

ÉCOLOGIE TROPHIQUE D'UNE POPULATION DE LÉZARDS DES MURAILLES *PODARCIS MURALIS* DANS L'OUEST DE LA FRANCE

Yung-Ping MOU

Laboratoire d'Ecologie, U.A. 258 du CNRS, Ecole Normale Supérieure *

Les études consacrées à l'écologie trophique des Lacertidés se réduisent généralement à un inventaire des proies consommées et à l'analyse de leur fréquence dans le régime alimentaire. Elles s'appuient sur des résultats obtenus soit par observation directe des proies capturées (Rollinat, 1934), soit par étude des contenus stomacaux de spécimens sacrifiés (Angelov, Tomov et Gruev, 1966 ; Kabisch et Engelmann, 1969 ; Mou et Barbault, 1986 ; Pilorge, 1982 ; Sadek, 1981), soit encore par l'analyse des restes de proies dans les excréments des lézards (Strijbosch *et al.*, 1980). Faute de données sur la disponibilité réelle des proies ces travaux renseignent mal sur la stratégie alimentaire des Lézards étudiés. Seules les études de Avery (1966) et Heulin (1986) sur *Lacerta vivipara* abordent cet aspect de la question.

Dans la présente étude, la stratégie alimentaire du Lézard des murailles (*Podarcis muralis*) est définie qualitativement et quantitativement par comparaison avec la disponibilité en proies du milieu dans le cas d'une population de l'Ouest de la France (Chizé, Deux-Sèvres ; 46° 07' Latitude Nord, 0° 25' Longitude Ouest).

MATÉRIEL

Le Lézard des murailles est une espèce très répandue en Europe (voir Arnold *et al.*, 1978 et Parent, 1978, 1981), d'observation aisée, commune à la fois sur le continent et en milieu insulaire.

A Chizé, les lézards étudiés vivent dans une station de recherche en clairière de forêt, constituée de bâtiments séparés par des étendues de gazon. La station héberge des chats et des chiens qui, avec les êtres humains, peuvent exercer une prédation réelle sur les lézards des murailles sans être des prédateurs *sensu stricto* de cette espèce. Elle est fréquentée en outre par de véritables prédateurs de *P. muralis* tels que la Corneille noire (*Corvus corone*), la Couleuvre verte et jaune (*Coluber viridiflavus*), la Couleuvre d'Esculape (*Elaphe longissima*) et, dans des bacs d'élevage à l'extérieur, la Vipère aspic (*Vipera aspis*), la Vipère péliade (*V. berus*) et la Vipère ammodyte (*V. ammodytes*).

MÉTHODES

Le présent travail repose sur l'analyse de 408 contenus stomacaux prélevés à Chizé, au printemps (avril-mai) et en été (principalement août) de 1982 et 1983.

Les lézards sont mesurés puis disséqués et les contenus stomacaux sont analysés sous loupe binoculaire. L'appartenance taxinomique de chaque proie a été déterminée jusqu'à l'ordre. La proportion des proies indéterminables ne fut que de 0,3 % (7/2037).

* Adresse : 46, rue d'Ulm, F-75230 Paris Cedex 05.

La composition du régime alimentaire de la population a été définie à partir du spectre des proies ingérées classées par catégories taxinomiques d'une part, par classes de taille d'autre part. Cette dernière approche est particulièrement importante car l'on sait que le choix des proies, chez la majeure partie des prédateurs insectivores étudiés, dépend dans une large mesure de leur taille relative par rapport à celle du prédateur (voir Barbault, 1981 et Peters, 1983). A cette fin, la longueur des proies a été mesurée sous loupe binoculaire, à l'aide d'un oculaire à micromètre.

Les données brutes sont soumises à une analyse d'abondance relative des diverses catégories de proies, en pourcentage de la totalité des proies déterminées. Toutefois ce mode d'analyse risque d'attribuer la même importance à des proies de valeur énergétique très dissemblable (Barbault, 1974). En effet, l'image du spectre alimentaire peut être sensiblement affectée par la capture occasionnelle de proies très grosses ou très groupées.

Pour pallier cet inconvénient, a été également utilisée l'analyse des degrés de présence (Lescure, 1971), rapport du nombre d'estomacs contenant une catégorie de proies donnée au nombre total d'estomacs examinés, analyse pratiquée déjà dans plusieurs études de régime alimentaire d'Amphibiens et de Reptiles (Lescure, 1971 ; Barbault, 1974, 1975 ; Mou, 1986 ; Mou et Barbault, 1986 ; Nouira et Mou, 1982 ; Pilorge, 1982).

Pour comparer globalement les échantillons de proies consommées, on a calculé l'amplitude du régime alimentaire au moyen de l'indice de diversité standardisé E .

$$E = (A - 1)/(S - 1)$$

où A est l'indice de diversité de Simpson (1949) : $A = 1/(\sum p_i^2)$

où p_i est la fréquence relative de la ressource de la catégorie i dans l'ensemble des S catégories de proies utilisées. E varie de 0 (une seule catégorie consommée) à 1 (même abondance pour toutes les catégories).

Des informations précises sur la disponibilité réelle des ressources (proies) sont nécessaires pour mieux comprendre l'utilisation des ressources alimentaires faite par la population de *P. muralis* de Chizé. Parmi les nombreuses méthodes d'échantillonnage disponibles (voir : Lamotte et Bourlière, 1969 ; Southwood, 1978), a été choisie la méthode du relevé sur carré à ciel ouvert, qui donne une image relativement plus représentative des peuplements d'invertébrés dans la nature (Blandin, communication personnelle). Une enceinte carrée à parois métalliques de 50 cm de long et 20 cm de hauteur a été utilisée à cette fin. Un échantillon comprend quatre relevés (qui font au total 1 m²) réalisés selon le même processus : collecte de tous les invertébrés avec l'ensemble des végétaux et des 3 premiers centimètres de sol, suivie du tri manuel des spécimens identifiés et mesurés ensuite sous la loupe binoculaire. Il est clair que cette méthode n'est pas parfaite, certains invertébrés capables de sauter ou de voler, tels que les Orthoptères, les Diptères, les fourmis ailées, étant mal échantillonnés. Toutefois ces catégories de proies sont sans doute aussi les plus difficiles à capturer pour les lézards.

Les divers spectres de proies observés (consommés ou disponibles) ont été comparés à l'aide de l'indice de Schoener (1968), compte tenu des conclusions de Linton *et al.* (1981) quant aux avantages et inconvénients des divers estimateurs possibles.

$$\text{L'indice de Schoener est : } C_{jk} = 1 - 0,5 \sum |p_{ij} - p_{ik}|$$

où p_{ij} et p_{ik} sont les fréquences ou importances relatives des proies de la catégorie i respectivement dans les échantillons j et k . C_{jk} varie de 0 (pas de recouvrement) à 1 (recouvrement total).

Les comparaisons statistiques sont effectuées soit par le t-test lorsque les conditions d'application sont satisfaites, soit par des tests non paramétriques tels que le χ^2 , quand il s'agit de données nominales et celui de Kolmogorov-Smirnov, quand il s'agit de données ordinales en spectres par classes.

RÉSULTATS

I. — COMPARAISON ENTRE LES PROIES CONSOMMÉES ET LES PROIES DISPONIBLES À CHIZÉ

1. Aspect taxinomique

1) Proies consommées

a) Analyse des fréquences

Les proies les plus abondantes dans le régime alimentaire de *P. muralis* à Chizé (Tableau I) sont, sur l'ensemble des périodes considérées, les Arachnides,

TABLEAU I

*Fréquence relative des diverses catégories taxinomiques de proies
en pourcentage de la totalité des proies ingérées par P. muralis de Chizé.*

Les chiffres corrigés en éliminant les fourmis sont donnés entre parenthèses.

Année	1982				1983			
	Printemps		Eté		Printemps		Eté	
Proies	Lézards		Lézards		Lézards		Lézards	
	Jeunes N = 3	Adultes N = 10	Jeunes N = 13	Adultes N = 66	Jeunes N = 62	Adultes N = 82	Jeunes N = 92	Adultes N = 80
Arachnides	21,1	11,0	22,2	14,2	33,3	26,0	37,8	6,8 (10,8)
Isopodes	-	6,8	-	11,5	26,2	31,4	8,1	5,4 (8,6)
Coléoptères (imagos)	-	8,2	-	9,6	9,5	9,5	3,3	5,1 (8,0)
Hyménoptères*	10,5	6,8	7,4	21,5	3,2	3,0	1,4	9,0 (14,2)
Formicidae	-	-	3,7	10,4	-	0,6	9,4	50,4* (-)
Homoptères	68,4	64,4°	14,8	3,5	2,4	4,1	13,6	5,5 (8,8)
Hétéroptères	-	1,4	18,5	6,5	1,6	1,8	6,1	3,7 (5,8)
Diptères (imagos)	-	-	11,1	2,3	13,5	5,9	4,7	2,1 (3,4)
Orthoptères	-	1,4	3,7	5,4	0,8	-	2,0	3,2 (5,0)
Larves de Lépidoptères	-	-	11,1	6,9	-	3,0	3,1	1,3 (2,1)
Larves de Coléoptères	-	-	-	1,5	1,6	5,9	2,4	1,7 (2,6)
Gastéropodes	-	-	3,7	1,9	4,0	3,6	3,3	1,2 (1,9)
Myriapodes	-	-	3,7	0,4	-	-	0,4	0,4 (0,6)
Collemboles	-	-	-	0,4	0,8	-	1,6	0,7 (1,1)
Lépidoptères (imagos)	-	-	-	1,5	-	1,2	-	0,2 (0,4)
Névroptères	-	-	-	1,5	-	-	0,6	0,1 (0,2)
Dermaptères	-	-	-	-	1,6	2,4	1,0	0,8 (1,3)
Oligochètes	-	-	-	-	1,6	1,8	0,2	0,4 (0,6)
Larves de Diptères	-	-	-	0,4	-	-	0,8	1,9 (3,0)
Dictyoptères	-	-	-	0,4	-	-	-	- (-)
Thysanoptères	-	-	-	-	-	-	-	0,1 (0,2)
Lézards	-	-	-	-	-	-	-	0,1 (0,2)
Psocoptères	-	-	-	-	-	-	0,2	- (-)
Nombre total des proies	19	73	27	260	126	169	508	848 (537)

* Fourmis non comprises

° 25 Aphides (pucerons) se trouvent dans un seul estomac, ce qui représente 34,2 % des proies dans l'échantillon considéré

• 5 estomacs contenant 77, 64, 60, 56 et 54 Fourmis respectivement, ce qui représente 36,7 % des proies ingérées (311/848) par les lézards de cet échantillon.

les Isopodes, les Coléoptères (imagos) et les Hyménoptères (fourmis exclues) chez les individus adultes, tandis que ce sont les Arachnides et les Homoptères chez les jeunes lézards.

Certaines proies peuvent être occasionnellement très fréquentes dans les estomacs telles que, chez les lézards adultes, les Homoptères au printemps 1982 (64,4 % de l'échantillon considéré) et les fourmis en été 1983 (50,4 % de l'échantillon considéré). Chez les jeunes lézards c'est le cas des Hétéroptères en été 1982 (18,5 %) et des Isopodes au printemps 1983 (26,2 %).

La différence entre les spectres alimentaires des jeunes et ceux des adultes n'est pas statistiquement significative aux printemps 1982 (χ^2 test, $P > 0,30$) et 1983 (χ^2 test, $P > 0,10$). En revanche, elle apparaît significative en été, aussi bien en 1982 (χ^2 test, $P < 0,01$) qu'en 1983 (χ^2 test, $P < 0,001$). L'analyse de l'amplitude du régime alimentaire en catégories taxinomiques (tableau II) montre que les indices de diversité sont presque identiques chez les jeunes et les adultes au printemps (en 1982 comme en 1983), tandis qu'elle révèle une plus grande diversité chez les jeunes que chez les adultes en été.

Une importante variation saisonnière du régime alimentaire apparaît chez les adultes en 1982 (χ^2 test, $P < 0,001$) et 1983 (χ^2 test, $P < 0,001$). L'analyse de l'amplitude du régime alimentaire montre qu'en 1982, celui-ci est plus diversifié en été qu'au printemps chez les jeunes lézards, tandis que c'est l'inverse en 1983, tant chez les jeunes que chez les adultes.

Il existe également une différence interannuelle importante du régime alimentaire (χ^2 test, $P < 0,001$ dans tous les cas) chez les adultes comme chez les jeunes, au printemps et en été. La diversité du régime est plus réduite en 1983 qu'en 1982, tant chez les jeunes que chez les adultes, au printemps comme en été.

La comparaison de la structure taxinomique du régime alimentaire entre jeunes et adultes montre que le régime alimentaire des jeunes ressemble beaucoup plus à celui des adultes au printemps (plus de 80 % de chevauchement) qu'en été (voir tableau II).

TABLEAU II

Amplitude du régime alimentaire en catégories taxinomiques des proies dans la population de P. muralis de Chizé (indice de diversité standardisé E) et chevauchements (C_{jk}) des spectres entre jeunes et adultes.

Période		Stade		C_{jk}
		Jeunes	Adultes	
1982	Printemps	0,46	0,43	0,82
1982	Eté	0,68	0,45	0,51
1983	Printemps	0,31	0,33	0,83
1983	Eté	0,24	0,12	0,47

b) Analyse des degrés de présence

Dans les estomacs des adultes de *P. muralis* on trouve régulièrement sur l'ensemble des périodes considérées des Isopodes, des Arachnides et des Coléoptères (imagos) (Tableau III). Les Orthoptères et les Hétéroptères sont abondamment consommés en été. Ces lézards consomment également beaucoup d'Hyménoptères (fourmis non comprises), des larves de Lépidoptères en été 1982 et des Homoptères et des fourmis en été 1983.

Chez les jeunes lézards, les Arachnides occupent une place relativement importante dans les contenus stomacaux examinés au printemps et en été aussi bien en 1982 qu'en 1983 (respectivement 66,7 % ; 30,8 % ; 43,5 % et 70,7 %). Les Homoptères et les Diptères (imagos) sont assez régulièrement trouvés dans les estomacs des jeunes *P. muralis*. Ceux-ci consomment souvent des Hétéroptères et des larves de Lépidoptères en été, ainsi que des Isopodes et des Coléoptères (imagos) en 1983.

Le spectre alimentaire, en présence relative, des jeunes lézards n'est significativement différent de celui des adultes qu'en été 1983 (χ^2 test, $P < 0,001$).

Il n'y a pas de différences saisonnières claires chez les adultes en 1982 (χ^2 test, $P > 0,50$), mais elles sont statistiquement significatives en 1983 (χ^2 test, $P < 0,001$). Il y a des différences interannuelles significatives chez les adultes (χ^2 test, $P < 0,001$ au printemps et en été) et chez les jeunes en été (χ^2 test, $P < 0,01$), mais non au printemps (χ^2 test, $P > 0,10$).

2) Proies disponibles dans le milieu

Les groupes les plus abondants dans l'échantillon du printemps 1983 sont par ordre décroissant, les fourmis, les Gastéropodes, les Oligochètes et les larves de Coléoptères. Dans l'échantillon de l'été 1983, ce sont les Oligochètes qui occupent la première place, puis par ordre décroissant, les fourmis, les Gastéropodes et Myriapodes (Tableau IV).

La composition taxinomique de l'échantillon de printemps est statistiquement différente de celle de l'été (χ^2 test, $P < 0,001$).

Les deux échantillons ont une diversité de même ordre ($E = 0,22$ au printemps et $0,24$ en été).

3) Consommation et disponibilité des proies

Le spectre des proies consommées diffère très nettement du spectre des proies échantillonnées dans le milieu (Fig. 1), ce que précisent bien les faibles indices de similitude obtenus en comparant ces deux spectres (C_{jk} compris entre $0,24$ et $0,28$). La diminution de l'abondance des proies survenue entre le printemps et l'été 1983 se traduit, en ce qui concerne les spectres de proies consommées, par l'accroissement de la fréquence de certaines classes de proies, sans que cela soit toujours en relation avec un accroissement de leur densité ou de leur fréquence relative dans le milieu.

Ainsi, nous pouvons distinguer deux types de relations entre la consommation et la disponibilité des proies :

i) la consommation augmente sans que la densité des proies disponibles augmente. C'est le cas pour des groupes tels que les Arachnides, les fourmis, les Coléoptères (imagos), les Hyménoptères (fourmis exclues), les Gastéropodes, les larves de Coléoptères, les Collembolés, les Diptères (imagos), les larves de Diptères, les larves de Lépidoptères et les Thysanoptères ;

TABLEAU III

Degré de présence des principaux types de proies (pour cent estomacs).

Année		1982				1983			
Saison		Printemps		Eté		Printemps		Eté	
Proies	Lézards	Jeunes	Adultes	Jeunes	Adultes	Jeunes	Adultes	Jeunes	Adultes
	Arachnides		66,7	30,0	30,8	33,3	43,5	29,3	70,7
Isopodes		-	40,0	-	28,8	40,3	37,8	32,6	40,0
Coléoptères (imagos)		-	30,0	-	25,8	16,1	17,1	17,4	36,3
Hyménoptères*		33,3	30,0	7,7	33,3	6,5	6,1	6,5	17,5
Formicidae		-	-	7,7	7,6	-	1,2	17,4	27,5
Homoptères		66,7	30,0	30,8	9,1	4,8	6,1	25,0	23,8
Hétéroptères		-	10,0	30,8	21,2	3,2	2,4	21,7	22,5
Diptères (imagos)		-	-	15,4	7,6	14,5	7,3	13,0	17,5
Orthoptères		-	10,0	7,7	21,2	1,6	-	8,7	32,5
Larves de Lépidoptères		-	-	15,4	27,3	-	6,1	13,0	11,3
Larves de Coléoptères		-	-	-	6,1	3,2	7,3	10,9	8,8
Gastéropodes		-	-	7,7	7,6	4,8	7,3	16,3	10,0
Myriapodes		-	-	7,7	1,5	-	-	2,2	3,8
Collemboles		-	-	-	1,5	1,6	-	7,6	3,8
Lépidoptères (imagos)		-	-	-	6,1	-	2,4	-	2,5
Névroptères		-	-	-	6,1	-	-	2,2	1,3
Dermatoptères		-	-	-	-	3,2	4,9	4,3	7,5
Oligochètes		-	-	-	-	3,2	3,7	1,1	2,5
Larves de Diptères		-	-	-	1,5	-	-	4,3	2,5
Dictyoptères		-	-	-	1,5	-	-	-	-
Thysanoptères		-	-	-	-	-	-	-	1,3
Lézards		-	-	-	-	-	-	-	1,3
Psocoptères		-	-	-	-	-	-	1,1	-
Autres		-	10,0	-	6,1	6,5	4,9	1,1	-

* Fourmis non comprises

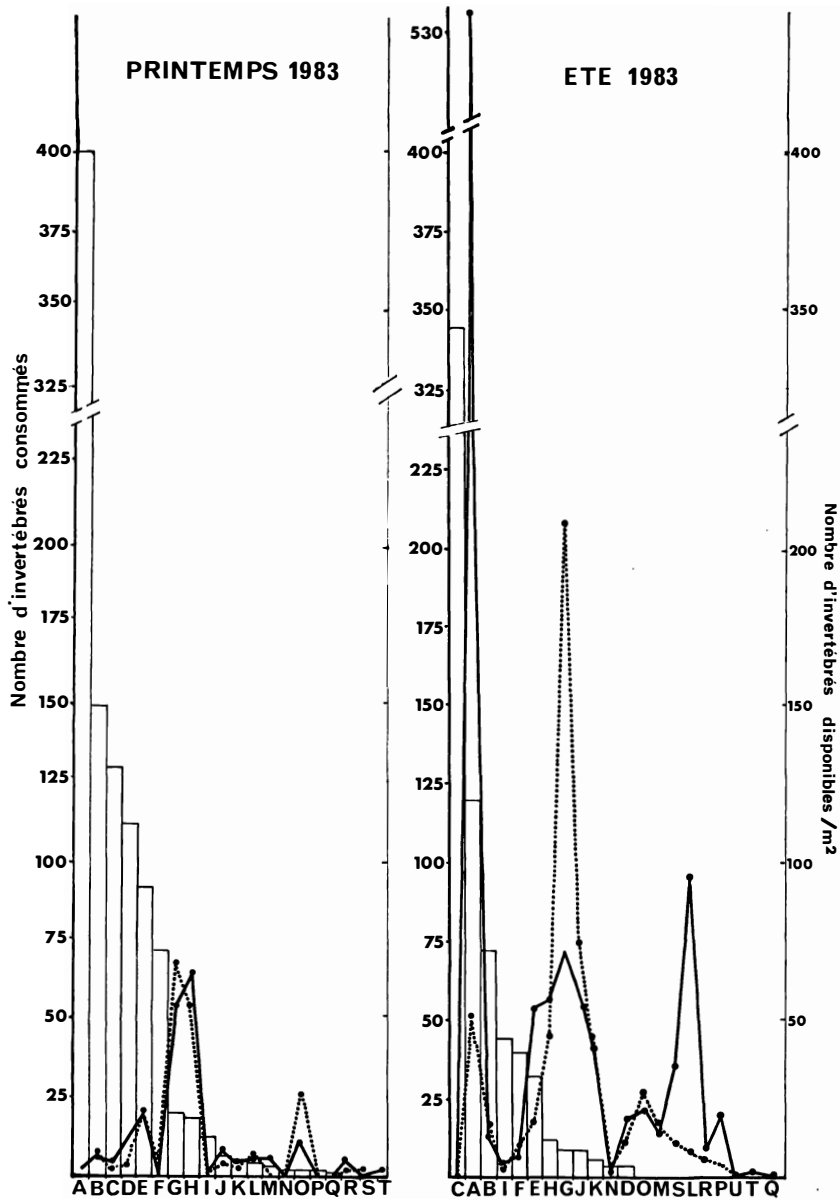


Figure 1. — Comparaison entre la disponibilité des invertébrés dans le milieu (en nombre par m² ; en histogramme) et la consommation de ceux-ci (en nombre de proies ingérées par lézard × 100) par *Podarcis muralis*, jeunes (trait pointillé) et adultes (trait plein). A : Formicidae, B : Gastéropodes, C : Oligochètes, D : Larves de Coléoptères, E : Coléoptères (imagos), F : Collembolles, G : Arachnides, H : Isopodes, I : Myriapodes, J : Homoptères, K : Hétéroptères, L : Hyménoptères (Fourmis non comprises), M : Larves de Coléoptères, N : Névroptères, O : Diptères (imagos), P : Larves de Diptères, Q : Tysanoptères, R : Dermaptères, S : Orthoptères, T : Lépidoptères (imagos), U : Psocoptères.

TABLEAU IV
*Fréquence relative (en pourcentage) des invertébrés échantillonnés
à Chizé en 1983.*

Invertébrés	Saison	
	Printemps	Eté
Formicidae	38,3	16,0
Oligochètes	12,4	45,9
Gastéropodes	14,3	9,6
Isopodes	1,8	1,6
Arachnides	1,9	1,1
Myriapodes	1,2	5,9
Collemboles	6,9	5,3
Orthoptères	-	-
Dermaptères	-	-
Dictyoptères	-	-
Psocoptères	-	-
Hétéroptères	0,5	0,8
Homoptères	0,6	1,1
Thysanoptères	0,1	-
Névrotères	0,2	0,5
Lépidoptères (imagos)	-	-
Diptères (imagos)	0,2	-
Hyménoptères*	0,4	-
Coléoptères (imagos)	8,8	4,3
Larves de Lépidoptères	0,3	-
Larves de Diptères	0,2	-
Larves de Coléoptères	10,7	0,5
Autres	1,2	7,5
Nombre total des Invertébrés	1 045	750

* Fourmis non comprises

ii) La consommation augmente avec l'accroissement de la densité des proies dans le milieu. Les Isopodes, les Homoptères, les Hétéroptères, les Oligochètes, les Myriapodes et les Névrotères entrent dans cette catégorie.

2. Structure par tailles

1) Structure par classes de tailles du régime alimentaire de *P. muralis*

La longueur des proies ingérées par les lézards adultes varie entre 0,7 et 70 mm, mais la plupart (60 %) se situent dans la classe 4-8 mm. Chez les jeunes elle varie entre 0,8 et 34 mm, avec un pic (36 %) correspondant à la classe 2-4 mm (Fig. 2). La taille moyenne des proies consommée (Tableau V) est significativement plus petite chez les jeunes que chez les adultes, sauf pour l'été 1982 (t-test, $P > 0,05$). Les spectres alimentaires par classes de tailles sont significativement différents entre jeunes et adultes (résultats du K.-S. test, $P < 0,05$) sauf, là encore, pour l'été 1982 (voir Fig. 2). Ils apparaissent plus

TABLEAU V

Taille moyenne des lézards et des proies consommées (en mm).

			<i>P.m.</i> jeunes	Proies con- sommées par jeunes <i>P.m.</i>	<i>P.m.</i> adultes	Proies con- sommées par adultes <i>P.m.</i>
1982	Printemps	Taille de l'é- chantillon	3	19	10	73
		Moyenne	38,7	2,4	59,6	4,7
		Ecart-type	1,8	1,7	6,7	3,7
	Eté	Taille de l'é- chantillon	13	27	66	260
	Moyenne	34,8	6,6	56,5	8,1	
	Ecart-type	4,7	6,6	7,0	5,9	
1983	Printemps	Taille de l'é- chantillon	62	126	82	169
		Moyenne	40,9	5,5	57,7	7,2
		Ecart-type	4,9	3,3	6,7	4,6
	Eté	Taille de l'é- chantillon	92	508	80	848
	Moyenne	32,3	4,3	57,5	6,8	
	Ecart-type	3,9	3,3	7,5	4,0	

diversifiés chez les jeunes lézards que chez les adultes (Tableau VI) sauf au printemps 1982 où la taille de l'échantillon est très réduite.

Il existe une corrélation positive entre la taille des proies et celle des lézards (Fig. 3), tant au printemps ($P < 0,05$) qu'en été ($P < 0,01$), malgré l'importante dispersion des points. Cette relation est également confirmée par l'analyse séparée des quatre principaux groupes de proies de ces lézards : Arachnides, Isopodes, Coléoptères (imagos) et Homoptères (Fig. 4).

Les chevauchements des spectres trophiques des jeunes et des adultes, exprimés en classes de taille, sont moyens ou assez élevés selon les saisons et les années (voir tableau VI).

TABLEAU VI

Amplitude du spectre alimentaire en tailles de proies chez les jeunes et les adultes (indice de diversité standardisé E) et chevauchements observés (C_{jk}).

Période		Stade		C_{jk}
		Jeunes	Adultes	
1982	Printemps	0,33	0,65	0,58
1982	Eté	0,68	0,48	0,83
1983	Printemps	0,58	0,42	0,80
1983	Eté	0,40	0,13	0,54

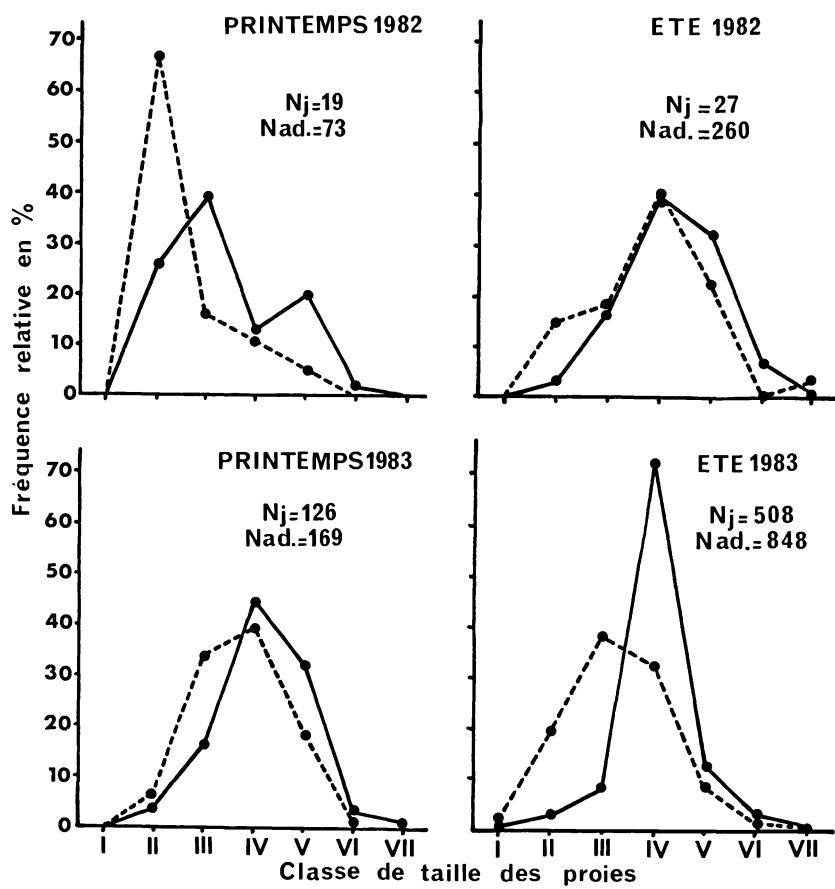


Figure 2. — Structure par classes de tailles (longueur) des proies du régime alimentaire des jeunes (trait pointillé) et des adultes (trait plein) de *P. muralis* à différentes saisons. Les proies sont réparties selon leur longueur dans les classes suivantes : I, < 1,0 mm ; II, de 1,0 à < 2,0 mm ; III, de 2,0 à < 4,0 mm ; IV, de 4,0 à < 8,0 mm ; V, de 8,0 à < 16,0 mm ; VI, de 16,0 à < 32,0 mm ; VII, ≥ 32,0 mm.

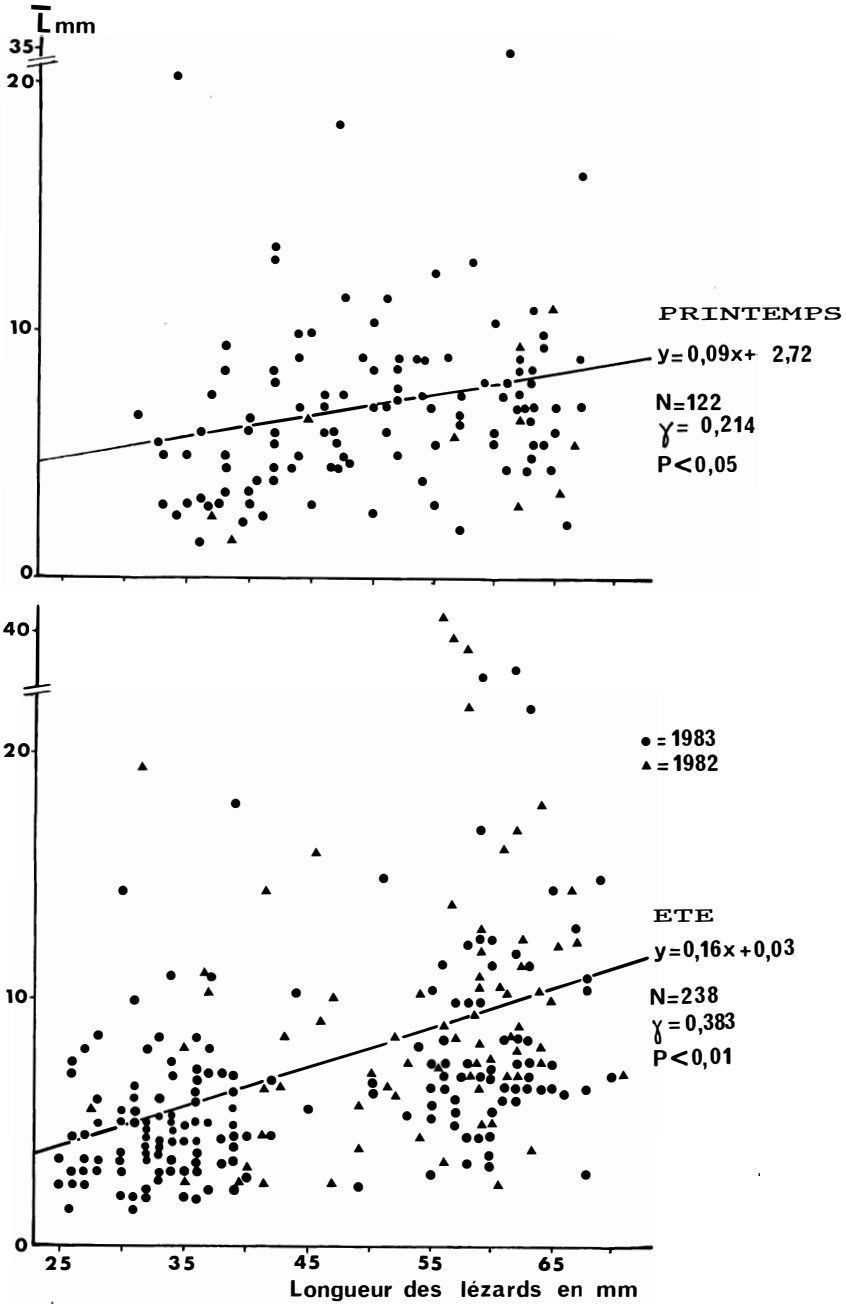


Figure 3. — Relation entre la longueur moyenne des proies ingérées (L) et la taille des *P. muralis* de Chizé.

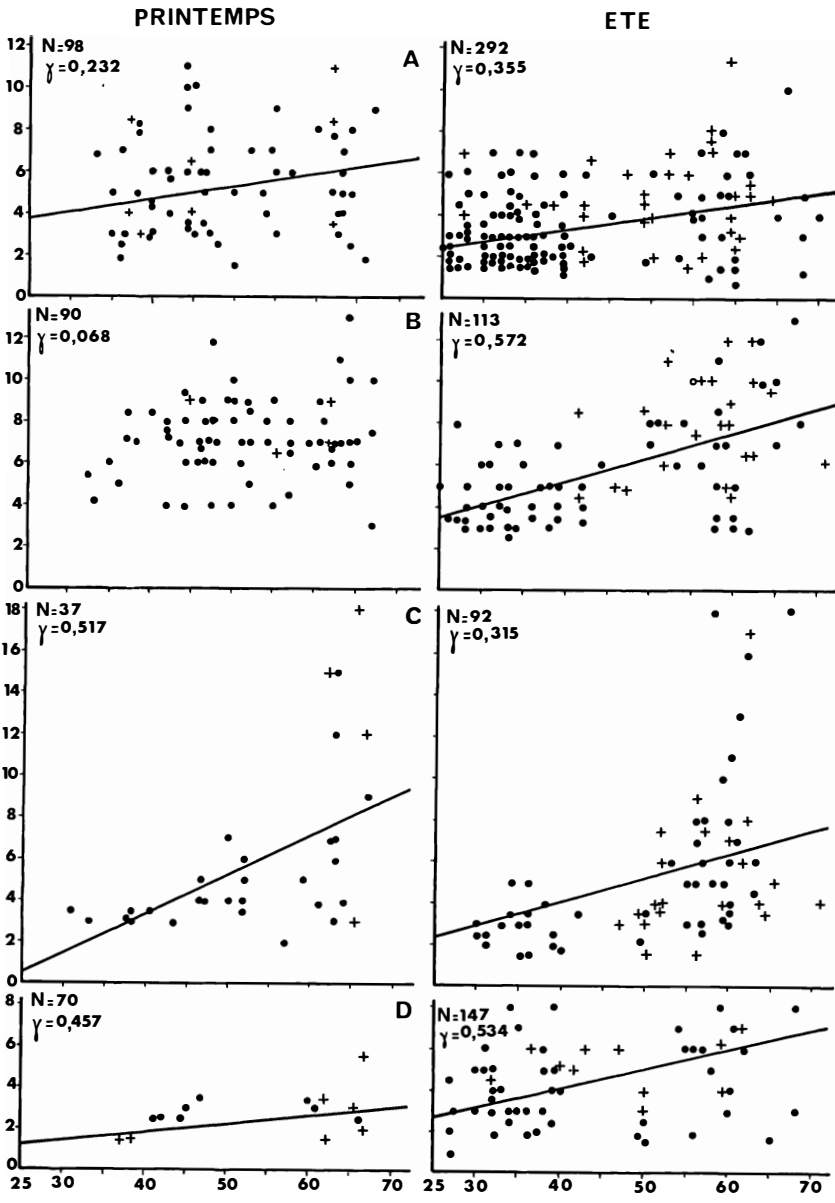


Figure 4. — Relation entre la taille des proies d'une catégorie taxinomique donnée (en ordonnée, longueur des proies en mm) et la taille des lézards (en abscisse, longueur du museau à la fente cloacale en mm ; + : 1982, • : 1983).
 A : Arachnides, B : Isopodes, C : Coléoptères, D : Homoptères.

2) Comparaison avec la structure par tailles de la faune disponible

La taille moyenne des invertébrés récoltés en 1983 est plus petite au printemps qu'en été (t-test, $P < 0,001$), et le spectre des tailles est plus diversifié en été qu'au printemps (Tableau VII).

Il n'y a pas de corrélation significative (K.-S. test, $P > 0,05$) entre le spectre des tailles des proies disponibles et celui des proies consommées par les lézards, jeunes ou adultes (Fig. 5 et tableau VIII). On remarque que les lézards choisissent les proies d'une taille supérieure à la moyenne disponible au printemps tandis que c'est l'inverse en été. En outre, la taille moyenne des proies consommées par ces lézards reste la même du printemps à l'été.

TABLEAU VII

Tailles des invertébrés (longueur, en mm) échantillonnés dans le milieu en 1983.

	Printemps	Eté
Moyenne	5,7	13,6
Ecart-type	6,8	12,8
N	1 045	750
Min.	0,5	0,6
Max.	86,0	54,0
Diversité E	0,45	0,73

TABLEAU VIII

Utilisation des ressources trophiques en composition par taille : comparaison entre les proies ingérées et les proies disponibles (C_{jk}).

	Printemps	Eté
Jeunes	0,74	0,56
Adultes	0,56	0,41
Jeunes et adultes	0,64	0,53

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

1. Structure et variabilité du régime alimentaire

Les résultats précédents montrent clairement l'existence de variations importantes de la structure taxinomique du régime alimentaire dans la population de Chizé, entre les jeunes et les adultes d'une part, d'une saison à l'autre et d'une année à l'autre d'autre part.

Les spectres alimentaires des jeunes et des adultes sont très comparables entre eux au printemps. Cela peut s'expliquer par le fait que les jeunes sont

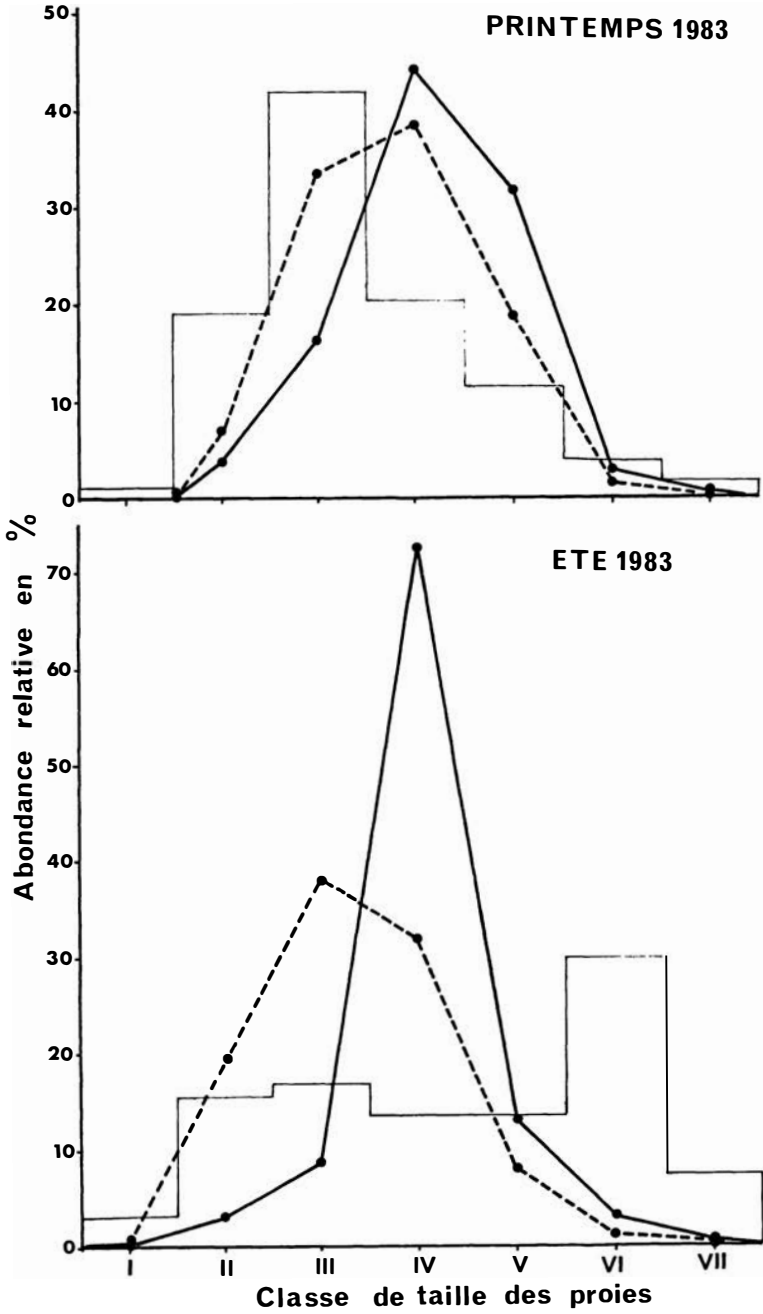


Figure 5. — Consommation des diverses classes de tailles d'invertébrés par les *P. muralis*, jeunes (trait pointillé) et adultes (trait plein) au printemps et en été. L'histogramme représente la structure par taille des proies disponibles (voir la légende de la fig. 2 pour les classes de tailles).

alors d'une taille proche de celle des adultes, ce qui n'est plus le cas en été, où il s'agit de nouveau-nés.

L'abondance des proies et la densité des consommateurs peuvent influencer le comportement alimentaire des lézards. En absence d'autres espèces capables, à Chizé, d'être en compétition avec *P. muralis*, on n'a considéré ici que la compétition intraspécifique. L'accroissement de cette dernière, lié à l'augmentation de la densité de la population, et/ou à la diminution des ressources, tend à élargir le spectre des ressources exploitées (cf : Barbault, 1981 ; Pianka, 1974, 1978) avec comme corollaires possibles :

- un accroissement des comportements d'agressivité et de la territorialité ;
- un chevauchement de régime alimentaire plus important entre les individus ;
- des répercussions sur la croissance, puis les performances démographiques.

C'est, à tout le moins, ce que laisse attendre la théorie de l'« optimal foraging » à partir de l'hypothèse d'une maximisation de l'énergie ingérée (MacArthur et Pianka, 1966 ; Emlen, 1966 ; Rapport, 1971 ; Schoener, 1971 ; Pulliam, 1974, 1975 ; Estabrook et Dunham, 1976 ; Pyke *et al.*, 1977 ; Hugues, 1979). Cette théorie prédit que, lorsque les ressources trophiques deviennent plus abondantes, les prédateurs ont tendance à se spécialiser, c'est-à-dire à réduire la diversité de leur régime en se concentrant sur quelques catégories de proies particulièrement communes ou « profitables ».

L'abondance relative des proies disponibles par lézard (densité des proies/densité de lézards) semble plus faible au printemps qu'en été 1983. En réalité, les proies considérées comme disponibles à travers l'échantillonnage effectué ne sont pas nécessairement des proies accessibles aux lézards. Cependant, le nombre moyen des proies ingérées par lézard doit assez bien refléter l'abondance relative des proies accessibles. Le nombre moyen de proies par lézard (1) dans la population de Chizé est plus faible au printemps qu'en été 83, chez les jeunes comme chez les adultes (Tableau IX). Les variations de l'amplitude du régime alimentaire de l'ensemble des *P. muralis* s'accordent bien avec l'hypothèse évoquée ci-dessus. L'indice de diversité est plus faible au

TABLEAU IX

Variation du nombre moyen de proies ingérées par lézard selon les différentes périodes à Chizé.

	1982				1983			
	Printemps		Eté		Printemps		Eté	
	Jeunes	Adultes	Jeunes	Adultes	Jeunes	Adultes	Jeunes	Adultes
Nombre de proies	19	73	27	260	126	169	508	848
Nombre de lézards	3	10	13	66	62	82	92	80
Nombre de proies/lézard	6,3	7,3	2,1	3,9	2,0	2,1	5,5	10,6

(1) C'est le rapport du nombre total des proies contenues dans les estomacs de lézards au nombre de lézards examinés dans l'échantillon correspondant.

printemps 1982 et en été 1983 qu'en été 1982 et au printemps 1983 (voir tableau II), quand les proies sont relativement plus abondantes. La surabondance des proies ingérées au printemps 1982 traduit probablement la grande disponibilité des proies consécutive à un très beau temps (beaucoup plus d'heures d'ensoleillement – 280 heures en avril 1982 contre 150 heures en avril 1983, tandis que la moyenne pour avril de 1964 à 1981 est de 185 heures). Ainsi on peut comprendre facilement pourquoi les indices de diversité sont restés faibles au printemps 1982.

2 Choix taxinomique des proies

Trois catégories de facteurs peuvent expliquer la composition et la structure du spectre alimentaire des lézards : les caractéristiques biologiques, écologiques et comportementales des proies d'une part, qui déterminent chez les lézards un certain type d'« image de recherche » (Tinbergen, 1960) ; des facteurs quantitatifs dont le plus important est sans aucun doute la densité de ces mêmes proies ; enfin la proportion relative des différents types de proies dans le peuplement d'invertébrés présent dans le milieu. Il y a lieu d'insister sur les corrélations pouvant exister entre les variations de divers paramètres : densité et taille des proies, par exemple.

Compte tenu de ces facteurs, le mécanisme du choix taxinomique des proies exercé par ces lézards, peut être élucidé à l'aide de la figure 6. Les proies comme les Homoptères et les Hétéroptères, sont faciles à capturer, relativement molles, mais elles ne deviennent réellement abondantes qu'en été. C'est pourquoi elles sont très fréquemment choisies par les lézards en période estivale et on observe alors une corrélation positive entre la disponibilité et la consommation des proies. Les Oligochètes sont moins consommés, malgré leur augmentation de densité, car les vers de terre ne sortent pas en plein soleil, rendant ainsi très faible leur probabilité de rencontre par les lézards. Les Isopodes, les Gastéropodes, les Arachnides et les Coléoptères sont toujours assez abondants par rapport aux autres invertébrés tant au printemps qu'en été, quoique leur densité diminue sensiblement. En outre, ils se trouvent dans tous les biotopes fréquentés par les lézards ; ces proies sont toujours consommées à des fréquences assez constantes quelle que soit la saison. Quant aux fourmis, malgré une diminution de leur densité du printemps à l'été, elles sont consommées davantage en été. Ce phénomène reste encore inexpliqué pour l'instant.

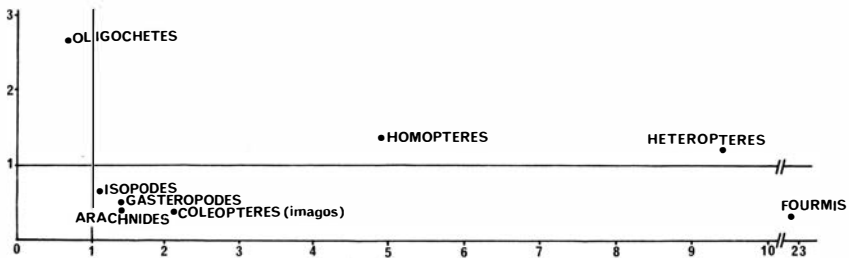


Figure 6. — Choix taxinomique des proies par *P. muralis* en fonction des variations saisonnières des densités des principaux groupes de proies disponibles du milieu, en Forêt de Chizé, en 1983. En abscisse, la variation saisonnière des degrés de présence, DDP-été 1983/DDP-printemps 1983 ; en ordonnée, la variation saisonnière de la densité, Nb d'invertébrés par m² en été 1983/ Nb d'invertébrés par m² au printemps 1983.

Le choix des proies peut être influencé également par un autre facteur : leur taille.

3. Choix suivant les tailles

Pour mieux apprécier s'il y a ou non choix d'après la taille, il est intéressant de comparer la distribution par tailles des invertébrés disponibles dans le milieu avec celles des proies consommées par les lézards pour chaque catégorie taxinomique (Fig. 7). On remarque que, parmi les échantillons de taille suffisante (nombre des invertébrés échantillonnés dans le milieu et nombre des

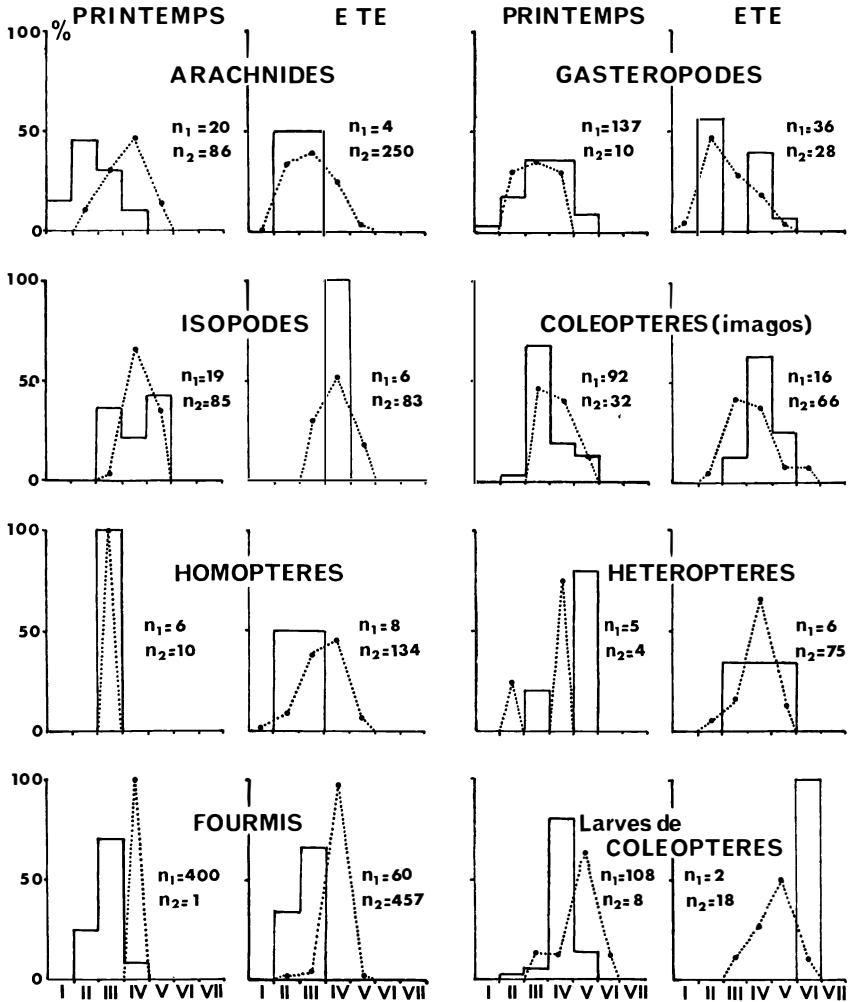


Figure 7. — Comparaison des spectres par classes de tailles des invertébrés disponibles dans le milieu (en histogramme) et consommés par les lézards dans la forêt de Chizé, en 1983. n_1 : le nombre des invertébrés échantillonnés du milieu ; n_2 : le nombre des invertébrés ingérés par les lézards.

invertébrés ingérés par les lézards supérieurs à 10), il existe une sélection par tailles pour certaines catégories taxinomiques de proies, mais non pour toutes. Au printemps, les lézards choisissent les proies de grande taille chez les Arachnides, tandis qu'ils ne semblent pas faire de choix particulier dans le cas des Coléoptères (imagos) et des Gastéropodes. En été, les lézards préfèrent les Coléoptères de petite taille et les fourmis de grande taille, tandis que les Gastéropodes consommés reflètent assez fidèlement la structure du peuplement disponible.

Dans un seul cas, en été 1983, les lézards ont choisi des Coléoptères (imagos) de plus petite taille que ceux disponibles dans le milieu. Il est intéressant de comparer les échantillons de printemps et d'été pour y voir plus clair. On voit que le spectre par classes de tailles des Coléoptères (imagos) consommés au printemps, n'est pas significativement différent de celui des Coléoptères consommés en été (K.S. test, $P > 0,70$) et que le spectre des Coléoptères disponibles au printemps n'est pas significativement différent du spectre des Coléoptères consommés au printemps ($P > 0,05$). Or, les Coléoptères présents dans le milieu sont de plus grosse taille en été qu'au printemps (K.-S. test, $P < 0,001$). Les proies consommées en été ne reflètent donc pas leur disponibilité dans le milieu. Cela peut s'expliquer par la difficulté pour les lézards d'ingérer des proies à la fois trop grosses et trop dures.

4. Opportunisme alimentaire de *Podarcis muralis*

En conclusion, le comportement alimentaire de *P. muralis* apparaît dominé par un large opportunisme. En témoignent notamment :

1) le large spectre taxinomique des proies ingérées (tous les groupes d'invertébrés présents dans le milieu peuvent être consommés, voir fig. 1) ;

2) la large gamme des tailles des proies capturées (qui coïncide avec celle des invertébrés disponibles, voir fig. 5) ;

3) la capture occasionnelle, mais alors massive, de proies ponctuellement surabondantes observée chez quelques individus (Tableau I) ;

4) la variabilité importante, saisonnière et interannuelle, de la composition du régime.

L'opportunisme alimentaire de cette espèce avait déjà été signalé (Angelov *et al.*, 1966 ; Kabisch et Engelmann, 1969 ; Mou et Barbault, 1986 ; Strijbosch *et al.*, 1980) sans toutefois que l'analyse ait pu être étayée par une connaissance de la disponibilité des proies.

Toutefois, à comparer les résultats présentés ici avec ceux obtenus sur une autre population suivie dans un cimetière en Corrèze par Barbault (Mou et Barbault, 1986), il apparaît que les lézards de Chizé sont moins opportunistes que ceux du cimetière de Juillac, si l'on en juge par la diversité moindre de leur régime alimentaire. En outre il n'y a pas, à Juillac, de relation significative entre la taille des proies ingérées et la taille des lézards. Si l'on admet que la disponibilité des proies est plus réduite à Juillac qu'à Chizé du fait de la moindre productivité du milieu (cimetière à végétation rase) et des fortes densités de lézards enregistrées (Barbault et Mou, 1986), ce résultat est conforme aux prédictions données par la théorie de l'« optimal foraging ».

Enfin, l'analyse fine des résultats obtenus à Chizé a permis de mettre en évidence un certain choix des proies qui contribue à moduler l'opportunisme alimentaire caractéristique de l'espèce.

RÉSUMÉ

L'écologie trophique d'une population de Lézards des murailles *Podarcis muralis* a été étudiée dans l'Ouest de la France en 1982-1983. La consommation et la disponibilité des proies ont été comparées au niveau taxinomique d'une part, et au niveau de la structure par tailles d'autre part. Le large spectre taxinomique, la large gamme des tailles des proies consommées, et la variabilité importante saisonnière et interannuelle du régime ont montré le caractère opportuniste du comportement alimentaire de cette espèce. Toutefois, la comparaison détaillée entre la consommation et la disponibilité des proies, et la comparaison globale avec une autre population étudiée (Mou et Barbault, 1986) révèlent une certaine sélection des proies, qui nuance l'éclectisme trophique attribué à cette espèce.

SUMMARY

The feeding ecology of a population of the Wall Lizard *Podarcis muralis* was studied in the West of France from 1982 to 1983. The consumption and the availability of prey have been compared considering taxonomic categories and size classes. The wide taxonomic spectra, the great size range of ingested prey, and the important temporal variability of the diet stressed the opportunistic feeding behaviour of this species. However, a detailed comparison between the consumption and the availability of prey, and the comparison with another population (Mou et Barbault, 1986) reveal some degree of prey selection, which modulates the trophic opportunism characteristic of this species.

REMERCIEMENTS

L'auteur adresse ses remerciements les plus sincères à Robert Barbault et Thierry Pilorge pour leurs critiques et conseils constructifs, ainsi qu'au directeur et au personnel du C.E.B.A.S.-C.N.R.S. de Chizé pour les facilités accordées dans la réalisation de ces recherches.

RÉFÉRENCES

- ANGELOV, P., TOMOV, V. et GRUEV, B. (1966). — Researches on the food of some species of lizards in Bulgaria. *Trav. Sci. Ecole Norm. Sup. Plovdiv. Biol.*, 4 : 99-106.
- ARNOLD, E.N., BURTON, J.A. et OWENDEN, D.W. (1978). — *A field guide to the reptiles and amphibians of Europe*. Collins, London.
- AVERY, R.A. (1966). — Food and feeding habits of the common lizard (*Lacerta vivipara*) in the west of England. *J. Zool.*, 149 : 115-121.
- BARBAULT, R. (1974). — Le régime alimentaire des amphibiens de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. I.F.A.N.*, 36, Sér. A, (4) : 952-972.
- BARBAULT, B. (1975). — Place des lézards dans la biocénose de Lamto : relations trophiques ; production et consommation des populations naturelles. *Bull. I.F.A.N.*, 37, sér. A, (2) : 467-514.
- BARBAULT, R. (1981). — *Ecologie des populations et des peuplements ; des théories aux faits*. Masson, Paris.

- BARBAULT, R. et MOU, Y.P. (1986). — A population analysis of the Common Wall Lizard *Podarcis muralis* in Southwestern France. In : Studies in Herpetology. *Proceedings of the European Herpetological Meeting, Prague*.
- EMLÉN, J.M. (1966). — The role of time and energy in food preference. *Amer. Nat.*, 100 : 611-617.
- ESTABROOK, G. F. et DUNHAM, A.E. (1976). — Optimal diet as a function of absolute abundance, relative abundance, and relative value of available prey. *Amer. Nat.*, 110 : 401-413.
- HEULIN, B. (1986). — Régime alimentaire estival et utilisation des ressources trophiques dans trois populations de *Lacerta vivipara*. *Acta Oecologica. Oecol. Gener.*, 7 : 135-150.
- HUGHES, R.N. (1979). — Optimal diets under the energy maximization premise : the effect of recognition time and learning. *Amer. Nat.*, 113 : 209-221.
- KABISCH, K. et ENGELMANN, W.-E. (1969). — Zur Nahrung von *Lacerta muralis* (Laurenti) in Ostbulgarien. *Zool. Abh. Ber. Mus. Tierk. Dresden*, 30 (4) : 89-92.
- LAMOTTE, M. et BOURLIÈRE, F. (1969). — *Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson, Paris.
- LESCURE, J. (1971). — L'alimentation de *Bufo regularis* Reuss et de la Grenouille *Dicroglossus occipitalis* (Günther) au Sénégal. *Bull. I.F.A.N.*, 33, sér. A : 446-466.
- LINTON, L.R., DAVIES, R.W. et WRONA, F.J. (1981). Resource utilization indices : an assesment. *J. Anim. Ecol.*, 50 : 283-292.
- MACARTHUR, R.H. et PIANKA, E.R. (1966). — On the optimal use of a patchy environment. *Amer. Nat.*, 100 : 603-609.
- MOU, Y.-P. (1985). — Alimentation d'une population d'*Alytes obstetricans* dans l'ouest de la France. *Alytes*, 4 (4).
- MOU, Y.-P. et BARBAULT, R. (1986). — Régime alimentaire d'une population de lézards des murailles, *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) dans le sud-ouest de la France. *Amphibia-Reptilia*, 7 : sous presse.
- NOUIRA, S. et MOU, Y.-P. (1982). — Régime alimentaire d'un lacertidae *Eremias olivieri* (Audouin) des îles Kerkennah en Tunisie. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36 : 621-631.
- PARENT, G.H. (1978). — Contribution à la connaissance du peuplement herpétologique de la Belgique. Le caractère relictuel d'âge Atlantique de l'aire du Lézard des murailles, *Lacerta muralis muralis* (Laurenti) au Benelux. *Nat. Belg.*, 59 : 209-222.
- PARENT, G.H. (1981). — Matériaux pour une herpétofaune de l'Europe Occidentale. Contribution à la révision chorologique de l'herpétofaune de la France et du Benelux. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 50 : 86-111.
- PETERS, R.H. (1983). — *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PIANKA, E.R. (1974). — Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 71 : 2141-2145.
- PIANKA, E.R. (1978). — *Evolutionary ecology*, 2nd ed. Harper & Row, New York.
- PILORGE, T. (1982). — Régime alimentaire de *Lacerta vivipara* et *Rana temporaria* dans deux populations sympatriques du Puy-de-Dôme. *Amphibia-Reptilia*, 3 : 27-31.
- PULLIAM, H.R. (1974). — On the theory of optimal diets. *Amer. Nat.*, 108 : 59-74.
- PULLIAM, H.R. (1975). — Diet optimization with nutrient constraints. *Amer. Nat.*, 109 : 765-768.
- PYKE, G.H., PULLIAM, H.R. et CHARNOV, E.L. (1977). — Optimal foraging : a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.*, 52 : 137-154.
- RAPPORT, D.J. (1971). — An optimization model of food selection. *Amer. Nat.*, 105 : 575-587.
- ROLLINAT, R. (1934). — *La vie des Reptiles de la France Centrale*. Delagrave, Paris.
- SADEK, R.A. (1981). — The diet of the Madeiran lizard *Lacerta dugesii*. *Zool. J. Linnean Soc.*, 73 : 313-341.
- SCHOENER, T.W. (1968). — The *Anolis* lizards of Bimini : resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49 : 704-726.
- SCHOENER, T.W. (1971). — Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2 : 369-404.
- SIMPSON, E.H. (1949). — Measurement of diversity. *Nature*, 163 : 688.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1978). — *Ecological methods with particular reference to the study of Insect populations*. Methuen, London.
- STRIJBOSCH, H., BONNEMAYER, J.J.A.M. et DIETVORST, P.J.M. (1980). — The northernmost population of *Podarcis muralis* (Lacertilia, Lacertidae). *Amphibia-Reptilia*, 1 : 161-172.