

## VARIATIONS DE LA DENSITÉ ET DE LA TAILLE CORPORELLE EN FONCTION DE L'ABONDANCE ET DE LA COMPOSITION DU PEUPEMENT DE PROIES DANS TROIS POPULATIONS DE LÉZARDS VIVIPARES DU MONT LOZÈRE

Mehrdad KHODADOOST \*, Thierry PILORGE \* et Alfredo ORTEGA \*\*

Un des écueils majeurs de nombreuses études de dynamique des populations réside dans la pauvreté des données concernant le biotope et les relations des espèces avec celui-ci. Elles demeurent trop souvent superficielles, de sorte que les hypothèses formulées pour comprendre l'adaptation des populations à leur environnement et les fluctuations de leurs performances démographiques restent, la plupart du temps, invérifiables. C'est probablement l'un des obstacles majeurs au progrès des connaissances dans le domaine de la théorie des stratégies adaptatives (Barbault, 1984).

Les ressources trophiques constituent un aspect important de l'environnement dans lequel vit une population donnée. L'abondance des proies par rapport à la densité des prédateurs est apparue depuis longtemps comme un facteur capable de limiter les effectifs de ceux-ci (cf. notamment Hairston *et al.*, 1960). Plus récemment, l'accent a été mis sur la relation connue depuis longtemps, mais reprise plus systématiquement depuis quelques années, entre la taille des proies et celle des prédateurs (Barbault, 1981 ; Peters, 1983).

Le Lézard vivipare, *Lacerta vivipara* J. fait l'objet depuis maintenant plus de 20 ans d'études écologiques approfondies, notamment dans le domaine de la dynamique des populations (cf. entre autres Avery, 1975 a et 1975 b ; Bauwens et Thoen, 1981 ; Bauwens et Verheyen, 1985 ; Heulin, 1985 a, 1985 b et 1985 c ; Pilorge, 1982 a ; Pilorge *et al.*, 1983 ; Pilorge, 1987). Quelques publications ont été consacrées à certains aspects de l'écologie trophique de cette espèce (Avery, 1966 et 1971 ; Heulin, 1986 ; Pilorge, 1982 b et 1982 c). L'objectif de cet article est de mettre en évidence l'existence éventuelle de relations entre la taille et l'abondance des proies et la taille et la densité des lézards dans trois populations du Mont Lozère.

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le Lézard vivipare est un petit Lacertidé (40-60 mm de longueur museau-cloaque pour les mâles adultes, 45-75 mm pour les femelles adultes) dont les

---

(\*) Laboratoire d'Ecologie, U.A. 258 du C.N.R.S., Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05, France.

(\*\*) Instituto de Ecologia, A.C., Apartado Postal 18-845, Deleg. Miguel Hidalgo, 11800 México D.F., Mexique.

Les demandes de tirés-à-part sont à effectuer auprès de T. Pilorge.

féelles gardent les embryons dans l'utérus jusqu'à l'achèvement de leur développement. Il possède une aire de répartition extrêmement vaste, s'étendant de l'ouest de la France à l'Extrême Orient (Sibérie, nord de la Chine, Japon) et des Pyrénées au Cap Nord — au-delà du cercle arctique (Arnold, 1973 ; Arnold *et al.*, 1978). Il se trouve jusqu'à au moins 2 000 m d'altitude dans les Pyrénées (Roger Fons, comm. pers.) et les Alpes (observations personnelles). Il fréquente des milieux relativement humides, tels que prairies, landes et tourbières. Une aussi large répartition en fait un modèle de choix pour des études comparatives.

Les trois populations étudiées sont toutes situées dans des landes à callune du Mont Lozère (Massif Central, France), à quelques kilomètres les unes des autres et à la même altitude d'environ 1 400 m (lat. 44°25' N, long. 3°50' E). La station située au Mas de la Bargue (CMB) a une superficie d'environ 1,1 ha et est très bien délimitée par des frontières naturelles constituées par une forêt, un ruisseau et des pelouses pâturées où le Lézard vivipare est rare. La station du Chalet du Mont Lozère (CCML) a une surface sensiblement identique (1,1 ha) et est également délimitée par une forêt sur trois côtés et une pelouse où l'on ne trouve qu'exceptionnellement des lézards. Enfin, sur le Plateau de la Croix de l'Ermitte (CPCE), la parcelle d'étude est un quadrat à peu près carré de 0,53 ha, choisi en raison de la plus grande facilité à y capturer les lézards, mais ne présentant pas de véritable solution de continuité avec les alentours (cf. Pilorge, 1987, pour une description détaillée des trois stations d'étude).

L'abondance relative des proies sur chaque station a été évaluée en utilisant un filet-fauchoir. Le contenu du filet, après vingt coups donnés au ras de la végétation, était vidé dans des sacs plastiques contenant un tampon d'ouate imbibé d'éthyle acétate, puis récupéré dans des piluliers d'alcool à 70 %. Les relevés étaient effectués à 10 h 30, 12 h 00, 14 h 00, 16 h 00 et 17 h 30, et furent répétés plusieurs fois sur chaque station entre le 27 juin et le 3 juillet et entre le 27 juillet et le 8 août 1985. Le tri sous la loupe binoculaire munie d'un oculaire à micromètre permet de répartir les invertébrés en catégories taxinomiques (ordre) et en classes de taille (intervalles de 1 mm). Afin d'établir un indice comparable d'une station à l'autre et d'une saison à l'autre, les effectifs furent rapportés à une journée moyenne de 5 relevés.

Capturés à la main, les lézards sont codés individuellement par amputation de phalanges. A chaque capture, ils sont mesurés à l'aide d'un double décimètre gradué en millimètres (la longueur du bout du museau à la fente cloacale est arrondie au mm le plus proche). Au total, 473 lézards furent capturés et recapturés du 17 juin au 3 juillet 1985, et 122 du 23 juillet au 7 août 1985 à CMB ; 151 du 26 juin au 3 juillet et 106 du 25 juillet au 8 août 1985 à CCML ; 215 du 18 juin au 28 juin et 44 du 27 juillet au 9 août 1985 à CPCE. Les densités furent estimées à partir des données de captures-recaptures ainsi collectées par la formule de Schumacher-Eschmeyer (cf. Pilorge, 1981, pour les détails concernant cette méthode).

## RÉSULTATS

### *Les peuplements d'invertébrés*

L'indice d'abondance relative des proies est beaucoup plus élevé à CCML que sur les deux autres stations (Tableau I, test  $\chi^2$ ,  $P < 0,001$ ). Lors de la pre-

TABLEAU I

*Indice d'abondance des invertébrés fin juin-début juillet (1)  
et fin juillet-début août (2) sur les trois sites d'étude.*

	CMB	CCML	CPCE
1	386	595	368
2	213	602	118

mière période (fin juin-début juillet), cet indice est sensiblement identique à CMB et à CPCE ; en revanche, il est beaucoup plus élevé à CMB qu'à CPCE au cours de la deuxième période (fin juillet-début août). On observe également une diminution de l'abondance relative des proies sur ces deux sites entre les deux périodes, alors qu'elle se maintient au même niveau à CCML.

Nous avons comparé par des tests de  $\chi^2$  à trois échantillons, puis paire par paire, la composition taxinomique des échantillons d'invertébrés prélevés dans les trois stations (Tableau II). Pour la première période (fin juin-début juillet), toutes les comparaisons révèlent des différences significatives au seuil  $P < 0,005$ . En ce qui concerne les prélèvements effectués fin juillet-début août, seule la différence entre CMB et CCML est significative au seuil  $P < 0,005$ . La différence entre CMB et CPCE est significative au seuil  $P < 0,02$ , tandis qu'il

TABLEAU II

*Composition taxinomique (en %) des échantillons d'arthropodes prélevés  
aux deux périodes d'étude sur les trois sites.*

	CMB		CCML		CPCE	
	1	2	1	2	1	2
Homoptères	45,59	41,78	69,58	76,58	50,27	59,32
Diptères	22,28	30,52	9,08	3,82	11,41	7,63
Hétéroptères	3,37	8,92	6,39	8,14	6,79	12,71
Fourmis	5,70	0,94	1,68	0	4,34	1,69
Autres Hyméno.	3,11	7,04	2,86	3,32	2,99	6,78
Coléoptères	5,18	1,41	2,35	2,49	2,17	3,39
Orthoptères	1,81	2,35	5,55	2,82	1,63	1,69
Acariens	4,40	0,94	0	0,66	8,15	1,69
Araignées	3,63	3,76	0,50	1,66	3,26	4,24
Trichoptères	0,52	0	0,67	0,17	4,89	0
Thysanoptères	2,07	1,41	0,34	0,17	2,45	0,85
Chenilles	1,30	0,47	0,50	0,17	0,54	0
Lépidoptères	0	0	0,50	0	0	0
Autres larves	0,78	0,47	0	0	0,27	0
Divers	0,26	0	0	0	0,82	0

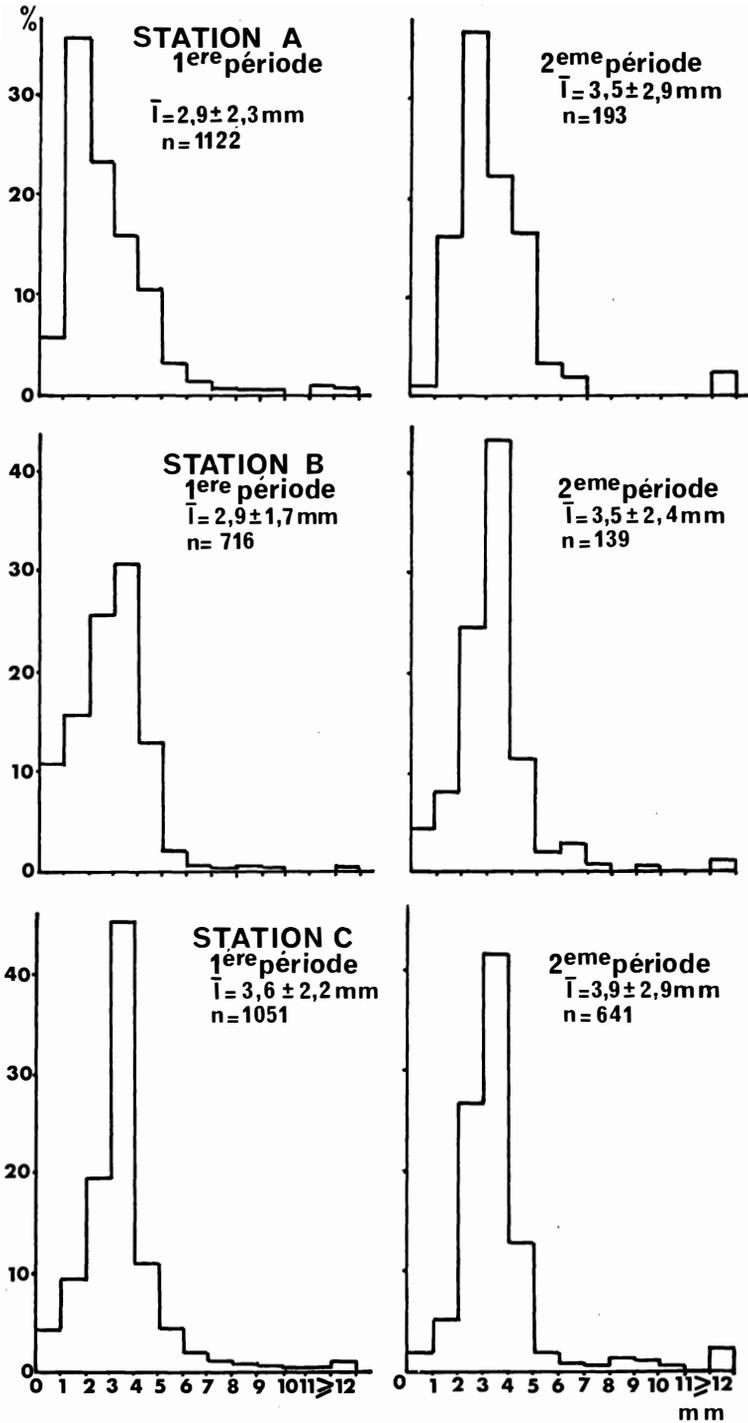


Figure 1. — Fréquence des arthropodes capturés par classe de taille et taille moyenne  $\pm 1$  écart-type (mm) par station et par période d'échantillonnage. Station A = CMB ; Station B = CPCE ; station C = CCML.

n'y a pas de différence significative entre CPCE et CCML ( $P > 0,05$ ). Sur les trois sites et aux deux périodes d'étude en 1985, les homoptères constituent de loin le groupe le plus abondant (de 42 à 76 % du total des échantillons). Vient ensuite les diptères, second groupe par son importance dans les relevés de la première période avec 9 à 22 % du total de l'échantillon. L'abondance particulière de cet ordre à CMB doit sans aucun doute être attribuée à la présence de chevaux sur les prés environnant la station. Fin juin-début juillet, les trois stations diffèrent par l'ordre d'importance des différents groupes d'arthropodes, en dehors des homoptères et des diptères (Tableau II). La comparaison portant sur la deuxième période met en évidence des différences beaucoup moins grandes, notamment entre CCML et CPCE où l'ordre des différents groupes est quasiment le même (Tableau II). On observe en particulier que les hétéroptères deviennent au cours de cette période l'un des trois groupes les plus fréquents dans les relevés. Globalement, en dépit des différences observées, une grande similitude apparaît dans la composition taxinomique des invertébrés présents dans le milieu.

La comparaison des distributions par tailles des invertébrés échantillonnés dans les trois biotopes (Figure 1) met en évidence une différence très significative entre les deux périodes d'étude à CMB et à CPCE (test de Kolmogorov-Smirnov,  $P < 0,01$ ), mais pas à CCML (test de K-S,  $P > 0,50$ ). La comparaison des différents biotopes fait apparaître des différences significatives entre les trois stations au cours de la première période (test de K-S,  $P < 0,001$ ) tandis que seule la distribution par tailles des invertébrés de CMB se distingue significativement des deux autres fin juillet-début août (test de K-S,  $P < 0,02$ ; test de K-S entre CPCE et CCML :  $P > 0,50$ ). Une analyse de variance montre que la taille moyenne des invertébrés (Figure 1) est significativement plus grande à CCML que sur les deux autres stations, aux deux périodes d'étude ( $P < 0,001$ ). Il y a également des différences significatives entre les deux périodes à CMB et CPCE, différence qui n'apparaît pas à CCML.

### *Les populations*

#### 1. Densités

Les densités présentées ici ne prennent pas en compte les juvéniles (lézards nés dans l'année) qui n'apparaissent que fin juillet-début août, et restent très difficiles à capturer pendant les premières semaines de leur vie.

À CMB, la densité est en moyenne de l'ordre de 1 000 individus par hectare, quelle que soit la période considérée (Tableau III). La densité semble aussi très stable à CCML, et comprise entre 500 et 600 ind. ha<sup>-1</sup>. C'est à CPCE qu'elle atteint son niveau le plus bas, les estimations fluctuant entre 464 ind. ha<sup>-1</sup> en juin-juillet et 226 ind. ha<sup>-1</sup> en juillet-août (Tableau III).

#### 2. Taille des adultes

La longueur corporelle moyenne des adultes au mois de juin est présentée dans le tableau IV. En 1985, les femelles de CCML sont significativement plus grandes que celles de CMB et de CPCE ( $P < 0,005$ ). Il n'y a pas de différence significative entre ces deux dernières populations. En ce qui concerne les mâles, ceux de CPCE sont significativement plus petits que ceux des deux autres populations tandis qu'il n'y a aucune différence entre CMB et CCML.

TABLEAU III

*Densités ( $N. ha^{-1}$ ) des trois populations au cours des deux périodes d'étude.  
Les intervalles de confiance sont indiqués entre parenthèses.*

	6-85	7-85
CMB	1 040 (749-1 907)	990 (942-1 047)
CCML	516 (404-632)	600 (332-3 136)
CPCE	464 (368-618)	226 (108-344)

TABLEAU IV

*Longueur corporelle moyenne (en mm) des lézards  
des trois populations en juin 1985.*

*La moyenne est donnée  $\pm 1$  écart-type. Entre parenthèses est indiquée la taille de l'échantillon.*

		♀	♂
1985	CMB	54,1 $\pm$ 5,4 (n = 130)	50,4 $\pm$ 4,2 (n = 69)
	CCML	57,6 $\pm$ 4,4 (n = 36)	50,7 $\pm$ 2,4 (n = 23)
	CPCE	53,9 $\pm$ 4,7 (n = 70)	47,6 $\pm$ 4,4 (n = 23)

## DISCUSSION

La confrontation des données ci-dessus, concernant les ressources trophiques d'une part et les densités et les tailles des lézards de l'autre, conduit aux constatations suivantes :

1. Il n'y a aucune relation entre le niveau de densité des populations de lézards et l'abondance des invertébrés échantillonnés. Ce résultat pourrait bien entendu être attribué à un biais méthodologique lié à la technique du filet-fauchoir. Néanmoins, la même observation a été effectuée indépendamment par Bauwens sur des populations de lézards vivipares en Belgique (comm. pers.). Ceci nous renforce dans l'idée que la densité ne serait pas limitée par l'abondance des proies, mais peut-être par certains facteurs physiques tels que la structure et l'hétérogénéité du milieu (Pilorge, 1987).

2. Il y a une bonne corrélation entre la taille moyenne des femelles dans chaque population et l'abondance des proies dans le milieu (Tableaux I et IV). Ceci suggère que la croissance des lézards est en grande partie conditionnée par la quantité de nourriture disponible par individu. Toutefois, on devrait alors s'attendre à ce que les femelles atteignent une taille supérieure à CPCE par rap-

port à CMB, ce qui n'est pas le cas. La taille des femelles est donc vraisemblablement limitée aussi par d'autres facteurs, tels qu'une éventuelle différence de pression de prédation agissant sur la longévité moyenne des lézards et par conséquent sur leur longueur corporelle moyenne.

3. On observe la même relation entre taille moyenne des femelles et taille moyenne des invertébrés échantillonnés. On peut penser que dans un milieu où les proies sont plus grandes, les animaux de plus grande taille capables de consommer des proies en moyenne plus grandes seront favorisés par rapport aux individus plus petits dont le spectre de tailles des proies est plus limité. Il se peut aussi que, des proies de plus grande taille étant énergétiquement plus profitables que des petites proies, la croissance des lézards dans la population où les proies sont les plus grandes (CCML) soit plus importante que dans les deux autres.

4. La plus petite taille moyenne des mâles à CPCE par rapport aux deux autres populations souligne une fois de plus l'importance d'autres facteurs que la taille et l'abondance des proies dans la limitation de la taille des lézards.

Finalement, il est bien clair que la taille et l'abondance des proies influent sur la taille des lézards par l'intermédiaire de la croissance, comme le montre les différences de vitesse de croissance entre les trois populations (celle-ci étant sensiblement supérieure à CCML par rapport aux deux autres populations ; Pilorge, données non publiées). Cependant, il apparaît tout aussi évident que d'autres facteurs, tels que la structure et l'hétérogénéité du milieu physique et la prédation, jouent un rôle non négligeable dans la limitation des densités et de la taille corporelle des lézards dans les trois populations de *L. vivipara* du Mont Lozère.

On ne manquera pas de reprocher aux raisonnements qui précèdent de s'appuyer sur des échantillonnages de peuplements d'invertébrés fondamentalement biaisés du fait de la technique utilisée. Cependant, Heulin (1986) a montré que les trois techniques qu'il a utilisées — pots-pièges dits de Barber, pièges à glu, et filet-fauchoir — donnaient des résultats tout à fait comparables et variant dans le même sens d'un milieu à un autre. Il reste bien entendu à élucider dans quelle mesure les échantillons prélevés sont représentatifs des proies réellement consommées par les lézards vivipares. Ceci ne pourra être connu qu'en pratiquant l'analyse de leurs contenus stomacaux. Néanmoins, les études déjà réalisées sur d'autres populations (Avery, 1966 ; Heulin, 1986 ; Pilorge, 1982 b) montrent que les homoptères et les araignées constituent de manière assez constante les groupes de proies les plus consommés. Les échantillons d'invertébrés réalisés ici sont donc au moins partiellement représentatifs de ce qui compose le régime alimentaire des lézards vivipares du Mont Lozère.

## RÉSUMÉ

La taille corporelle des individus et la densité ont été mis en parallèle avec l'abondance et la taille des invertébrés présents dans le milieu dans trois populations de lézards vivipares, *Lacerta vivipara* J. De cette confrontation se dégagent les résultats suivants :

1) Il n'y a pas de relation entre la densité des populations de lézards et l'abondance des invertébrés échantillonnés.

2) Il y a une relation positive entre la taille moyenne des femelles dans chaque population et l'abondance des proies dans le milieu.

3) De même, on observe aussi une relation positive entre taille moyenne des femelles et longueur moyenne des invertébrés.

4) La plus petite taille moyenne des mâles dans une des populations par rapport aux deux autres souligne l'importance du rôle joué par d'autres facteurs que les seuls facteurs trophiques considérés ici.

Quelques hypothèses sont formulées pour tenter d'expliquer ces résultats. Il est cependant indispensable de faire intervenir d'autres facteurs du milieu — structure du milieu physique, prédation, etc. — pour comprendre les différences observées entre ces diverses populations de lézards.

## SUMMARY

Body size and density have been compared with the abundance and the size of invertebrates found in the environment in three populations of the common lizard, *Lacerta vivipara* J. This comparison leads to the following results :

1) There is no relationship between the density level of the lizard populations and the abundance of the invertebrates sampled.

2) There is a positive relationship between the average body size of females in each population and the abundance of prey in the biotope.

3) There is also a positive relationship between female average body size and the average body length of invertebrates.

4) The smaller size of males in one of the populations with regard to the other two stresses the importance of other factors than the trophic variables considered here.

Some hypotheses are formulated to try to explain these results. Nevertheless, it is obvious that other factors must be taken into consideration — physical structure of the environment, predation, etc. — to understand the differences observed among these populations.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions particulièrement Robert Barbault, ainsi que les membres du GRECO 82. La plupart des idées discutées ici firent l'objet de passionnantes discussions. En outre, ce travail n'aurait jamais pu voir le jour sans l'aide financière du C.N.R.S., par l'intermédiaire de l'A.T.P. n° 960088 et du GRECO n° 82.

## RÉFÉRENCES

- ARNOLD, E.N. (1973). — Relationships of the palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia : Lacertidae). *Bull. Brit. Mus. Zool.*, 25 : 291-366.
- ARNOLD, E.N., BURTON, J.A. et OVENDEN, D.W. (1978). — *Tous les Reptiles et Amphibiens d'Europe en couleurs*. Elsevier Séquoia.

- AVERY, R.A. (1966). — Food and feeding habits of the Common lizard (*Lacerta vivipara*) in the west of England. *J. Zool., Lond.*, 149 : 115-121.
- AVERY, R.A. (1971). — Estimates of food consumption by the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *J. Anim. Ecol.*, 40 : 351-365.
- AVERY, R.A. (1975 a). — Age structure and longevity of common lizard (*Lacerta vivipara*) populations. *J. Zool., Lond.*, 176 : 555-558.
- AVERY, R.A. (1975 b). — Clutch size and reproductive effort in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Oecologia*, 19 : 165-170.
- BARBAULT, R. (1981). — *Ecologie des populations et des peuplements. Des théories aux faits.* Masson.
- BARBAULT, R. (1984). — Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégié entre écologistes et généticiens de populations ? *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, 5 : 243-259.
- BAUWENS, D. et THOEN, C. (1981). — Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *J. Anim. Ecol.*, 50 : 733-743.
- BAUWENS, D. et VERHEYEN, R.F. (1965). — The timing of reproduction in the lizard *Lacerta vivipara* : differences between individual females. *J. Herpetol.*, 19 : 353-364.
- DUNHAM, A.E. (1982). — Demographic and life-history variation among populations of the Iguanid lizard *Urosaurus ornatus* : implications for the study of life history phenomena in lizards. *Herpetologica*, 38 : 208-221.
- FERGUSON, G.W., BOHLEN, C.H. et WOOLLEY, H.P. (1980). — *Sceloporus undulatus* : comparative life history and regulation of a Kansas population. *Ecology*, 61 : 313-322.
- HAIRSTON, N.G., SMITH, F.E. et SLOBODKIN, L.B. (1960). — Community structure, population control and competition. *Am. Nat.*, 94 : 412-425.
- HEULIN, B. (1985 a). — Densité et organisation spatiale des populations du Lézard vivipare *Lacerta vivipara* (Jacquin, 1787) dans les landes de la région de Paimpont. *Bull. Ecol.*, 16 : 177-186.
- HEULIN, B. (1985 b). — Maturité sexuelle et âge à la première reproduction dans une population de plaine de *Lacerta vivipara*. *Can. J. Zool.*, 63 : 1773-1777.
- HEULIN, B. (1985 c). — Démographie d'une population de *Lacerta vivipara* de basse altitude. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, 6 : 261-280.
- HEULIN, B. (1986). — Etude du régime alimentaire et de l'utilisation des ressources trophiques dans trois populations de *Lacerta vivipara*. *Acta Oecol. Oecol. Gener.*, sous presse.
- PETERS, R.H. (1983). — *The ecological implications of body size.* Cambridge University Press.
- PILORGE, T. (1981). — Structure et dynamique d'une population du Lézard vivipare. Signification adaptative de la viviparité chez les lézards. *Publ. Lab. Zool. E.N.S.*, 18 : 1-152.
- PILORGE, T. (1982 a). — Stratégie adaptative d'une population de montagne de *Lacerta vivipara*. *Oikos*, 39 : 206-212.
- PILORGE, T. (1982 b). — Régime alimentaire de *Lacerta vivipara* et *Rana temporaria* dans deux populations sympatriques du Puy-de-Dôme. *Amphibia-Reptilia*, 3 : 27-31.
- PILORGE, T. (1982 c). — Ration alimentaire et bilan énergétique individuel dans une population de montagne de *Lacerta vivipara*. *Can. J. Zool.*, 60 : 1945-1950.
- PILORGE, T. (1987). — Density, size structure, and reproductive characteristics of three populations of *Lacerta vivipara* (Sauria, Lacertidae). *Herpetologica*, sous presse.
- PILORGE, T., XAVIER, F. et BARBAULT, R. (1983). — Variations in litter size and reproductive effort within and between some populations of *Lacerta vivipara*. *Holarct. Ecol.*, 6 : 381-386.
- SNELL, H.L., SNELL, H.M. et TRACY, C.R. (1984). — Variation among populations of Galapagos land iguanas (*Conolophus*) : contrasts of phylogeny and ecology. *Biol. J. Linnean Soc.*, 21 : 185-207.
- TINKLE, D.W. et BALLINGER, R.E. (1972). — *Sceloporus undulatus* : a study of the intraspecific comparative demography of a lizard. *Ecology*, 53 : 570-584.