2 : *Mesalina olivieri* and *M. guttulata* in sympatric occurrence.

Serrat, Cap Coran et entre Kaf el-Abbed et Zouarâa, situées elles aussi dans l'étage bioclimatique humide inférieur à hivers chauds. Inféodé aux dunes littorales récentes et anciennes, constituées d'alluvions de sable fin et meuble et à végétation clairsemée, dominée par *Retama retam*, ce lézard a colonisé, suite à la destruction par mise en culture de son habitat initial, le lit de l'oued de Sidi Mechrig, à environ 1 km de la côte.

Acanthodactylus blanci (fig. 6) : considéré jusqu'ici comme endémique de la Tunisie, il a été récemment

signalé dans le massif des Aurès, en Algérie (CHIRIO & BLANC Ch., 1993). Ses populations tunisiennes, clairement disjointes, sont restreintes principalement à l'étage bioclimatique semi-aride. Seules les populations de Rafrat, Ghar el Melh et Kélibia atteignent le sub-humide à hivers chauds. Dans ces localités, ainsi que dans la région de Tunis, l'espèce est inféodée aux biotopes sableux des dunes côtières, fixées le plus souvent par *Retama retam*, *Juniperus oxycedrus* et *Atriplex*, et aux jeunes forêts d'*Acacia* à proximité des plages.

Des investigations récentes ont permis de repérer dans le Cap Bon trois autres populations plus continentales, à Zaouiet el-Mgaïez, Zougag et Dar Châabane, inféodées aussi à des zones sablonneuses au pied de touffes de *Retama retam*. Par contre, près de la frontière algérienne, *A. blanci* occupe des terrains à sols argileux compacts, en sous-bois des forêts de pin d'Alep de Darnaïa et d'Aïn Boudériès, dans des regs caillouteux à Sahraoui et à Henchir Kousset et sur les lisières des champs de blé dans la région de Bouchebka.

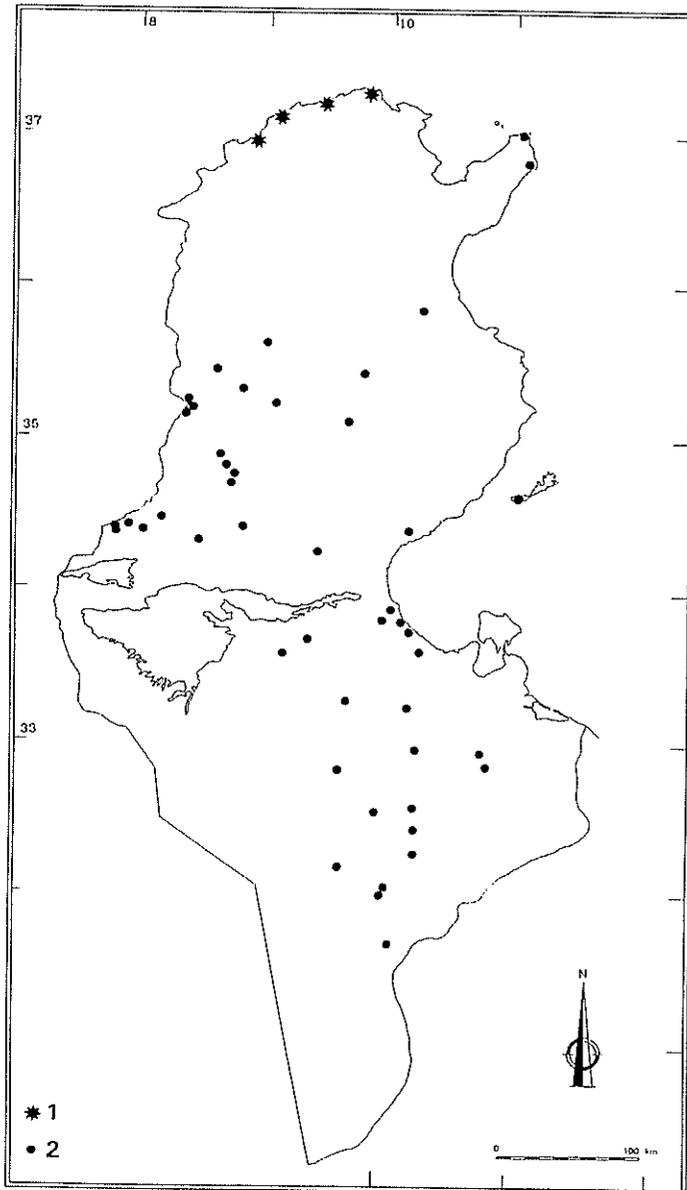


Figure 5. Répartition d'*Acanthodactylus mechriguensis* (1) et *A. maculatus* (2).

Figure 5. Geographic distribution of *Acanthodactylus mechriguensis* (1) and *A. maculatus* (2).

Acanthodactylus boskianus (fig. 6) : bien qu'ayant la plus large aire de répartition de tous les *Acanthodactyles* (toutes les zones désertiques et sub-désertiques de la Mauritanie, le Sahara occidental et le Maroc, l'Algérie, le Mali, le Niger, la Tunisie, la Libye, le Tchad, le Nigeria, le Soudan, l'Éthiopie, l'Égypte, Israël, la Jordanie, la Syrie, la Turquie, l'Irak, l'Arabie Saoudite, le Yémen, Oman et les Émirats), sa distribution en Tunisie est légèrement plus restreinte que celle d'*A. maculatus*. Ses populations s'échelonnent

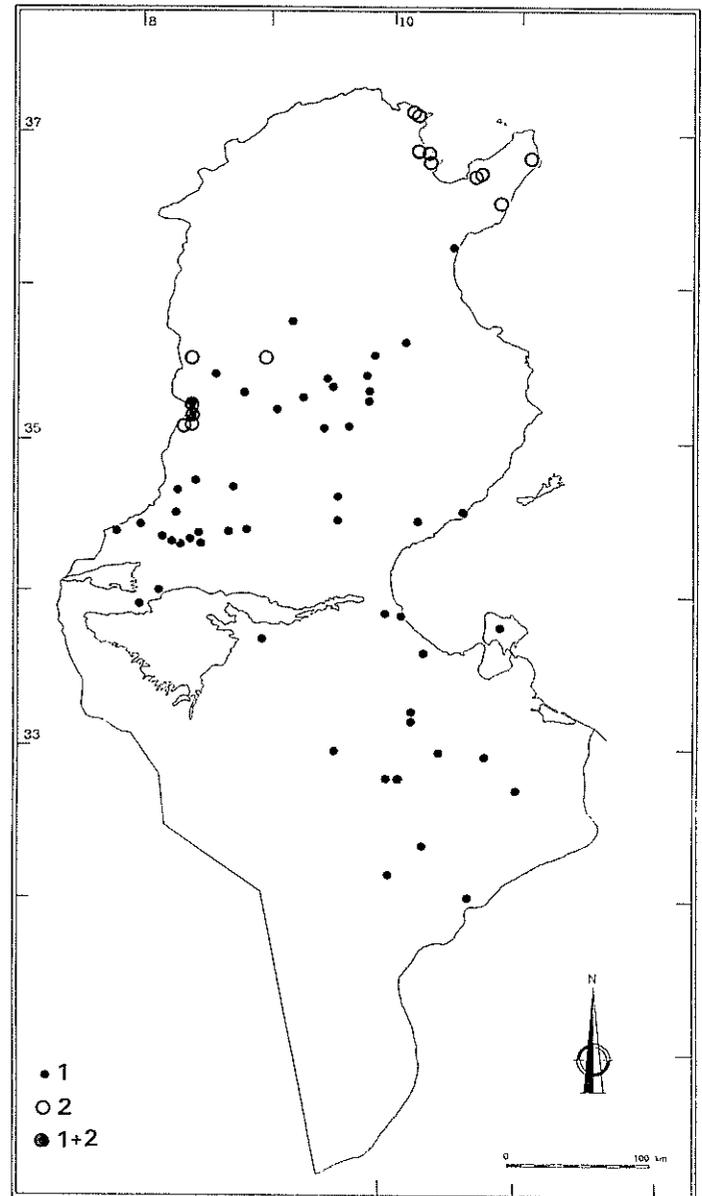


Figure 6. Répartition d'*Acanthodactylus boskianus* (1) et *A. blanci* (2) ; 1+2 : *Acanthodactylus boskianus* et *A. blanci* en sympatrie.

Figure 6. Geographic distribution of *Acanthodactylus boskianus* (1) and *A. blanci* (2) ; 1+2 : *Acanthodactylus boskianus* and *A. blanci* in sympatric occurrence.

ment du semi-aride au saharien supérieur dans des biotopes toujours constitués de sables : lits majeurs des oueds, plages, lisières des champs d'oliviers, regs à buttes de sable et nebkhas dans le sud tunisien.

Acanthodactylus scutellatus (fig. 1) : sa répartition couvre les domaines péri-désertique et saharien en Algérie, Tunisie, Libye, Mali, Niger, Tchad, Égypte, Soudan, Israël, Arabie Saoudite, Koweït et Irak ; en Tunisie, ses populations sont restreintes aux étages bioclimatiques aride et saharien supérieur, principalement dans le secteur Sud-Est. Les biotopes occupés sont les regs à barkhanes, à sables grossiers et encroûtés, où la végétation dominante est constituée par *Limoniastrum guynianum* et *Arthrophytum schmittianum*. En activité, les animaux empruntent les couloirs inter-dunaires à maigre fraction de sable meuble éolien.

Acanthodactylus dumerili (fig. 2) : nettement plus saharien que l'espèce précédente, il se rencontre au Sénégal, en Mauritanie, au Sahara occidental, dans le sud marocain, en Algérie et en Tunisie où il est inféodé aux zones franchement sableuses, depuis les alentours de Gafsa jusque dans l'extrême-sud, dans les deux étages bioclimatiques aride et saharien. Ses biotopes sont les champs de nebkhas et de barkhanes et les bordures des ergs à sables éoliens vifs, à végétation formée principalement d'*Aristida pungens*, *Limoniastrum guynianum*, *Astragalus armatum*, *Retama retam* et *Tamarix gallica*.

Acanthodactylus longipes (fig. 1) : strictement saharien : Mauritanie, Maroc, Algérie, Tunisie, Libye, Mali, Niger, Tchad et, selon Baha El Din (1994), désert de Sinaï, il est lié exclusivement, en Tunisie, à l'étage bioclimatique saharien et inféodé aux grandes formations dunaires à sables éoliens fins, vifs, de type erg, à végétation très clairsemée et éparse, à base d'*Aristida pungens*, *Tamarix gallica*, *Retama retam* et *Calligonum azel*.

Rôle des facteurs écologiques

Cette approche descriptive des distributions et des milieux a permis de préciser les principales caractéristiques des biotopes des Lacertidés tunisiens et leurs exigences vis-à-vis des facteurs climatiques et édaphiques. À partir de là, on peut discuter du rôle des facteurs écologiques abiotiques et biotiques sur la répartition spatiale des Lacertidés et sur la diversité spécifique de leurs peuplements dans ce pays.

Rôle des facteurs climatiques

Selon les étages et sous-étages bioclimatiques, la richesse spécifique varie entre 3 et 9 espèces (tableau 1). Elle est faible dans les deux cas extrêmes (humide et saharien inférieur), importante dans le semi-aride et dans l'aride et maximale dans le semi-aride supérieur et moyen.

À l'exception des deux *Acanthodactyles*, *Acanthodactylus mechriguensis* localisé dans l'humide inférieur et *A. longipes* restreint au saharien, on constate que les Lacertidés ont une large valence écologique vis-à-vis des facteurs climatiques. Toutefois, la présence ou l'absence d'une espèce dans un étage, voire un sous-étage, bioclimatique ne reflète pas nécessairement ses limites réelles de tolérance aux conditions climatiques environnantes. Nous avons, par conséquent, cherché à affiner les exigences bioclimatiques effectives de chaque taxon en fonction de son appartenance aux variantes climatiques dont les limites sont définies par les valeurs des températures minimales du mois le plus froid (voir tableau 1). Il est donc possible de dégager les faits suivants :

Les trois espèces, *Podarcis hispanica*, *Lacerta pater* et *Psammmodromus blanci*, bien qu'elles se rencontrent dans le semi-aride, restent essentiellement liées aux climats frais et tempérés de cet étage. *P. blanci* est particulièrement inféodé aux bioclimats frais d'altitude.

Mesalina olivieri et *Acanthodactylus maculatus*, largement répartis dans les étages semi-aride, aride et saharien, ne se rencontrent que dans la variante à hivers chauds du sub-humide ; c'est également le cas d'*A. blanci* restreint principalement au semi-aride.

Mesalina olivieri, *Acanthodactylus maculatus* et *A. boskianus* sont principalement attachés aux climats frais et tempérés dans les différents étages, y compris dans le semi-aride.

À partir de ces résultats, les 14 espèces de Lacertidés peuvent être classées selon un gradient climatique, allant des climats les plus frais et humides vers des environnements chauds et secs : *Psammmodromus blanci*, *Podarcis hispanica*, *Lacerta pater*, *Psammmodromus algirus*, *Acanthodactylus mechriguensis*, *A. blanci*, *Ophisops occidentalis*, *Mesalina olivieri*, *Acanthodactylus maculatus*, *A. boskianus*, *Mesalina guttulata* et *Acanthodactylus scutellatus*, *A. dumerili*, *A. longipes*.

L'importance du rôle des facteurs climatiques sur les limites de répartition spatiale des espèces de Lacertidés est clairement démontrée par l'existence de populations reliques que nous avons mises en évidence dans les aires de distribution disjointes de *Podarcis hispanica*, *Psammmodromus blanci* et *Ophisops occidentalis*. Ces isolats correspondent précisément à des enclaves bioclimatiques dues

TABLEAU I. DISTRIBUTION DES LACERTIDÉS
DANS LES DIFFÉRENTES VARIANTES CLIMATIQUES DE TUNISIE

Distribution of the Lacertids species in the different bioclimatic subdivisions in Tunisia

Etage	ss. étage	hivers	Ps. b	P. h	L. p	Ps. a	A.me	A. bl	O. o	M. o	A. ma	A. bs	M. g	A. s	A. d	A. l	R*
Humide	supérieur	tempérés d'alt.	*	*	*	*											4
		tempérés		*	*												
		doux			*												
	inférieur	tempérés	*	*	*	*											5
		doux		*	*	*											
		chauds			*	*	*										
Subhumide		frais d'altitude				*											6
		tempérés			*	*		*									
		doux			*				*								
		chauds			*	*		*	*	*	*						
Semi-aride	supérieur	frais d'altitude	*	*	*	*		*	*	*	*	*					9
		tempérés		*	*	*			*								
		doux	*	*	*	*		*	*								
		chauds				*		*	*	*							
	moyen	frais d'altitude	*	*	*	*		*	*	*	*	*					9
		frais			*	*			*								
		tempérés							*								
		doux				*			*								
	inférieur	frais d'altitude			*	*		*	*	*	*	*					8
		frais		*	*	*			*	*	*						
		tempérés							*								
		doux							*	*		*					
Aride	supérieur	frais							*	*	*	*	*	*	*	7	
		tempérés							*	*	*	*	*	*	*		
		doux									*						
		chauds								*	*						
	inférieur	frais								*	*	*	*	*	*	7	
		tempérés								*	*	*	*	*	*		
		doux							*	*	*	*	*	*	*		
Saharien	supérieur	frais							*	*	*	*	*	*	*	7	
		tempérés							*	*	*	*	*	*			
	inférieur	frais									*			*	*	3	

Code des espèces - Species abbreviations:

A. bl : *Acanthodactylus blanci*, *A. bs* : *A. boskianus*, *A. d* : *A. dumerili*, *A. l* : *A. longipes*, *A. ma* : *A. maculatus*,
A. me : *A. mechriguensis*, *A. s* : *A. scutellatus*, *L. p* : *Lacerta pater*,
M. g : *Mesalina guttulata*, *M. o* : *M. olivieri*, *O. o* : *Ophisops occidentalis*,
P. h : *Podarcis hispanica*, *Ps. a* : *Psammodromus algirus*, *Ps. b* : *P. blanci*.

aux reliefs topographiques de la Dorsale tunisienne et des Monts de Matmata sur les hauts-plateaux de Béni-Khédache, l'orographie induisant des perturbations localisées, bien connues, des caractéristiques du climat régnant sur le piémont. Outre cet impact climatique, les structures orographiques jouent également un rôle en modifiant les conditions édaphiques locales.

Rôle des facteurs édaphiques

Dans les limites fixées par le contexte climatique, les espèces de Sauriens occupent l'espace selon leurs exigences édaphiques (nature, structure et texture du substrat) plus ou moins strictes. L'analyse comparative des caractéristiques des biotopes rapportées ci-dessus permet de mettre en évidence l'importance des facteurs édaphiques dans la distribution géographique des Lacertidés :

Pour les quatre espèces *Lacerta pater*, *Podarcis hispanica*, *Psammodromus algirus* et *P. blanci*, les biotopes de prédilection sont développés sur des sols hydromorphes, argileux et marneux compacts. *Ophisops occidentalis* occupe aussi divers milieux à sols argileux indurés, mais plus secs.

Mesalina guttulata est strictement saxicole.

Acanthodactylus blanci ne colonise des sols argileux indurés que dans le secteur occidental de la Dorsale alors qu'il est sabulicole sur la côte Est, de Nabeul à Bizerte. Les sables côtiers sont occupés aussi par *A. mechriguensis* sur la côte nord, par *A. maculatus* à la pointe du Cap Bon et par *A. boskianus* dans le Centre et dans le Sud, à partir de la plage de Salloum dans la région de Bouficha.

A. maculatus et *Mesalina olivieri* occupent souvent les mêmes types de biotopes, en bordure des sebkhas ou dans les regs sablonneux.

Enfin, les Acanthodactyles méridionaux sont nettement sabulicoles, en particulier *A. longipes* lié aux grandes formations dunaires de sables vifs.

Rôle des facteurs liés au taux de recouvrement végétal

Les formations et les associations végétales ne semblent pas intervenir de façon directe dans la distribution du peuplement des Lacertidés, aucune espèce n'étant strictement inféodée à une plante ou à un groupement particulier. En revanche, le couvert végétal, qui dépend à la fois de la formation végétale et du degré d'artificialisation, peut agir sur la répartition spatiale des populations. Ainsi, *Lacerta pater* est en général plus fréquent dans les milieux ouverts à végétation haute et clairsemée que

dans les milieux fermés ; par contre, *Psammodromus algirus* est plus abondant dans les sous-bois et les formations buissonnantes.

Par ailleurs, à l'intérieur d'une même population, l'agrégation des lézards est parfois liée à la distribution et à la taille des touffes végétales. Dans les champs de barhannes et les ergs, à végétation très clairsemée, les Acanthodactyles méridionaux sont strictement inféodés aux pieds des plantes, attirés à la fois par les insectes concentrés autour des végétaux, par l'ombre et par la possibilité de creuser leurs terriers pour s'abriter, déposer leurs œufs et échapper aux prédateurs. Ainsi, selon la distance qui sépare les végétaux, *Acanthodactylus dumerili* et *A. longipes* s'organisent en populations parfois distantes de plusieurs dizaines de mètres, dont la ségrégation spatiale est dictée par la dispersion des touffes d'herbacées ou des ligneux. Si le pied est très isolé il n'héberge plus qu'un seul couple, accompagné parfois de quelques juvéniles, voire d'un seul.

La survie de telles populations dans ces conditions difficiles, leur dispersion spatiale et leur dynamique sont étroitement dépendantes de la présence des plantes qui initient une chaîne alimentaire simplifiée. Parfois, même en l'absence de plantes, certains biotopes sahariens abritent des populations d'Acanthodactyles : la chaîne trophique débute par des débris de végétaux et des graines apportées par le vent et accumulés au creux des dunes de sable.

L'action du vent est particulièrement ressentie en Tunisie méridionale ; elle est à l'origine de la formation et de la circulation des dunes. Ces altérations continues des paysages et des milieux naturels, associées localement à une dégradation de la végétation et à une forte désertisation, induisent des transformations profondes et rapides dans la composition des communautés de lézards. Ainsi, par exemple, à Midès, à la suite d'une nette désertisation due au surpâturage et suivie d'une accumulation de sable, le même biotope n'abrite plus actuellement qu'une population d'*Acanthodactylus boskianus*, celle d'*A. maculatus* ayant été entièrement éliminée alors qu'elle était encore florissante en 1977, lors d'un bref échantillonnage réalisé par l'un de nous (Ch. B). Ces deux espèces s'observent souvent en syntopie, comme notamment à Aïn Boudériès, sur le piémont du Dj. Semmama, et dans la plaine de Sidi Aïch où leurs densités sont exceptionnellement élevées.

Rôle des facteurs éco-éthologiques

Ces facteurs biotiques sont susceptibles de jouer localement un rôle crucial dans la distribution spatiale des

espèces, soit en la limitant par compétition interspécifique, soit en autorisant la coexistence de deux ou plusieurs d'entre-elles en raison de différences parfois minimales dans leurs niches écologiques. La ségrégation spatiale des habitats et les comportements alimentaires peuvent être illustrés par les exemples suivants :

Exclusion compétitive

Les quatre espèces d'Acanthodactyles, *Acanthodactylus mechriguensis*, *A. blanci*, *A. maculatus* et *A. boskianus* se relaient successivement du nord au sud sur les plages sableuses du littoral méditerranéen de Tunisie ; leurs populations restent contiguës, en situation parapatrique.

L'existence d'une compétition interspécifique est clairement révélée par la distribution de *Psammodromus algirus* qui, dans le Nord et le Cap Bon, occupe les zones sablonneuses jusque sur les arrière-plages, refoulant *Acanthodactylus blanci* vers les dunes les plus proches de la mer où il n'occupe qu'une bande étroite de buttes de sable. Les deux espèces sont strictement parapatriques, leurs populations vivant à quelques mètres de distance, sans se superposer. Dans le centre et dans le sud du pays, les milieux sablonneux, proches ou plus éloignés de la mer sont tous occupés par *A. boskianus*, inféodé à de tels milieux, aucune espèce ne remplaçant *Psammodromus algirus* qui reste limité au nord de la Dorsale.

La répartition des deux espèces du genre *Mesalina* est particulièrement illustrative. En situation de sympatrie géographique, en Tunisie méridionale, *Mesalina guttulata*, strictement saxicole, occupe les biotopes rocheux et pierreux et *Mesalina olivieri* les zones plus sablonneuses, dépourvues de cailloux. En fait, cette allotopie ne résulte pas d'une spécialisation des habitats mais d'une compétition interspécifique car, en l'absence de son congénère, dans le reste de son aire de distribution, *Mesalina olivieri*, bien qu'inféodé préférentiellement aux milieux sablonneux, colonise aussi les regs pierreux et dalles rocheuses (stations d'Agareb, Sidi Aïch, Semmama, Sousse Erriyadh...).

Le même mécanisme d'exclusion compétitive explique probablement la répartition disjointe d'*Acanthodactylus blanci*, c'est-à-dire son absence dans la région de la Dorsale où les biotopes sablonneux sont occupés par *Psammodromus algirus*. *A. blanci* ne subsiste plus, à l'est, que sur les dunes côtières à sable humide inexploitées par l'algire et, à l'ouest, près de la frontière algérienne dans des biotopes variés.

Acanthodactylus boskianus est souvent présent dans les lits majeurs des oueds. Il y a cependant des exceptions comme par exemple, l'Oued Snèd, situé 19 km à l'ouest

de Gafsa, envahi par des quantités importantes de sable éolien s'ajoutant aux dépôts alluviaux, et qui est occupé par d'abondantes populations d'*A. dumerili*. *A. boskianus* se trouve refoulé en situation parapatrique dans une bande étroite jouxtant l'oued, où le substrat est plus grossier et moins sablonneux. Les aires de distribution des deux Acanthodactyles s'affrontent à moins de deux mètres d'écart, en suivant avec précision le bord du lit majeur. Par contre, le long de cet oued, *A. boskianus* vit en syntopie avec *Mesalina olivieri* qui a, comme lui, le même habitat et des populations d'effectifs faibles.

Acanthodactylus boskianus et *A. maculatus*, respectivement sur les îles de Djerba et de Kerkennah, s'excluent mutuellement en milieu insulaire alors qu'elles coexistent dans les mêmes conditions climatiques et édaphiques en milieu continental.

Coexistence en syntopie

Dans l'exemple ci-dessus, la coexistence en syntopie d'*A. boskianus* et *M. olivieri* sur les rives d'oueds très ensablés s'explique par leur différence de taille corporelle traduisant une ségrégation de leurs proies.

Dans les grandes formations dunaires où les ressources trophiques sont particulièrement limitées, les populations d'*A. dumerili* se localisent préférentiellement sur les confins des ergs alors que celles d'*A. longipes* sont surtout inféodées aux zones centrales, plus riches en sables vifs. Cependant, le comportement alimentaire différent des deux espèces autorise leur coexistence locale : *A. dumerili* capture souvent ses proies lorsqu'elles sont en activité alors qu'*A. longipes*, plus sabulicole, est capable de s'enfoncer dans le sable à la recherche des proies dans leurs terriers. Nous avons identifié dans leurs contenus stomacaux plusieurs catégories de larves de coléoptères ténébrionides (notamment de type tentyrien), toujours inféodées aux racines des plantes et jamais observées hors de leurs terriers.

Acanthodactylus scutellatus utilise préférentiellement les couloirs inter-dunaires et les micro-habitats sur sables superficiellement compactés, ce qui lui permet de vivre en sympatrie avec *A. dumerili* localisé aux sables meubles dans les vastes étendues sableuses de Tunisie méridionale.

Les tendances arboricoles de *Podarcis hispanica* et l'utilisation des branches basses des buissons par *Psammodromus algirus* permettent à ces deux espèces d'explorer la composante verticale de leurs niches et d'exploiter des milieux inaccessibles à leurs congénères inféodés au sol.

CONCLUSION

Dans le cadre de notre réflexion sur les facteurs-limitants de l'extension aréographique des Lacertidés de Tunisie, le rôle des facteurs climatiques apparaît prépondérant. Rappelons ici l'intérêt des isolats de *Podarcis hispanica*, de *Psammmodromus blanci* et d'*Ophisops occidentalis* confinés dans des enclaves bioclimatiques parfois exiguës, sur les reliefs qui leur servent, ainsi qu'à quelques autres espèces animales et végétales, de refuge précaire. Ces refuges sont, en effet, menacés par les tendances actuelles vers un réchauffement climatique et par les dégradations anthropiques dues au surpâturage et au déboisement. De telles enclaves traduisent le dynamisme, à grande échelle de temps et d'espace, des aires de distribution, vestiges actuels d'un cycle climatique plus frais et plus humide.

À l'intérieur du cadre climatique, les exigences édaphiques se sont révélées un deuxième facteur abiotique important pour expliquer la distribution locale des espèces. Nous avons rapporté de multiples exemples où la diversité édaphique favorise la coexistence géographique (pseudo-sympatrie) d'espèces allotopiques dont les limites des habitats occupés sont parfois très précises. En outre, l'absence de substrat approprié explique l'absence sur de vastes étendues de quelques taxons :

Parmi les *Acanthodactyles* méridionaux, *Acanthodactylus scutellatus* et *A. dumerili* sont largement répandus dans l'aride inférieur et même l'aride supérieur, au nord des chotts ; cependant leur limite septentrionale ne dépasse pas la région de Gafsa. Cette limite septentrionale de leur extension dans tout ce secteur ouest n'est pas d'ordre climatique, l'étage bioclimatique aride dépassant largement celle-ci vers le nord, mais d'ordre édaphique, en raison de l'absence de biotopes à sables abondants.

Nous n'avons observé aucune population d'*A. boskianus* dans le saharien inférieur en dépit de la vaste répartition de cette espèce et de sa capacité de s'adapter à des climats désertiques au Moyen-Orient, en Arabie et au Maroc (GENIEZ, comm. pers.). Dans l'état actuel de nos investigations de terrain, son absence de ce sous-étage climatique en Tunisie est liée à l'absence ou à la rareté de ses biotopes préférentiels. Les grandes formations dunaires de l'Erg Oriental du Sahara constituent sans doute une contrainte à l'installation de ses populations.

Une chaîne montagneuse, comme la Dorsale qui coupe le pays obliquement de sud-ouest au nord-est, intervient sur les aires de distribution en modifiant les facteurs climatiques, édaphiques et de recouvrement végétal. Elle constitue ainsi une barrière à l'extension de quelques taxons. En effet, la distribution de quatre espèces : *Lacerta*

pater, *Podarcis hispanica*, *Psammmodromus algirus* et *P. blanci*, bute contre le flanc nord-ouest de la Dorsale qui constitue un obstacle à l'extension de ces taxons. *Lacerta pater* et *P. algirus*, qui sont largement répandus sous les bioclimats sub-humide et semi-aride situés au nord de la Dorsale, ne se rencontrent pas dans les mêmes étages localisés plus à l'est, sur le versant sud de cette chaîne. Il est clair que les conditions climatiques ne constituent pas, notamment pour ces deux derniers taxons, un facteur-limitant qui empêcherait la colonisation d'autres milieux de la Tunisie centrale. Par contre, la Dorsale est franchie vers le nord par des espèces comme, par exemple, *Acanthodactylus maculatus*.

L'impact aréographique des facteurs édaphiques peut se manifester, dans certains cas, à courte échelle d'espace et de temps (crue, dégradations anthropiques...).

Parmi les facteurs biotiques, la variabilité du taux de recouvrement végétal contribue, comme le substrat dont il dépend souvent, à diversifier les biotopes, donc à augmenter la biodiversité locale. Les espèces coexistent alors en allotopie dans une mosaïque de milieux différenciés. En situation de syntopie vraie, le nombre d'espèces n'exécède pas trois ; c'est le cas en particulier des associations entre *Mesalina olivieri*, *Acanthodactylus maculatus* et *A. boskianus* ; *M. olivieri*, *Ophisops occidentalis* et *A. maculatus* ou encore *A. boskianus*, *A. blanci* et *A. maculatus*. La ségrégation partielle des niches est alors assurée soit par la taille, soit par un décalage dans les cycles d'activité journalière des espèces, comme NOUIRA (1982) l'a démontré pour les populations syntopiques de *M. olivieri* et *A. maculatus* des îles Kerkennah.

Cette étude des aires de distribution des Lacertidés en Tunisie et des facteurs écologiques qui contribuent à les délimiter nous permettra d'aborder ultérieurement, dans l'ensemble de ce pays, l'analyse de l'organisation de ces lézards en communautés différenciées.

REMERCIEMENTS

La présente étude a bénéficié de l'aide du Projet de Coopération inter-universitaire franco-tunisienne n° 57-20. Les auteurs adressent l'expression de leur gratitude aux Professeurs M. H. KTARI et M. A. NABLI pour les avoir accueilli dans les nombreuses missions pluridisciplinaires qu'ils ont organisées.

Bibliographie

- ANDERSON, O. A., 1892. On a small collection of mammals, reptiles and batrachians from Barbary. *Proc. Zool. Soc. London*, 14: 11-24.
- BAHA EL DIN, S. M., 1994. A contribution to the herpetology of Sinai. *Br. Herpetol. Soc.*, 48 : 18-27.
- BLANC, Ch. P., 1978a. Notes sur les reptiles de Tunisie : I. Contribution à l'étude des genres *Ophisops* Mén., 1832 et *Psammodromus* Fitz., 1826 (Reptilia : Lacertidae). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103 (2) : 143-154.
- BLANC, Ch. P., 1978b. Notes sur les reptiles de Tunisie : II. Les lézards du genre *Lacerta* L. (Sauria : Lacertidae). *Publ. Fac. Sci. Univ. Poitiers, Eco. Biog.* : 1-8.
- BLANC, Ch. P., 1978c. Observations sur *Lacerta hispanica* et *L. lepida* en Tunisie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103 (4) : 504-506.
- BLANC, Ch. P., 1979a. Études sur les *Acanthodactyles* de Tunisie. II. Relations biométriques. *Archs. Inst. Pasteur, Tunis*, 56 (1-2) : 57-65.
- BLANC, Ch. P., 1979b. Études sur les *Acanthodactyles* de Tunisie (Sauria : Lacertidae). III. Variabilité morphologique et ses implications systématiques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 104 (4) : 445-465.
- BLANC, Ch. P., 1980a. Notes sur les reptiles de Tunisie : IV. Observations sur la morphologie et les biotopes des *Mesalina* (Reptilia : Lacertidae). *C. R. Soc. Biogéographie*, Paris, 56 (491) : 53-61.
- BLANC, Ch. P., 1980b. Studies of the *Acanthodactylus* of Tunisia. IV. Geographic distribution and habitats. *J. Herpetology*, 14 (4) : 391-398.
- BLANC, Ch. P., 1986. Le peuplement en reptiles de l'extrême-sud Tunisien. *Amphibia-Reptilia*, 7 : 385-392.
- BLANC, Ch. P., 1988. Biogéographie des reptiles des îles Zembra et Zembretta. *Bull. Ecol.*, 19 (2-3) : 255-258.
- BLANC, Ch. P. & INEICH, I., 1985. Études sur les *Acanthodactyles* de Tunisie. VI. Les *Acanthodactyles* de l'extrême-sud tunisien. *Amphibia-Reptilia*, 6 : 45-52.
- BLANC, Ch. P. & NOUIRA, S., 1987. Études sur les *Acanthodactyles* de Tunisie. VII. Les *Acanthodactyles* méridionaux au sud du chott el Djérid. *Archs. Inst. Pasteur, Tunis*, 64 (1-2) : 89-100.
- BLANC, Ch. P. & NOUIRA, S., 1988. Faune herpétologique des îles Kerkennah. Inventaire et distribution. *Bull. Ecol.*, 19 (2-3) : 259-263.
- BLANC, Ch. P. & SCIORTINO, P., 1978. Études des *Acanthodactyles* de Tunisie. I. Observations sur le comportement d'*Acanthodactylus inornatus* (Reptiles, Lacertidés). *Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie*, 13 : 25-38.
- BLANC, Ch. P. & SNAME, M. H., 1980. Les reptiles et les batraciens de la région de Bouhedma. *Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie*, 15 : 3-9.
- BLANC, F., 1978. Étude immuno-chimique comparative des protéines sériques de Lacertiliens (Reptilia). *Archs. Inst. Pasteur, Tunis*, 53 (3) : 141-147.
- BLANC, F., 1988. Différenciation génétique d'*Acanthodactylus pardalis* dans quelques peuplements de Lacertiliens de Tunisie. *Bull. Écol.*, 19 (2-3) : 201-204.
- BLANC, F. & CARIOU, M. L., 1980. High genetic variability of lizards of the sand-dwelling Lacertid genus *Acanthodactylus*. *Genetica*, 54 : 141-147.
- BLANC, F. & CARIOU, M. L., 1987. Geographic variability of allozyme variation and genetic divergence between Tunisian lizards of sand-dwelling Lacertid genus *Acanthodactylus*. *Genetica*, 72 : 13-25.
- BLANC, F., CARIOU, M. L. & BLANC, Ch. P., 1981. Études sur les *Acanthodactyles* de Tunisie. V. Différenciation génétique et divergence. *Amphibia-Reptilia*, 3/4 : 329-335.
- BLANC, M., 1935. Faune tunisienne. Document dactylographié, Tunis : 239-277.
- BÖHME, W. & CORTI, C., 1993. Zoogeography of the lacertid lizards of the western Mediterranean basin. In : VALAKOS, E. et al. (eds.) : Lacertids of the Mediterranean region. *Hellenic Zool. Soc.* : 17-33.
- BOULENGER, G. A., 1881. On the lizards of the genera *Lacerta* and *Acanthodactylus*. *Proc. Zool. Soc. London* : 739-747.
- BOULENGER, G. A., 1891. Catalogue of the Reptiles and Batrachians of Barbary (Marocco, Algeria, Tunisia), based chiefly upon the notes and collections made in 1880-1884 by M. Fernand LATASTE. *Trans. Zool. Soc. London*, 13 (3) : 93-164.
- BOULENGER, G. A., 1918. Sur les lézards du genre *Acanthodactylus* Wieg. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 43 : 143-155.
- BUSACK, S. D., 1975. Biomass estimates and thermal environment of a population of the fringe-toad lizard *Acanthodactylus pardalis*. *Br. J. Herpetol.*, 5 : 457-459.
- CHABANAUD, P., 1916. Sur divers reptiles de Kébili (Sud tunisien) recueillis par M. le Commandant Vibert. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, 22 : 226-227.
- CHAIGNON, H. de., 1904. Contributions à l'histoire naturelle de la Tunisie. *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, 17 : 1-166.
- CHAIGNON, H. de., 1905. Excursion à la forêt de gommiers du bled Thala (Tunisie). *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, 18 : 150-157.
- CHIRIO, L. & BLANC, Ch. P., 1993. Existence in parapathy of two species of *Ophisops* in Algeria (Aurès) : Zoogeographical implications. *Amphibia-Reptilia*, 14 : 341-347.
- DOMERGUE, Ch., 1966. Liste des batraciens, chéloniens et sauriens de Tunisie et d'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie*, 9-10 : 75-80.
- DOMERGUE, F., 1900-1901. *Essai sur la faune herpétologique de l'Oranie*. L. Fouque, Oran : 104-120 ; 173-220 ; 233-262.
- ESCHERICH, C., 1896. Beitrag zur Fauna der tunisischen Insel Djerba. *Verhandl. Zool. Bot. Ges., Wien*, 46 : 268-279.

- GADEAU de KERVILLE, H., 1908. *Voyage zoologique en Kroumirie (Tunisie)*. Baillière, Paris : 94-96.
- GUIBE, J., 1950. Les Lézards de l'Afrique du nord (Algérie, Tunisie, Maroc). *La Terre et la Vie*, 97 (1) : 16-38.
- HAAS, G., 1951. Remarks of the status of the lizard *Eremias olivieri* Audouin. *Copeia*, 4 : 274-276.
- KONIG, A., 1892. Die Kriechtierfauna Tunesiens. S. B. *Niederrhein. Ges.* : 3-26.
- LANZA, B. & BRUZZONE, C. L., 1959. Erpetofauna dell'arcipelago della Galita (Tunisia). *Ann. Mus. Storia nat. Genova*, 71 : 40-56.
- LATASTE, F., 1881. Liste des Vertébrés recueillis par M. le Dr. André pendant l'expédition des Chotts. *Arch. Miss. Sc.*, 3 (7) : 398-400.
- LATASTE, F., 1885. Les Acanthodactyles de Barbarie et les autres espèces du genre. Description d'une nouvelle espèce du pays des Çomalis (*Acanthodactylus vaillanti*). *Ann. Mus. Genova*, 2 : 476-516.
- LE BERRE, M., 1989. *Faune du Sahara. 1 : Poissons - Amphibiens - Reptiles*. Lechevalier-R. Chabaud, Paris : 332 p.
- LE FLOC'H, E., 1989. Carte bioclimatique de la Tunisie. In : NABLI, M. A. (ed.) : *Essai de synthèse sur la végétation et la phyto-écologie tunisiennes. I. Eléments de botanique et phytoécologie*. Publ. Fac. Sci., Tunis.
- MARINKELLE, C. J., 1962. De slangen van Marokko, Algerië, Tunesië, en Libyë. *Lacerta*, 2/3 : 12-15.
- MAYET, V., 1903. *Catalogue raisonné des Reptiles et Batraciens de la Tunisie*. Expl. Sci. Tunisie, Paris, Zoologie : Reptiles et Batraciens : 32 p.
- MERTENS, R., 1929. Beitrage zur Herpetologie Tunesiens. *Senckenbergiana*, 11 (5/6) : 291-310.
- MERTENS, R., 1943. Zoologische Sammeltage auf Djerba, der Insel der Lotophagen. *Natur und Volk, Senck. Nat. Ges.*, 73 : 68-76.
- MOSAUER, W., 1934. The Reptiles and Amphibians of Tunisia. *Publ. Univ. Calif. Biol. Sci.*, 1 (3) : 49-64.
- MOURGUE, M., 1920. Reptiles recueillis de mai à juin au cours d'une excursion zoologique en Tunisie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 45 : 233-235.
- NOUIRA, S., 1982. Structure et dynamique du peuplement de Lacertidae des îles Kerkennah (Tunisie). Thèse de spécialité, Univ. P. & M. Curie, Paris : 119 p.
- NOUIRA, S., 1983. Partage des ressources alimentaires entre deux Lacertidae sympatriques des îles Kerkennah (Tunisie) : *Acanthodactylus pardalis* et *Eremias olivieri*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 108 (3) : 477-483.
- NOUIRA, S., 1986. La reproduction des populations d'*Eremias olivieri* (Reptilia, Lacertidae) aux îles Kerkennah. *Archs. Inst. Pasteur, Tunis*, 63 (4) : 543-551.
- NOUIRA, S., 1987. Détermination squelettochronologique de l'âge et analyse démographique d'une population d'*Acanthodactylus pardalis* (Lichtenstein, 1823) des îles Kerkennah. *Archs. Inst. Pasteur, Tunis*, 64 (3) : 351-362.
- NOUIRA, S., 1988. Structure et dynamique du peuplement de Lacertidae des îles Kerkennah (Tunisie). *Bull. Écol.*, 19 (2-3) : 363-366.
- NOUIRA, S., 1992. Estimation de l'âge et de la structure démographique de deux populations de *Mesalina olivieri* (Reptilia, Lacertidae) des îles Kerkennah (Tunisie). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 62 : 37-45.
- NOUIRA, S., 1996. Systématique, Écologie et Biogéographie évolutive des Lacertidae (Reptilia, Sauria). Importance dans l'herpétofaune tunisienne. Thèse de doctorat d'État. Faculté des Sciences de Tunis. : 345 p.
- NOUIRA, S. & BLANC, Ch. P., 1986. Le peuplement en reptiles au sud du chott el Djérid. *Archs. Inst. Pasteur, Tunis*, 63 (4) : 553-566.
- NOUIRA, S. & BLANC, Ch. P., 1993. Biodiversité et biogéographie des reptiles du sud tunisien. *Biogeographica*, 69 (3) : 89-104.
- NOUIRA, S. & BLANC, Ch. P., 1999. Description d'une nouvelle espèce d'acanthodactyle en Tunisie : *Acanthodactylus mechri-guensis* n. sp. (Sauria, Reptilia). *Atti Mem. Ente Fauna Siciliana*, 5 (1997-1998) : 103-110.
- NOUIRA, S. & MOU, Y. P., 1982. Régime alimentaire d'un Lacertidae *Eremias olivieri* (Audouin) des îles Kerkennah en Tunisie. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36 : 621-631.
- OLIVIER, E., 1896. Matériaux pour la faune de Tunisie. I. Catalogue des reptiles. *Rev. Sci. Bourdonnais Centre France, Moulins*, 9 : 117-128.
- PELLEGRIN, J., 1927. *Les reptiles et les batraciens de l'Afrique du Nord française*. Association Française Avancement Sciences, Constantine : 260-264.
- SALVADOR, A., 1982. A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria : Lacertidae). *Bonn. Zool. Monogr.*, 16 : 1-167.
- SCHLEICH, H. H., KASTLE, W. & KABISCH, K., 1996. *Amphibians and reptiles of North Africa*. Koeltz Sci. Publ., Koenigstein, Allemagne : 627 p.
- SCHNEIDER, V. R., 1969. Zur herpetofaune des Galite-archipels. *Aquarien und terrarien-Zeitschrift*, 22 (8) : 249-251.
- SHCHERBACK, N. N., 1971. Taxonomy of the genus *Eremias* (Sauria, Reptilia) in connection with the focuses of the desert-steppe fauna development in Paleoarctic. *Vest. Zool.*, 5 (2) : 48-55.
- THILENIUS, G., 1897. Herpetologische Notizen aus Süd-Tunis. *Zool. Jahrb., Jena*, 10 : 219-236.
- VERNET, R., GRENOT, C. & NOUIRA, S., 1985. Renouveau de l'eau et bilan énergétique journalier chez *Eremias olivieri* et *Acanthodactylus pardalis* (Sauria, Lacertidae), en milieu naturel. Îles Kerkennah (Tunisie). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 36 : 13-19.
- VERNET, R., GRENOT, C. & NOUIRA, S., 1988. Flux hydrique et métabolisme énergétique dans un peuplement de Lacertidae des îles Kerkennah (Tunisie). *Can. J. Zool.*, 66 : 555-561.
- WERNER, F., 1897. Ueber Reptilien und Batrachier aus Togoland, Kamerun und Tunis. *Verhandl. Zool. Bot. Ges., Wien*, 47 : 10-15.

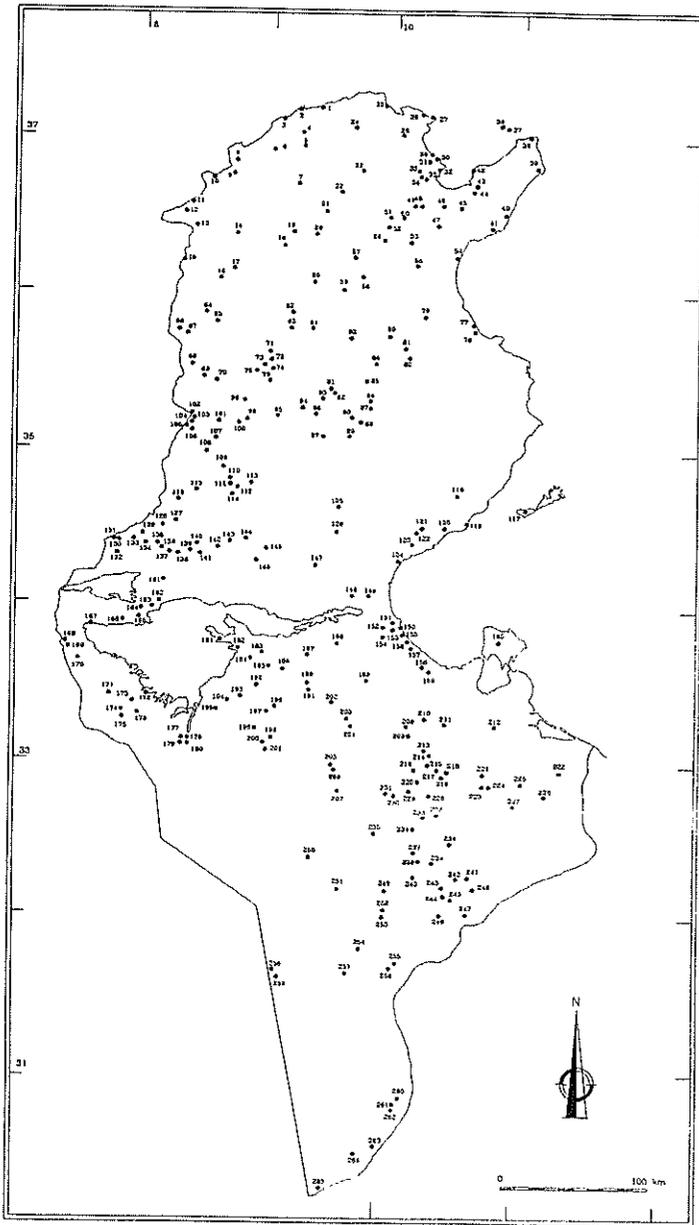
ANNEXE I.

LISTE DES STATIONS DE CAPTURE DES LACERTIDÉS EN TUNISIE

Listing of the sampling stations of Lacertids species in Tunisia

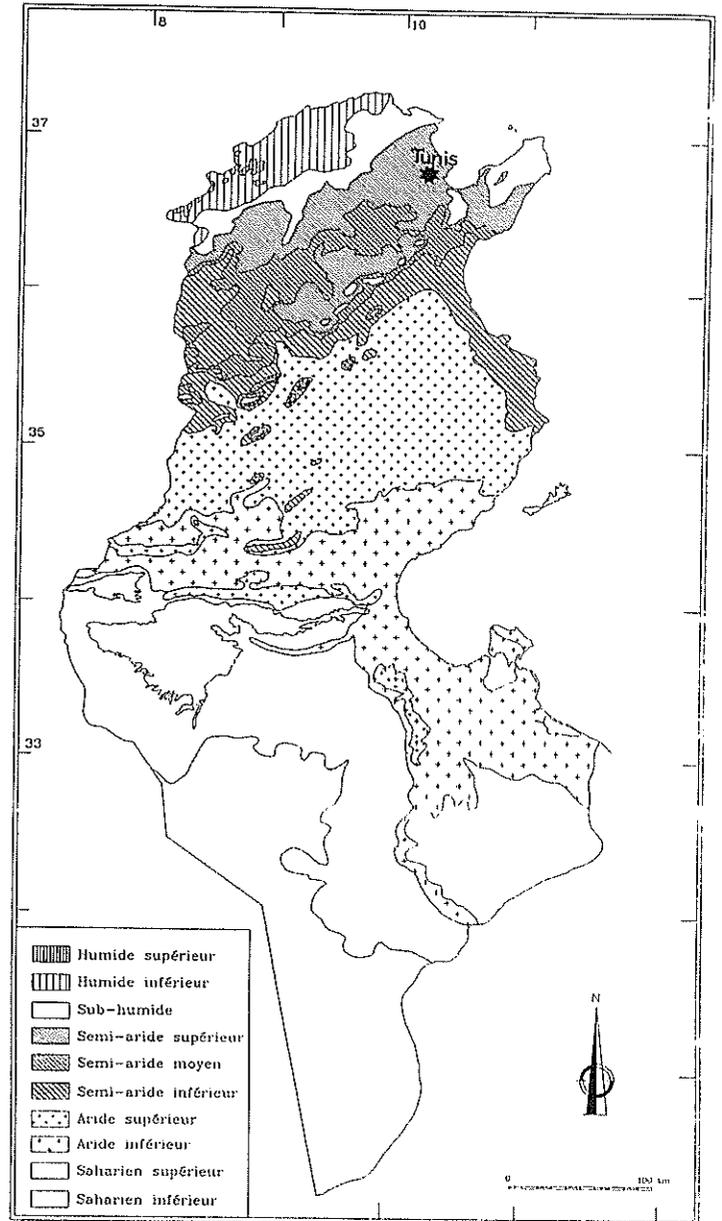
1	Oued M'hibess	55	Saouaf	109	Henchir Touil
2	Cap-Serrat	56	El Fahs	110	Henchir El Gourbaj
3	Sidi Mechrig	57	Dj. Mansour	111	Henchir El Kanon
4	Sejnane	58	Oum Labouab	112	Henchir Aïn Lalla
5	Dj. Tabouna	59	Dj. Bargou	113	Dj. Sidi Aïch
6	Ouechtata	60	Séliana	114	Plaine de Sidi Aïch
7	Oued Béja	61	Kesra	115	Majen Bel Abbès
8	Oued El Kébir N. Babouche	62	Dj. Souk El Jomaa N. Makthar	116	Oum Leksab
9	Aïn Draham	63	5 km S. Makthar	117	Kerkennah
10	Hammam Bourguiba	64	Tajerouine	118	Agareb
11	Dj. Rorra	65	Djerissa	119	Plage Chaffar
12	Aïn Soltane	66	Kalâat Sénane	120	10 km S. Mahrès, piste Graïba
13	Ghar Dimaou	67	Table de Jugurtha	121	Mi-chemin Graïba - Chaâl
14	Oued Mellègue N. Nebbeur	68	Haidra	122	Graïba
15	Sakit Sidi Youssef	69	Dj. Lajred	123	Hachichina
16	Oued Ermal	70	Dj. Bérino	124	3 km N. Skhira
17	3 km S.E. du Kef	71	Rouhia	125	Oued Leben, N. Meknassy
18	El Krib	72	Jedeliènne	126	Dj. Bouhedma
19	Dougga	73	Plaine et Dj. Oum Djeddour	127	Henchir Souatir
20	Dj. Chetlou	74	Sbiba	128	Moularès
21	Testour	75	Kef Soltane	129	Mi-chemin Tamerza - Moularès
22	Dj. Srina, 10 km N.W. Mejez El Bab	76	Dj. Tioucha	130	Tamerza
23	Dj. Lansarine	77	Sousse Erriyadh	131	Midès
24	Ichkeul	78	Zaouiet-Sousse	132	Chébika
25	Plage Errimel, Bizerte	79	Sebkhet El Kalbia	133	15 km E. Tamerza, route Redeyef
26	Rafraf	80	16 km N.W. Kairouan	134	Redeyef
27	Ghar El Melh	81	5 km N. Kairouan	135	Ras El Aïn
28	Oued Mabtough	82	Sidi Amor El Knani	136	Gorges de l'Oued Thélja
29	Plage Raoued	83	Dj. Oueslett	137	Thélja
30	Gammarth	84	Oued Merguellil	138	Métlaoui
31	Piémont E. du Dj. Nahli, Ariana	85	Oued Zéroud	139	Kef Echfair
32	La Goulette	86	Nasrallah	140	Dj. Stah
33	Campus Universitaire, Tunis	87	Dj. Echrahil	141	Oued El Magroun
34	Tunis Dj. Jeloud	88	Sebkha N. Sidi Khlif	142	10 km S.W. Gafsa, route de Tozeur
35	Mégrine	89	Dj. Sidi Khlif	143	Entrée Gafsa, route de Tunis
36	Zembra	90	Dj. Nara	144	Oued Sned 19 km E. Gafsa, vers Meknassy
37	Zembretta	91	Oued El Foul	145	Dj. Orbata
38	El Haouaria	92	Hajeb El Ayoun	146	7 km S.E. El Guettar
39	Plage El Mansoura, Kélibia	93	PK 36 Hajeb - Sbeitla	147	PK 49 Gabès - Gafsa, flanc S. Dj. El Kir
40	Tazerka	94	PK 25 Hajeb - Sbeitla	148	El Fejej
41	Nabeul	95	Sbeitla	149	Dj. Tebaga-Fetnassa
42	Dj. Korbous	96	Jelma	150	Entrée Gabès, route de Tunis
43	Oued Bézérig	97	15 km N.W. Sidi Bouzid	151	7 km W. Gabès
44	Menzel Bouzalfa	98	Plaine et Dj. Semmama	152	15 km W. Gabès
45	Grambalia	99	Garâat Lâatâch	153	Chénini de Gabès
46	Dj. Ressay	100	Kasserine	154	Dj. Zemlet
47	Dj. Zit	101	Dj. Châambi	155	Téboulbou
48	Oudna	102	Aïn Bouderiès	156	5 km S. Téboulbou
49	Aqueduc romain route El Fahs	103	Sahraoui	157	Kettana
50	Dj. El Oust	104	Henchir Kousset	158	Mareth
51	Bir M'chargua	105	Bouchebka	159	Oued Zitoun, S. Mareth
52	Oued Méliane	106	Darnaia, flanc N. Dj. Tamismida	160	Djerba
53	Dj. Zaghouane	107	Kcham El Kalb	161	Pont de Gouifla, oued El Malah
54	Plage Salloum, E. Bouficha	108	Télépte		

162	Kriz	198	Dharet El Gaïed	231	Croisement des pistes de Ksar Ghilane, Guermassa et Bir Chehaba
163	Dégache	199	Kcham El Maâgal	232	Bir El Rey
164	5 km N. Tozeur	200	El Naïma, 76 km S. Kébili	233	Oued Dekouk
165	Oasis Tozeur	201	Dj. Jebil - Sih Lakbach	234	1 à 5 km sur la piste de Bir Amir
166	12 km N.E. Nefta	202	Bir Belhbale - Bir Zoumil	235	20 km S.W. Bir Amir
167	10 km S.W. Nefta	203	Bir Soltane	236	Erg El Miit
168	Hazoua	204	Oued El Hallouf	237	PK 23 Tatahouine - Remada
169	5 km S.E. Hazoua	205	Ksar Ghilane	238	15 km N. Remada
170	10 km S.W. Hazoua	206	5 km S. Ksar Ghilane	239	Oued Semna
171	Bir Roumia	207	23 km S. Ksar Ghilane	240	Dj. Nador - Oum Sedir
172	Garaât El Alia	208	Beni Khédache	241	Oued Oum Souigh, 18 km E. Remada
173	Réjim Maâtoug	209	Oued El Krecheb, 7 km de Bénini	242	Oum Souigh
174	Bir El Halma	210	Falaises Mednine - Beni Khédache	243	Oued Nekrif
175	Margueb Mohamed	211	9 km S. Mednine	244	Dj. Nekrif
176	Bir Zouita	212	Chahbaniya	245	PK 13 Remada - Dhibet
177	2 km N. Shane El Mahdess	213	Ksar Hedada	246	Bir Maghni
178	Bir El Aïn, chott Sif Ouknass	214	Ghomrassen	247	5 km N. Dhibet
179	Shane El Mahdess	215	Cheraf, S. Ghomrassen	248	Dj. Zougar
180	Bir Touilet Ben Hasna	216	Guermassa	249	Borj Bourguiba, Krechem Erramla
181	Débabcha-Fetnassa	217	Tlallet	251	Oued Guecira, 34 km W. Borj Bourguiba
182	Negga-Tombar	218	5 km N.E. Tatahouine	252	Ras El Abiod, 16 km S. Borj Bourguiba
183	Flanc S.E. Dj. Tebaga, proximité Kébili	219	Entrée de Tatahouine, Chénini de Tatahouine, Dj. Rehach, 9 km S. Kirchaou	253	Oued Tfourent, 20 km S. Borj Bourguiba
184	Jemna	222	Taguelmit	254	Alou Essyour
185	Oued Dzou	223	7 km W. Beni Mehri	255	Erg Jenein
186	Bir Agreb	224	3 km W. Beni Mehri	256	Garaât El Khil
187	N. Dj. Tebaga, S. Saïdane	225	Croisement des pistes : Ksar Ouled Aoun, Ksar Cherchara et Ksar El Morra	257	Oued Jenein
188	Dj. Aziza	226	6 km de Ksar Ouled Aoun et 14 km W. Ksar El Morra	258	El Borma, Erg El Borma
189	Tamezret	227	S.E. Sebkheth El Krialate direction Bir Oum El Hebel	260	Tiaret
190	Bir Rhézène	228	PK 65 Tatahouine - Remada	261	Oued Mechiguig
191	Mazouzia Garaât Ettbal	229	4 km S. Douiret	262	Aïn Tiaret
192	5 km N. Douz	230	16 km S. Douiret	263	Guelb El Anz
193	Zâafrane			264	Bab El Azel, 7 km N. Borj El Khadra
194	Rdîma				
195	Sabria				
196	Bir Miizil				
197	El Berga				



ANNEXE 2.
RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE
DES 256 POINTS D'ÉCHANTILLONNAGE
DES LACERTIDÉS EN TUNISIE.

*Geographic distribution
of the 256 sampling stations
of Lacertids lizards in Tunisia.*



ANNEXE 3.
CARTE BIOCLIMATIQUE DE LA TUNISIE,
D'APRÈS E. LE FLOC'H (1989).

*Bioclimatic map of Tunisia,
after E. LE FLOC'H (1989).*