

## DÉMOGRAPHIE COMPARÉE DE DEUX POPULATIONS FRANÇAISES DE *LACERTA VIRIDIS* (LAURENTI, 1768)

H. SAINT GIRONS\*, J. CASTANET\*\*, S.D. BRADSHAW\*\*\* et J.P. BARON\*\*\*\*

L'écologie du Lézard vert est assez bien connue dans ses grandes lignes, tant par des travaux généraux (Rollinat, 1934 ; Peters, 1970), que par des recherches plus spécialisées portant sur le comportement social et sexuel, le rythme d'activité et la thermorégulation, etc... (voir Nettmann et Rykena, 1984, pour la bibliographie). Il n'existe cependant que peu de données sur la croissance des individus et la structure des populations dans la nature.

Les études démographiques portant sur les lézards sont nombreuses (voir Turner, 1977 et Dunham *et al.*, 1988 pour la bibliographie). Elles concernent essentiellement des espèces de petite taille, à renouvellement rapide des générations, provenant pour la plupart de zones chaudes et surtout de régions arides. Dans les zones tempérées plus ou moins fraîches, deux petits Lacertidae ont été récemment étudiés en Europe occidentale : *Podarcis muralis* (Strijbosch *et al.*, 1980 ; Castanet et Roche, 1981 ; Mou, 1987 ; Barbault et Mou, 1988) et *Lacerta vivipara* (Avery, 1975 ; Heulin, 1985a-b ; Pilorge, 1988). Une espèce plus grande et à maturité sexuelle plus tardive manque encore à la liste, le travail de Fitch (1954) sur *Eumeces fasciatus* ayant été fait dans une zone tempérée déjà chaude.

Les comparaisons entre des populations d'une même espèce vivant dans des milieux différents sont rares. Il existe toutefois des données sur quelques lézards, notamment *Sceloporus undulatus* (Tinkle et Dunham, 1986) et *Lacerta vivipara* (Bauwens *et al.*, 1985, 1986 ; Pilorge, 1987 ; Khodadoost *et al.*, 1988), qui montrent l'intérêt de ces comparaisons pour mieux comprendre l'influence des principaux facteurs du milieu sur la démographie d'une espèce. C'est pourquoi, utilisant conjointement la squelettochronologie et les captures-recaptures, nous avons étudié la structure des populations de *Lacerta viridis*, ainsi que la croissance staturale et pondérale, dans deux stations soumises à des climats différents.

### ANIMAUX, MILIEUX ET TECHNIQUES

*Lacerta viridis* est un Lacertidae ovipare de taille moyenne, diurne et héliophile. S'il grimpe souvent sur des souches ou la végétation basse, c'est

---

\* Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, Université Paris VI, 105 Bd. Raspail, 75006 Paris.

\*\* Laboratoire d'Anatomie comparée, Université Paris 7, 2, pl. Jussieu 75005 Paris.

\*\*\* Department of Zoology, University of Western Australia, Perth, W. A. 6009.

\*\*\*\*CEBAS, CNRS, 79360 Beauvoir-sur-Niort (F).

fondamentalement une espèce terrestre et de lisière, très dépendante de la proximité d'un couvert assez épais. Insectivores et opportunistes, les lézards verts chassent autant à vue qu'à l'aide de leurs sens chimiques, et aussi bien à l'affût que par une quête systématique au niveau du sol. Les très jeunes sont la proie des vipéreaux, des coronelles et des Soricidae, les adultes et sub-adultes des Carnivores diurnes, surtout des belettes et des chats domestiques, des faucons crécerelles et des couleuvres des genres *Elaphe* et *Coluber*. Les mâles adultes témoignent d'une vive intolérance sexuelle, alors que les femelles et les immatures établissent une hiérarchie peu contraignante lorsque la densité est forte (Rollinat, 1934 ; Saint Girons et Saint Girons, 1956, 1959). L'espèce, de type para-méditerranéen, est répandue du nord de l'Espagne aux Balkans et de la Sicile jusqu'au nord de la région parisienne (Matz et Weber, 1983, Anonyme, 1989). Dans la partie septentrionale de son aire de répartition, le Lézard vert ne fréquente que les lieux bien exposés et relativement secs, alors que dans la région méditerranéenne *sensu stricto* c'est surtout une espèce collinéenne ou de vallées humides.

Les deux populations étudiées, séparées par 150 km, vivent dans des milieux et sous des climats assez différents. La population septentrionale est située près de La Chevallerais, dans le centre-nord de la Loire-Atlantique, à 30 km au nord de Nantes, soit à 47° 30' de latitude nord. Elle occupe le bord oriental du canal de Nantes à Brest, de part et d'autre d'un pont, sur une longueur de 260 m et une largeur de 11 à 25 m, en fait essentiellement les bords du chemin de halage surélevé (Fig. 1a). La superficie totale est de 3 180 m<sup>2</sup> environ dont 916 occupés par la route transversale et le chemin de halage, mais la superficie effectivement explorée à chaque expérience a varié de 1 737 à 2 784 m<sup>2</sup>. Entourée par des biotopes beaucoup moins favorables, cette population est relativement isolée et il semble que les communications avec les populations voisines, bien moins abondantes d'ailleurs, se fassent surtout le long de la route transversale. Un plan a été publié dans un autre travail (Saint Girons et Bradshaw, 1989). Très fréquentée par l'homme, la zone d'étude l'est peu par les prédateurs des lézards verts adultes, mais les vipéreaux et les Soricidae sont nombreux. Sur le pont et à son voisinage il existe une population très dense de *Podarcis muralis*, compétiteurs probables des jeunes Lézards verts car ils chassent également dans les herbes. A première vue, la faune entomologique paraît extrêmement abondante, particulièrement au bord du canal.

La population méridionale est située dans la péninsule d'Arçay, à l'extrême sud-ouest de la Vendée, à 20 km au nord-ouest de La Rochelle et à 46° 20' de latitude, sur de petites dunes de sable consolidées, formant l'arrière du cordon littoral. La zone d'étude correspond à un rectangle de 113 × 50 m (5 650 m<sup>2</sup>), comprenant une ancienne vigne en friche et la lisière de la jeune forêt claire de pins maritimes qui l'entoure (Fig. 1b). Toute la région avoisinante correspond au même milieu, parfois un peu plus boisé, et est occupée par le Lézard vert. Malgré l'absence de rochers, les Lézards des murailles sont nombreux, aussi bien sur le sol que sur les ceps de vigne et les parties inférieures des troncs d'arbres. Il n'y a apparemment pas de serpents, mais des Soricidae du genre *Crocidura*. Carnivores et Rapaces diurnes n'ont pas été observés sur le terrain. La faune entomologique est variée, mais paraît beaucoup moins abondante qu'au canal.

Les stations météorologiques les plus proches des localités d'études sont situées à La Rochelle et à Nantes (Tab. I). La station méridionale reçoit moins de précipitations et est plus chaude et plus ensoleillée. Dans l'ensemble, les différences climatiques entre les deux stations sont plus importantes que ne le laisserait



Figure 1. — Vues des biotopes étudiés : a, Canal, partie au sud du pont ; b, Arçay.

TABLEAU I

*Données météorologiques. Années 1950-1980.*Sources, Météorologie Nationale.  
R = La Rochelle. N = Nantes.

		A	M	J	J	A	S	A à S
Précipitations, en mm	R	46	52	45	38	51	64	296
	N	45	58	44	48	63	73	331
Températures de l'air, moyenne sous abri	R	10,9	14,2	17,3	19,3	19,3	17,5	16,42
	N	10,8	13,9	17,2	18,8	18,6	14,6	14,82
Températures dans le sol, à 10 cm, à 12 h	R	12,2	16,3	20,0	22,2	22,0	18,4	18,52
	N	10,7	14,2	18,0	20,0	19,6	16,9	16,57
Insolation, en heures	R	222	259	283	302	277	211	1 554
	N	193	229	233	246	223	174	1 298

croire la faible distance en latitude. En outre, la situation littorale, le substrat sableux et un couvert végétal peu dense placent certainement les lézards d'Arçay dans des conditions plus sèches et plus chaudes qu'il n'apparaît dans les relevés météorologiques.

Les animaux, capturés au nœud coulant, étaient mesurés, pesés à 0,2 g près, marqués par amputations digitales et par une tache de couleur évitant les reprises prématurées, puis relâchés à l'emplacement de la capture. Dans cinq cas, une première série de captures durant 2 à 6 jours a été suivie une semaine plus tard d'une deuxième série identique, pour tenter d'évaluer l'importance de la population. Pour cela, nous avons utilisé la formule proposée par Bailey (1952) pour les petits nombres. Les captures ont eu lieu en mai 1983 (les lézards de ce premier échantillon n'ont pas été pesés), mai 1984, août 1985 et mai 1988 à Arçay, en août 1983, mai et septembre 1987 et mai-juin 1988 au canal. Il n'y eut pas de tentative de recapture en 1985 et en 1988. Au total, 106 individus ont été pris une ou plusieurs fois à Arçay et 76 au canal. Les nouveaux-nés ne figurent pas dans cet échantillon. Nous avons obtenu 52 recaptures dans un délai voisin d'une semaine et 30 entre quatre mois et cinq ans.

Comme le travail sur le terrain ne permettait pas, en l'absence d'autopsies, de connaître la fécondité, 21 femelles capturées en mai 1988 ont été gardées en captivité pour obtenir des données à ce sujet. Les œufs et les nouveaux-nés ont été pesés à 0,001 g près. En ce qui concerne les dates et la fréquence des pontes, nous disposons également, pour les lézards du canal, d'observations antérieures faites sur des animaux vivant toute l'année dans les enclos (M.C. Saint Girons, 1977).

L'étude squelettochronologique a été réalisée sur les phalanges. C'est la première du doigt 4 de la patte postérieure droite qui a été utilisée pour les lézards d'Arçay. Pour les lézards du canal, nous avons employé les phalanges (excepté la dernière) des différents doigts provenant du marquage par amputation digitale. La corrélation entre le nombre de lignes d'arrêt de croissance (LAC) du fémur et des phalanges (principalement la n° 1 du doigt 4) a été vérifiée sur 7 lézards ; 2 provenaient d'Arçay et 5 du canal, dont 3 d'âge connu. Par ailleurs, à l'occasion des recaptures successives effectuées après un ou deux ans pour 6 lézards

originaires d'Arçay, une phalange supplémentaire a été prélevée. Le traitement des os a été effectué selon la technique habituelle (Castanet, 1986-1987). Une première analyse des préparations a été réalisée en l'absence de toute information (sexe, taille, poids) sur les lézards (lecture en « aveugle »). Une nouvelle série d'observations et l'interprétation squelettochronologique définitive ont été faites en tenant compte de toutes les informations. L'utilisation de phalanges différentes n'a pas permis de comparer leurs taux de croissance en épaisseur, ni d'apprécier d'éventuelles différences dans l'intensité de la résorption osseuse endostéale, entre les deux populations (Hemelaar, 1986). Environ 3 % des phalanges prélevées n'ont pas été interprétables. Souvent, la taille des lézards ou le fait qu'il s'agissait d'une recapture, permettait de pallier cette carence. Toutefois, nous avons été obligés de regrouper les vieux individus et 5 % des lézards de 12 à 48 mois n'ont pu être rangés dans une classe d'âge donnée. Nous n'en avons pas tenu compte pour le calcul de la croissance mais ils ont été intégrés à l'étude de la structure des populations, en les répartissant dans la classe d'âge correspondant le mieux à leur taille.

Les moyennes ont été comparées à l'aide du test t de Student et les proportions par le test de Chi carré. Dans tous les cas, c'est l'écart-type ( $\sigma$ ) qui figure après la moyenne, et non l'erreur standard. Les corrélations ont été établies par la méthode des moindres carrés.

## 4 RÉSULTATS

### *CYCLE ANNUEL D'ACTIVITÉ*

Dans l'ouest de la France, l'hivernage du Lézard vert est constant et ininterrompu. Dans la moitié nord de la Loire-Atlantique, les mâles adultes apparaissent généralement au début d'avril. Ils se nourrissent peu et consacrent la majeure partie de leur temps à l'insolation, car ils doivent terminer leur spermatogenèse, arrêtée pendant l'hiver au stade de spermatocytes ou de très jeunes spermatides. Les femelles et les immatures les rejoignent une quinzaine de jours plus tard, toutes ces dates pouvant varier d'une ou deux semaines d'une année à l'autre, en fonction des conditions climatiques. La période d'activité sexuelle s'étend sur les mois de mai et de juin, la vitellogenèse étant vernale. Il y a soit deux pontes par an, la première fin mai, la seconde fin juin, soit une seule ponte, dans le courant du mois de juin. D'après des observations en enclos, les femelles s'accouplent à plusieurs reprises 8 à 15 jours avant chaque ovulation et un mâle peut féconder plusieurs femelles. Les naissances ont lieu à partir de la fin du mois d'août et durant le mois de septembre, si bien qu'à l'entrée en hivernage certains nouveaux-nés ont pu s'alimenter et grandir, d'autres pas. A partir de la fin d'août, le nombre d'animaux visibles diminue progressivement, en commençant par les femelles adultes, puis les mâles adultes et enfin les nouveaux-nés qui disparaissent à la fin de septembre. Les lézards s'alimentent pendant toute leur période de vie active mais leurs proies sont manifestement moins nombreuses en avril et les mâles, au moins, maigrissent nettement pendant cette période.

Dans le sud de la Vendée et le nord de la Charente-Maritime, les premières sorties vernales ont lieu dès le mois de mars, et la période de vie active s'étend en

moyenne sur six mois au lieu de cinq. Pourtant, les dates de pontes ne diffèrent guère de celles qui ont été observées au nord de la Loire. L'examen histologique du tractus génital de cinq mâles de Loire-Atlantique, dont trois autopsiés précédemment et deux sacrifiés en mai 1988, ainsi que les observations de Rollinat (1934), montrent que le cycle sexuel des mâles de *Lacerta viridis* est du même type que celui des autres Lacertidae des régions tempérées, avec une spermatocytogenèse en août et septembre et une spermiogenèse vernale ; les caractères sexuels secondaires ne sont développés qu'au printemps.

## CROISSANCE

### — Analyse squelettochronologique.

D'une façon générale pour les lézards des deux populations, les LAC sont bien exprimées. Leur dénombrement ne pose pas de problèmes particulier si ce n'est dans certains cas la présence de LAC dédoublées dont la signification reste toujours délicate (Fig. 2a-c) ; le plus souvent deux LAC très rapprochées, relativement aux LAC adjacentes, n'ont été comptées que pour une seule année. Le nombre de LAC et le modèle de croissance en épaisseur est toujours identique entre le fémur et les différentes phalanges d'un même individu, mais pour celles-ci les LAC sont souvent moins nettes, plus resserrées, donc plus difficiles à lire que sur les fémurs. La précision dans l'estimation de l'âge est donc moins bonne à partir des phalanges. Plus précisément, pour l'ensemble des lézards des deux populations étudiées on peut faire les observations suivantes :

— Chez les 7 individus pour lesquels nous avons comparé les LAC entre le fémur et une ou plusieurs phalanges de différents doigts, il se vérifie que pour tous ces os, à l'exception de la phalange terminale portant la griffe, le nombre de LAC ainsi que leur distribution spatiale sont identiques (Fig. 2a, b, c). On peut donc indifféremment utiliser l'une ou l'autre pour estimer l'âge individuel. Cependant,

---

Figure 2. — Coupes transversales au niveau diaphysaire d'un fémur et de phalanges de quelques lézards verts. Coloration par l'hématoxyline d'Ehrlich. Toutes les photographies sauf la « a » sont à la même échelle.

a) Fémur du lézard N° 21 : mâle âgé de 6 ans (canal). La LAC d'éclosion (flèche) et celle du premier hiver (h1) sont très rapprochées. 5 autres LAC sont aisément reconnaissables (points). La LAC N° 3 est dédoublée (cercle). Noter l'os embryonnaire plus clair et l'os endostéal (oe.).

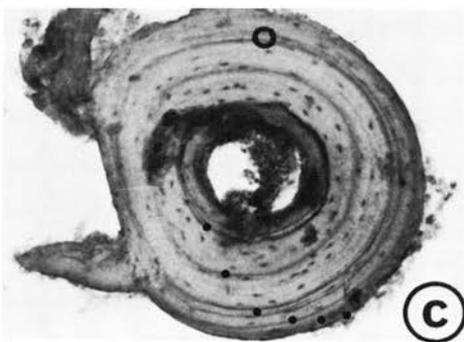
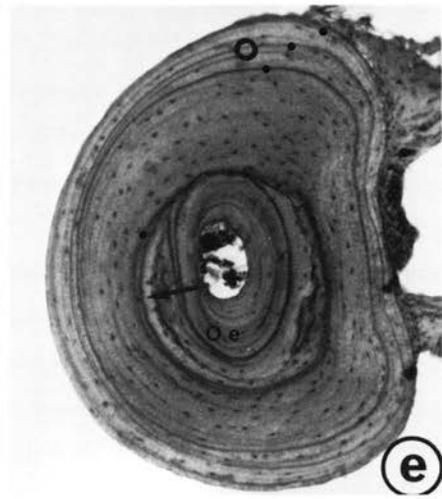
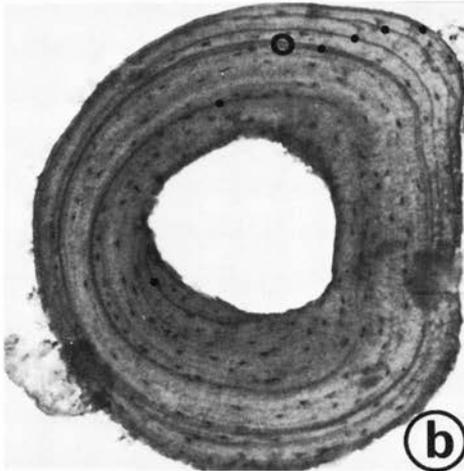
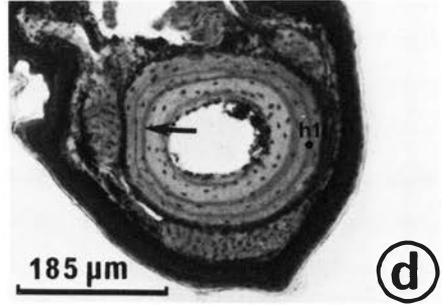
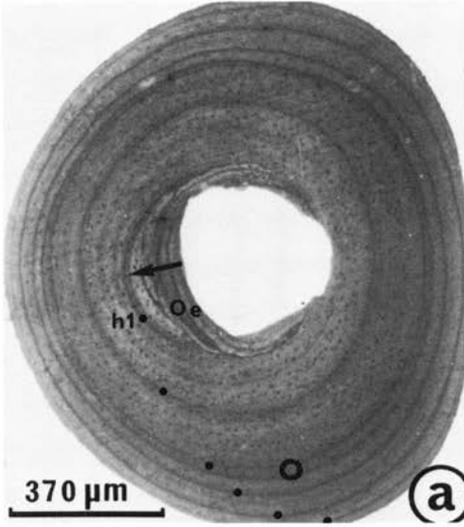
b) Lézard N° 21 : doigt 4, phalange 1. Même nombre de LAC et même disposition que sur le fémur. La résorption endostéale a détruit ici la majeure partie de l'os embryonnaire.

c) Lézard N° 21 : doigt 4, phalange 3. On retrouve la même disposition des LAC. La dernière est confondue avec la périphérie de l'os.

d) Lézard d'Arçay âgé de 9 mois environ (capturé en mai). Doigt 4, phalange 1. On distingue nettement l'os embryonnaire plus clair, la LAC d'éclosion et la LAC de premier hiver.

e) Lézard d'Arçay âgé de 4, voir 5 ans. Doigt 4, phalange 1. Le dédoublement de la LAC du troisième hiver (cercle) ne permet pas de déterminer avec certitude l'âge de ce spécimen. (Flèche = os embryonnaire ; oe = os endostéal).

f) Lézard du canal. Doigt 4, phalange 1. Mâle âgé de 5 ans. La LAC d'éclosion n'est présente que sur un petit secteur (flèche). Noter la forte croissance entre la LAC de premier et second hiver et entre cette dernière et celle du troisième hiver.



dans la mesure du possible la phalange 1 du doigt 4 d'une patte postérieure, plus grosse, doit être utilisée préférentiellement.

— Chez les juvéniles âgés d'un mois environ, la corticale diaphysaire présente à peu près au 2/3 de son épaisseur à partir de la cavité médullaire, une LAC qui ne peut être que consécutive de l'éclosion. Intérieurement à celle-ci, on reconnaît une couche d'os embryonnaire, généralement moins chromophile que l'os situé extérieurement à cette LAC d'éclosion (Fig. 2a, d, c). Dès ce stade, un début de résorption osseuse endostéale suivi de reconstruction, peut apparaître localement.

— A l'exception de 2 individus, l'os embryonnaire et la LAC d'éclosion sont toujours conservés, au moins localement, quel que soit l'âge des animaux. Ces formations constituent donc un repère rigoureux pour l'identification chronologique des LAC suivantes. Un dépôt plus ou moins important d'os endostéal est observé selon la phalange utilisée et l'âge des individus (Fig. 2a, e, f).

— Une LAC de premier hiver est présente au voisinage de la LAC d'éclosion. L'écartement entre ces deux LAC, toujours faible, dépend certainement du temps écoulé entre la date d'éclosion et le début de l'hivernage.

— La distance entre les LAC du 1<sup>er</sup> et du 2<sup>e</sup> hiver est toujours nettement plus importante que celle comprise entre n'importe lesquelles de 2 autres LAC consécutives. Ceci indique que c'est au cours de leur première année de vie active — soit environ entre le 9<sup>e</sup> et le 13<sup>e</sup> mois — que les lézards connaissent leur plus forte croissance osseuse en épaisseur, comme cela a déjà été observé chez de nombreuses autres espèces de lézards (e. g. Smirina, 1974 ; Castanet et Roche, 1981 ; Pilorge et Castanet, 1981). Cependant, dans l'échantillon d'Arçay, toutes les LAC à partir de celle du second hiver, sont resserrées. Ceci indique qu'après le second hiver et surtout le troisième, la croissance se ralentit assez brusquement et définitivement. En revanche dans l'échantillon du canal, il apparaît que pour environ 25 % des lézards des deux sexes, la distance entre les LAC de 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> hiver est encore relativement importante ; chez ces lézards la croissance est donc encore appréciable à cette période de leur vie.

— Chez 5 lézards d'Arçay recapturés 1 an après avoir été marqués, les phalanges prélevées lors de cette recapture montrent toutes une LAC de plus que sur les phalanges observées l'année précédente. Un 6<sup>e</sup> lézard présentait 2 LAC l'année du marquage et respectivement 3 et 4 LAC les deux années suivantes. Même limité à quelques individus, ce résultat confirme une nouvelle fois que chez *Lacerta viridis*, la formation des LAC est annuelle au moins jusqu'à 4 ans (Castanet, 1985).

— Pour l'ensemble des lézards des 2 échantillons, le nombre maximum de LAC observées ne dépasse pas 5 à l'exception de 2 individus du canal chez lesquels on en compte assez distinctement 6. Cependant, un individu du canal recapturé après 5 ans dans la nature et qui avait très probablement déjà 2 ans lors de sa première capture, ne montre que 5 LAC. De même un autre lézard du canal capturé en 1983 à un âge d'au moins 3 ans et élevé en enclos de plein air jusqu'à son sacrifice en 1988, c'est-à-dire à un âge minimum de 8 à 9 ans à cette époque, ne présente que 6 LAC. Il est donc clairement établi que, dans ces deux cas, l'âge estimé par dénombrement des LAC est inférieur à l'âge effectif des animaux. Comme cela a déjà été suggéré (Castanet, 1985) et vérifié chez *Sphenodon punctatus* (Castanet *et al.*, 1988), ainsi que chez la tortue *Emys orbicularis* (obs. non publiées), il apparaît que chez *L. viridis*, la croissance en épaisseur des os longs, et avec elle l'enregistrement des marques de croissance, cessent définitive-

ment à partir d'un certain âge. Celui-ci serait de 5, parfois 6, ans pour *L. viridis*. Il s'en suit que la présence de 5 (6) LAC annuelles chez un certain nombre de nos lézards n'est pas une indication de leur longévité mais correspond à un âge minimum.

— Rapport poids-taille

Une première donnée, facile à interpréter et permettant de comparer les deux populations, est fournie par le rapport poids-taille. Comme on pouvait s'y attendre, le meilleur ajustement correspond à une courbe de fonction puissance (Fig. 3). Pour la population du canal,  $r = 0,993$ ,  $y = 2,57 \cdot 10^{-5} x^{3,00}$ ,  $y$  étant le poids en g et  $x$  la longueur museau-cloaque en mm. Pour la population d'Arçay,  $r = 0,995$ , avec  $y = 3,83 \cdot 10^{-5} x^{2,87}$ . On constate immédiatement que les lézards du canal : 1) atteignent une taille et un poids supérieurs ; 2) sont plus lourds, à taille égale, que les animaux d'Arçay. Pour toutes les classes de taille, à l'exception des nouveaux-nés, la différence de poids entre les deux populations est significative et ceci d'autant plus que la taille est plus grande, la probabilité passant de 96 % à plus de 99,9 % entre 45 et 100 mm.

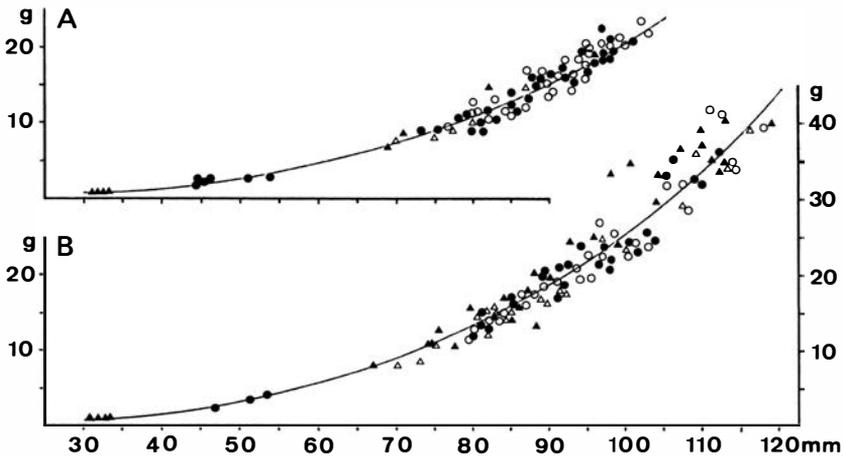


Figure 3. — Corrélation poids-taille chez *Lacerta viridis*. A, population d'Arçay. B, population du canal. En abscisses, longueur museau-cloaque, en mm. En ordonnées, poids en g. Triangles : animaux de août-septembre. Cercles : animaux de mai. Figures pleines : mâles et jeunes de sexe indéterminé. Figures vides : femelles. La courbe correspond à une fonction puissance.

Dans chaque population, il n'y a pas de différence entre les mâles et les femelles, non plus qu'entre les animaux de mai et ceux d'août-septembre, à une exception près. En effet, tout au moins chez les lézards du canal où l'échantillon d'automne est important, les mâles adultes sont globalement plus maigres au printemps qu'à la fin de l'été, la différence étant significative. Le suivi des animaux en enclos confirme cette interprétation, car les mâles adultes maigrissent nettement pendant les deux ou trois semaines suivant les premières sorties, davantage en fait que pendant toute la durée de l'hivernage.

— Croissance staturale

Les nouveaux-nés, en août-septembre, et les animaux de 9 mois, en mai, forment des classes de taille bien différenciées. Le recouvrement de la taille dans les différentes classes d'âge commence à un an, âge auquel les plus grands lézards atteignent les dimensions des plus petits individus de 2 ans (Tab. II) et ce phénomène s'accroît par la suite. Les classes de taille en fonction de l'âge, établies par cette méthode et représentées sur le tableau II, ne sont cependant pas réellement homogènes, puisque les naissances s'étagent sur au moins un mois, en fonction des dates de ponte et des conditions locales d'incubation. Ce phénomène explique en partie l'importance de la marge de variation que l'on constate dès le premier printemps. Mais les recaptures montrent également l'importance des variations individuelles de la croissance (Fig. 4). Pour une même période, deux lézards du même âge peuvent grandir à des taux très variables et il en est de même pour les animaux en enclos.

D'une façon générale, la croissance staturale est rapide pendant la première année et se ralentit de plus en plus ensuite (Fig. 4). Rappelons que nous avons fait la même constatation pour la croissance en épaisseur des phalanges. Il existe cependant de notables différences entre les deux populations. A âge égal, les lézards d'Arçay sont constamment plus petits que ceux du canal, bien que la différence soit rarement significative, et surtout ils ne grandissent presque plus après 33 mois, alors que la croissance des animaux du canal reste très appréciable au-delà de cet âge. Cette différence de croissance interpopulationnelle se retrouve également enregistrée dans les os. Comme nous l'avons vu, la période de vie active des lézards est plus longue à Arçay qu'au canal, environ six mois par an contre cinq. Il faut évidemment en tenir compte pour établir un taux de croissance mensuel moyen aux différents âges (Tab. III et IV). C'est surtout entre la

TABLEAU II

*Taille des lézards de différentes classes d'âge, en mm, dans les deux populations.*

LAC = nombre de lignes d'arrêt de croissance. Mn = minimum. Mx = maximum.  $\bar{x}$  = moyenne.  $\sigma$  = écart type. p = probabilité d'une différence entre les deux populations: + < 0,05. + + + < 0,001.

Age	Arçay						Canal						p
	LAC	Mn	Mx	$\bar{x}$	$\sigma$	N	Mn	Mx	$\bar{x}$	$\sigma$	N		
Naissance	0	31	44	32,20	± 0,70	31	32	34	33,04	± 0,45	7		
9 mois	1	45	54	48,83	± 3,43	6	46	54	50,43	± 3,58	3		
12 mois	1	69	80	73,67	± 4,37	6	70	84	77,43	± 6,15	10		
13 mois	1						74	87	80,99	± 4,58	10		
20 mois	2	72	83	78,63	± 3,20	8							
21 mois	2	73	93	81,89	± 4,87	27	79	92	85,12	± 4,30	18	+	
24-25 mois	2	82	87	84,5		2	85	99	90,18	± 3,70	11		
33 mois	3	88	104	94,09	± 3,51	32	88	101	94,74	± 3,81	17		
37 mois	3						96	100	98,05	± 3,32	2		
45-48 mois	4	94	103	97,60	± 3,36	14	100	113	105,47	± 4,27	13	+ + +	
57-73 mois	4-6	100		100,00		1	104	114	108,53	± 3,78	8		
+ de 81 m.	4-6						110	119	114,13	± 3,70	6		

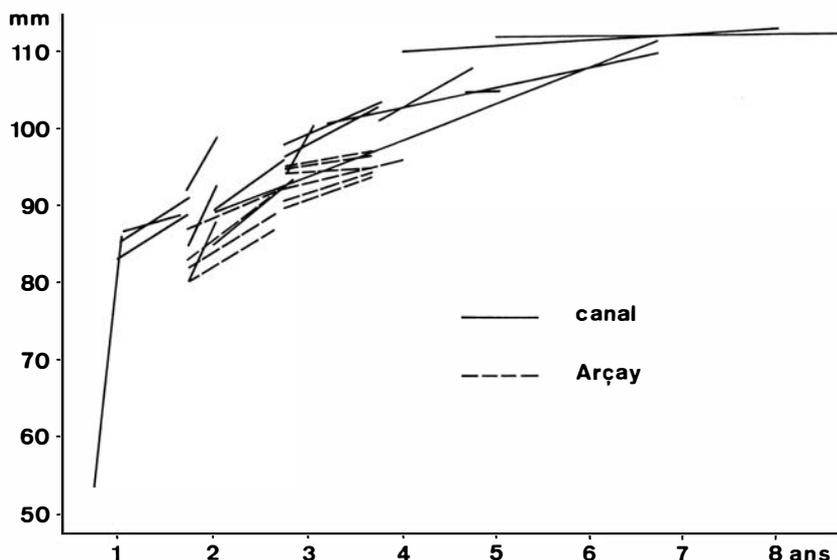


Figure 4. — Croissance staturale individuelle de *Lacerta viridis*, d'après les captures-recaptures. En abscisses : âge en années. En ordonnées : longueur museau-cloaque, en mm. La pente des droites dépend, pour une large part, du fait qu'il existe, ou non, une période d'hivernage entre les deux captures. Les deux animaux les plus grands ont peut-être un ou deux ans de plus qu'il n'est indiqué ici.

naissance et le mois de mai de l'année suivante que le taux de croissance mensuel est plus faible dans la population méridionale, puis de nouveau entre 33 et 45 mois. Les chiffres résultant des données individuelles sont souvent proches de ceux obtenus à partir des moyennes des classes d'âge. Il existe cependant quelques discordances, notamment entre 21 et 33 mois où les croissances individuelles paraissent plus faibles à Arçay, mais plus fortes au canal. Les courbes de croissance établies, non pas en âge réel mais en mois d'activité (Fig. 5), montrent bien les différences entre les deux populations (1).

#### — Croissance pondérale

La croissance pondérale peut évidemment se déduire de la croissance staturale et des corrélations poids-taille. Relativement lente au début, la croissance pondérale atteint un maximum entre 9 et 12 mois, mais reste encore notable les années suivantes (Tab. III, IV, V). Toutefois, les variations de poids au cours

(1) Tous ces calculs ont été faits en regroupant les sexes. Or, chez les lézards d'Arçay, les femelles sont, à âge égal, un peu plus grandes que les mâles. Nous obtenons, respectivement pour les mâles et les femelles,  $80,75 \pm 4,93$  mm et  $83,55 \pm 4,48$  à 21 mois,  $93,29 \pm 3,15$  et  $96,45 \pm 3,11$  à 33 mois,  $97,13 \pm 2,10$  et  $98,33 \pm 4,93$  à 45 mois. La différence n'est significative qu'à 33 mois ( $p = 0,02$ ), mais la tendance est déjà notable à 21 mois où, sur 8 lézards de moins de 80 mm, on note une femelle de 79 mm et sept mâles de 73 à 79 mm. Rien de tel n'apparaît dans la population du canal où il n'existe aucune différence significative de taille entre les sexes, les mâles étant même très légèrement plus grands que les femelles à 21 et 33 mois. Comme le sex ratio est constamment proche de un, ce dimorphisme sexuel ne modifie guère les valeurs moyennes données pour Arçay dans les tableaux, mais le phénomène méritait mention.

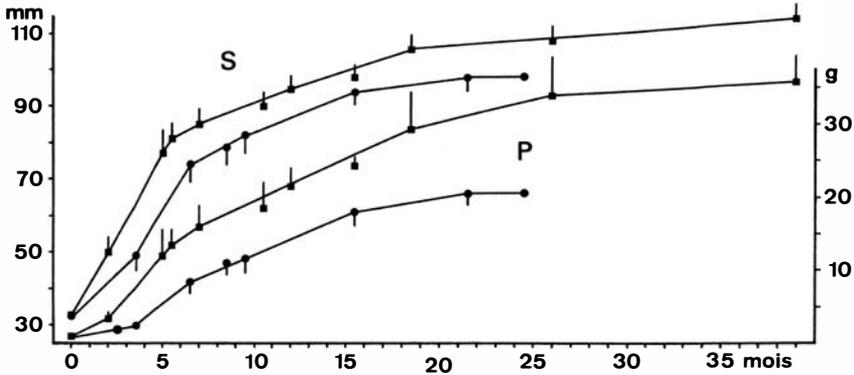


Figure 5. — Croissance staturale et pondérale des deux populations de *Lacerta viridis* en fonction, non de l'âge réel, mais du nombre de mois de vie active. En abscisses : temps de croissance en mois. En ordonnées : à gauche, longueur museau-cloaque en mm. A droite, poids en g. S : croissance staturale. P : croissance pondérale. Carrés : populations du canal. Cercles : population d'Arçay. Les traits verticaux correspondent à un écart type au-dessus (canal) ou au-dessous (Arçay) de la moyenne.

TABLEAU III

*Croissance mensuelle, staturale (en mm) et pondérale (en g) dans les deux populations, aux différents âges.*

1 : d'après la moyenne des classes d'âge. 2 : d'après les données individuelles résultant des recaptures.

Age	Longueur				Poids		
	Arçay		Canal		Arçay	Canal	
	1	2	1	2	1	1	2
0 à 9 mois	4,75		8,70		0,47	1,27	
9 à 12 mois	8,28		9,00	9,29	1,91	2,94	3,76
12 à 21 mois	2,74		3,85	3,22	1,05	1,93	1,63
21 à 33 mois	2,03	1,40	1,92	2,74	1,09	1,06	1,61
33 à 45-48 m.	0,59	0,47	1,65	1,41	0,45	1,24	1,02
+ de 57 mois			0,72	0,13		0,52	0,19

du cycle annuel, notamment chez les femelles reproductrices, rendent difficile l'appréciation de la croissance pondérale des adultes. En valeur relative, c'est-à-dire en pourcentage d'accroissement par rapport au poids initial, la croissance pondérale, très forte au cours des premiers mois, diminue ensuite rapidement (Tab. IV).

La différence entre les deux populations est encore plus nette que pour la taille et significative pour toutes les classes d'âge à l'exception des nouveaux-nés. Ce phénomène est particulièrement évident si l'on tient compte, non plus de l'âge réel mais du nombre de mois d'activité (Fig. 5). D'une façon générale, les lézards du canal grossissent beaucoup plus vite que ceux d'Arçay pendant les premiers

TABLEAU IV

*Croissance mensuelle, staturale et pondérale, en pourcentage, dans les deux populations, aux différents âges, d'après la moyenne des classes d'âge.*

Age	Longueur		Poids	
	Arçay	Canal	Arçay	Canal
0 à 9 mois	14,76	26,32	53,57	139,56
9 à 12 mois	16,96	17,85	75,36	85,12
12 à 21 mois	3,72	4,97	12,69	15,74
21 à 33 mois	2,48	2,26	9,56	6,58
33 à 45-48 m.	0,63	1,74	2,51	5,80
+ de 57 mois		0,68		1,76

TABLEAU V

*Poids des lézards de différentes classes d'âge, en g, dans les deux populations.*

Même légende que tableau II.

Age	Arçay					Canal					p
	Mn	Mx	$\bar{x}$	$\sigma$	N	Mn	Mx	$\bar{x}$	$\sigma$	N	
Naissance	0,6	1,0	0,88	± 0,11	24	0,8	1,1	0,91	± 0,03	7	
8 mois	1,8	2,5	2,08	± 0,30	4						
9 mois	2,2	2,8	2,53	± 0,31	3	2,4	4,3	3,45	± 0,96	3	
12 mois	6,5	10,0	8,25	± 1,21	6	8,0	17,1	12,26	± 3,33	10	+
13 mois						10,6	17,8	13,71	± 2,23	10	
21 mois	8,5	14,5	11,39	± 1,94	17	11,4	21,4	16,12	± 3,28	18	++
24-25 mois	14,5	14,5	14,50		2	13,3	24,4	18,52	± 3,41	11	
33 mois	14,9	21,5	17,92	± 1,78	20	16,9	25,5	21,42	± 2,87	16	+++
37 mois						23,5	25,0	24,25		2	
45-48 mois	18,5	23,4	20,47	± 1,58	11	22,3	36,5	29,49	± 5,09	13	+++
57-73 mois						24,4	40,8	33,93	± 5,40	8	
+ de 81 m.						32,0	40,2	35,72	± 3,55	6	

mois, puis de nouveau après 33 mois ; la croissance pondérale est analogue dans les deux populations au cours du deuxième été.

### *EFFECTIFS ET STRUCTURE DES POPULATIONS*

Nos échantillons ne sont évidemment pas représentatifs des deux populations. En effet : 1) nous ne nous sommes pas préoccupés des nouveaux-nés ; 2) les lézards de 9 mois, difficiles à voir et à capturer, sont très largement sous-représentés ; 3) à la fin de l'été, les adultes cessent ou tout au moins diminuent leurs activités, ce phénomène étant particulièrement net chez les femelles. Toutefois, les captures de mai paraissent donner une représentation assez fidèle

des différentes classes d'âge des adultes et, de toutes façons, les comparaisons entre les deux populations sont valables.

— *Effectifs, densité et biomasse*

Les stations étudiées ont été choisies parce que la densité des lézards verts y paraissait élevée. Les expériences de capture-recapture montrent que c'est bien le cas, les effectifs théoriques n'étant d'ailleurs pas très supérieurs au nombre des individus effectivement capturés (Tab. VI). La densité théorique à l'hectare des lézards verts de plus de 10 mois en août-septembre et de plus de 20 mois en mai, varie de 139 à 150 au canal en incluant la route transversale et le chemin de halage que les lézards se contentent de traverser mais qui contribuent à la diversité du milieu et exercent un effet de lisière certainement très important. Rapportée à la seule superficie habitée, la densité des lézards varierait de 194 à 216 à l'ha au canal et de 54 à 81 à Arçay. Le poids moyen des lézards d'Arçay étant nettement inférieur à celui des lézards du canal, la biomasse à l'hectare diffère davantage encore : 2,79 à 3,30 kg au canal, contre 0,84 à 1,24 kg à Arçay (1). Rien n'indique, au canal, des fluctuations importantes de la population de 1984 à 1988. En revanche, à Arçay, les résultats des captures-recaptures suggèrent une réduction sensible des effectifs de 1983 à 1984, la différence étant statistiquement très significative ( $t = 9,99$ ,  $p < 0,001$  pour 64 dl). Cependant, les expériences s'étant déroulées 3 semaines plus tôt en 1984, la comparaison n'est pas tout à fait valable. Dans l'ensemble, les animaux sont assez régulièrement répartis dans les terrains d'étude. Toutefois, au canal où le biotope est plus hétérogène, nous avons noté des concentrations locales et temporaires encore plus importantes, jusqu'à 11 lézards sur 175 m<sup>2</sup> dans une bande étroite de *Carex* et de graminées bordant le canal. Les problèmes de répartition locale, de comportement social et de déplacements chez le Lézard vert ont été traités dans un autre article (Saint Girons et Bradshaw, 1989).

— *Sex ratio*

Le sexe des jeunes ne pouvant être déterminé avec certitude au cours de la première année, nous n'avons tenu compte que des lézards de plus de 20 mois. Par ailleurs, les femelles adultes sont sous-représentées dans les échantillons de la fin de l'été. Pour les échantillons de mai, nous obtenons à Arçay 50 mâles et 47 femelles (sex ratio de 1,06) et au canal 28 mâles et 25 femelles (sex ratio de 1,12), proportions qui ne diffèrent pas de façon significative de 1. Le sex-ratio ne diffère pas non plus de façon significative selon les classes d'âge. Par exemple, en mai, les 33 lézards âgés de 45 mois et plus comprennent 16 mâles et 17 femelles.

— *Structure par classes d'âge et mortalité*

La petite taille des échantillons ne permet pas de déceler d'éventuelles variations de la structure des populations d'une année à l'autre. Les données ont

---

(1) La prise en compte des jeunes individus (nouveaux-nés à la fin de l'été et individus de 9 mois au printemps), augmenterait évidemment beaucoup la densité, mais ne modifierait que peu la biomasse.

TABLEAU VI

*Effectifs, densité et biomasse des deux populations de Lacerta viridis, à différentes saisons, compte non tenu des jeunes de moins de 10 mois.*

Nombre d'individus : M, capturés et marqués dans un premier temps ; n, capturés dans un deuxième temps, dont m déjà marqués. C : effectif total capturé. N : effectif théorique, d'après la formule  $N = \frac{M(n+1)}{m+1}$ , suivi de l'écart type ( $\sigma$ ). théor. = théorique. Les Lézards d'Arçay n'ayant pas été pesés en mai 1983, nous avons pris comme poids moyen la moyenne entre les poids de mai 1984 (15,35 g) et de mai 1988 (15,47 g).

	M	n	m	C	N	$\sigma$	Densité théor. ha	Poids moyen g	Biomasse théor. Kg	Surface étudiée m <sup>2</sup>
Canal										
Mai 87	25	25	15	35	40,63	± 6,11	145,94	22,60	3,298	2 784
Août 83	13	12	6	19	24,14	± 5,80	138,98	21,79	3,028	1 737
Sept. 87	16	14	8	22	26,67	± 5,33	149,96	18,63	2,794	1 778
Arçay										
Mai 83	31	27	18	40	45,68	± 5,79	80,85	15,41	1,246	5 650
Mai 84	17	19	10	26	30,91	± 5,99	54,71	15,35	0,840	5 650

donc été regroupées par saison (Fig. 6). A Arçay, en mai, les 97 lézards de plus de 20 mois se répartissent en 47 % d'individus de 21 mois, 38 % de 33 mois, 13 % de 45 mois et 1 % de 57 mois. Au canal, pour la même date, les 53 lézards se répartissent en 34 % d'individus de 21 mois, 32 % de 33 mois, 17 % de 45 mois et 17 % de 5 à 8 ans. Les résultats des captures-recaptures analysées par classe d'âge confirment ces proportions pour les animaux d'Arçay, mais suggèrent qu'au canal les animaux de 21 mois seraient sous-représentés, leur proportion théorique atteignant 49 % au lieu de 34 % dans l'échantillon capturé. Cependant, quel que soit le mode d'évaluation des classes d'âge, la différence essentielle entre les deux populations tient à la plus grande longévité des lézards du canal où les individus de plus de 4 ans sont encore nombreux, alors que nous n'avons trouvé qu'un seul lézard âgé de 5 ans à Arçay. En août-septembre, les femelles adultes sont sous-représentées dans l'échantillon du canal : une pour neuf mâles parmi les lézards de 3 ans et plus, alors que leur nombre est égal en mai. La figure 6c sous-estime donc le nombre réel des adultes, mais donne probablement une bonne représentation de la proportion respective des animaux de un et deux ans. En admettant un sex ratio de un pour les adultes, la proportion des différentes classes d'âge en août-septembre serait (pour N = 47) de 38,3 % d'individus de un an, 23,4 % de deux ans, 17 % de trois ans et 21 % de quatre ans et plus.

En théorie et en admettant que émigration et immigration se compensent, le taux de mortalité annuelle peut être déduit de la décroissance numérique des classes d'âge (Tab. VII). En pratique, comme nous venons de le voir, certaines d'entre elles peuvent être sous-représentées dans nos échantillons pour des raisons diverses. En août-septembre, le taux de mortalité serait voisin de 39 % entre un et deux ans et, si l'échantillon est rectifié pour tenir compte de la sous-représentation des femelles matures, de 27 % entre deux et trois ans.

Les résultats des recaptures à long terme peuvent donner une idée, non de la mortalité, mais du taux minimal de survie. En effet, les animaux non repris

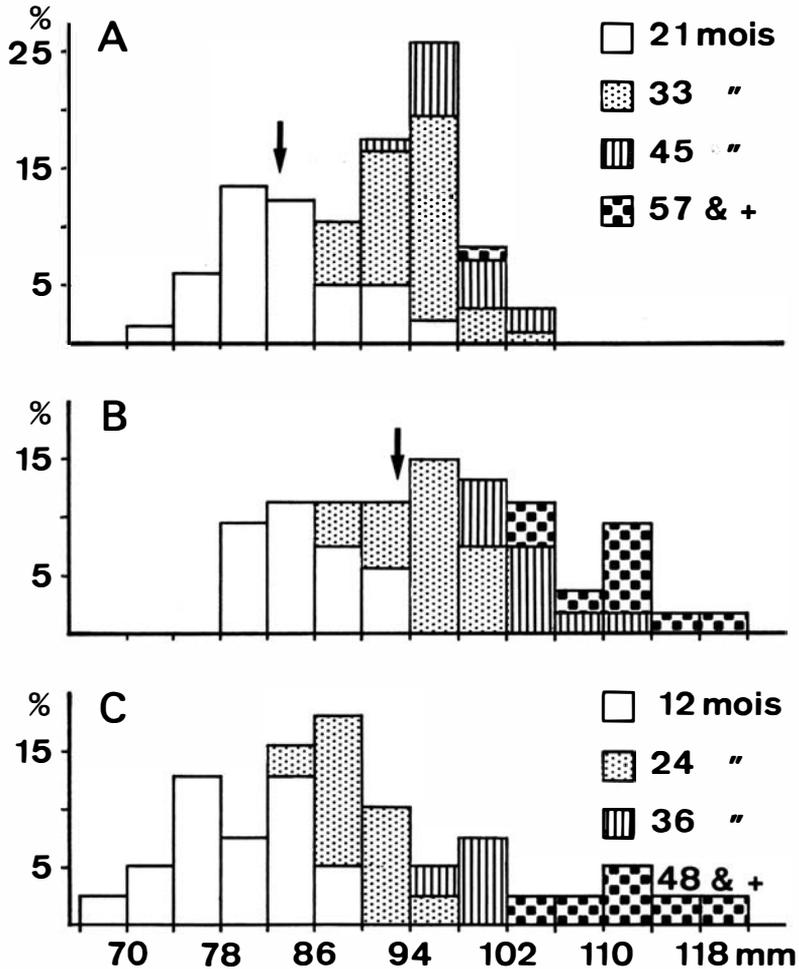


Figure 6. — Structure des populations de *Lacerta viridis*, par classes de taille. A, Arçay en mai ; B, canal en mai ; C, canal en août-septembre. Individus de plus de 10 mois seulement. En abscisses : longueur museau-cloaque en mm. En ordonnées : nombre d'individus par classe de taille, en pourcentage du total. Du fait de la quasi absence des femelles adultes en août-septembre les individus de plus de 36 mois sont largement sous représentés dans cet échantillon. Les flèches indiquent la taille approximative de la maturité sexuelle des femelles en mai.

peuvent avoir émigré et, en outre, les captures n'ont jamais porté sur la totalité de la population. A Arçay, sur 38 lézards de plus de 20 mois marqués en 1983, 9 ont été repris en 1984 (sur 20 captures), soit une mortalité globale maximale de 66,4 % chez les animaux de 21 mois, 78,6 % chez ceux de 33 mois et 100 % chez ceux de 45 et 57 mois. Au canal, sur 17 lézards marqués en 1983, quatre étaient encore en vie en 1987 (sur 52 captures), ce qui correspond à une mortalité maximale de 30,35 % par an, en moyenne. Ces recaptures à long terme ont porté sur deux des

TABLEAU VII

*Importance respective des classes d'âge et mortalité annuelle, selon différentes méthodes d'évaluation, pour les échantillons de mai.*

1 : classes d'âge d'après les captures (mai 1983, 84 et 88 à Arçay, mai 1987 et 88 au canal). 2 : classes d'âge théoriques d'après les captures-recaptures à court termes (mai 1983 et 84 à Arçay, mai 1987 au canal). N = nombre d'individus dans la classe d'âge correspondante. M = mortalité annuelle, en pourcentage, d'après la décroissance numérique des classes d'âge. Entre parenthèses, les données résultant manifestement d'un biais de l'échantillonnage.

	Arçay				Canal			
	1		2		1		2	
	N	M	N	M	N	M	N	M
21 mois	46		34,1		(18)		24,0	
		19,6		28,7				37,5
33 mois	37		24,3		17		15,0	
		64,9		58,8		47,1		
45 mois	13		10,0		9		(3,6)	
		92,3		90,0				
57 et +	1		1,0		9		5,0	

quatre grands mâles adultes marqués, un des trois lézards de 36 mois et un des deux lézards de 24 mois, aucun des 8 lézards de 12 mois n'ayant été repris.

Compte tenu de la fécondité (voir plus loin), la mortalité est évidemment très importante entre la ponte et l'âge de un an. Par la suite, les taux obtenus varient beaucoup selon la méthode d'évaluation et en raison aussi de la petite taille des échantillons. La seule tendance qui se manifeste clairement est une augmentation assez rapide de la mortalité des lézards d'Arçay après 33 mois, ce qui n'est pas le cas au canal où la mortalité paraît plus constante et vraisemblablement comprise entre 30 et 50 % par an après 20 mois.

### *ÂGE DE LA MATURITÉ SEXUELLE ET FÉCONDITÉ*

En l'absence d'autopsies, l'âge de la maturité sexuelle des femelles ne peut être estimé que d'après les pontes d'individus placés en captivité et, pour le canal, par la palpation lors de captures de la fin mai. A Arçay, sur les 15 femelles de mai 1988 âgées de 21 mois et plus, 14, mesurant plus de 84 mm, se sont reproduites, seule la dernière, de 82 mm, étant immature. On peut donc admettre que dans cette population la plupart des femelles atteignent leur maturité sexuelle à l'âge de 21 mois. Il n'en est pas de même au canal, encore que les données soient plus difficiles à interpréter. Parmi les femelles placées en captivité, aucune ne s'est reproduite à 21 mois. Pour les lézards de 33 mois, nous avons une ponte chez un individu de 93,5 mm et pas de reproduction chez deux autres de 92 et 98 mm. Les palpations, en mai 1987, se sont révélées positives chez trois femelles de 33 mois et de plus de 94 mm, mais un résultat négatif n'exclut évidemment pas la possibilité d'une ponte tardive. Il semble donc qu'au canal la maturité sexuelle ne



n'a été constatée que chez 13 % de femelles d'Arçay qui sont effectivement moins grandes et moins lourdes à taille égale. La deuxième ponte comprend généralement moins d'œufs que la première, encore que nous ayons un exemple inverse chez une femelle de 93 mm d'Arçay (Fig. 7). Pour les quatre lézards ayant fourni des données certaines, les premières pontes totalisent 46 œufs et les secondes 39, soit 15 % de moins.

A partir de ces données, nous avons tenté de calculer la production d'œufs dans les deux populations, d'après les échantillons de mai. Nous n'avons pas tenu compte des éventuelles secondes pontes et le nombre d'œufs a été déduit des dimensions de chaque femelle, selon l'équation de la figure 7. Nous avons également admis que la maturité sexuelle était atteinte à 84 mm à Arçay et 93 mm au canal. Pour une population de 100 lézards de plus de 20 mois — c'est-à-dire compte non tenu des jeunes de 9 mois — il y aurait à Arçay 7,4 femelles immatures de 21 mois et 42,6 femelles reproductrices de 21 mois et plus, donnant 321 œufs, soit en moyenne 7,54 par femelle ; au canal il y aurait 20,5 femelles immatures de 21 ou 33 mois et 29,5 femelles reproductrices de 33 mois et plus, donnant 304 œufs, soit 10,32 par femelle. Il y a donc davantage d'immatures au canal — ce qui est logique puisque la maturité sexuelle est plus tardive — et moins de femelles reproductrices qu'à Arçay, mais une production d'œufs presque équivalente. Ces estimations sont évidemment imparfaites, puisque nous n'avons pas tenu compte des deuxième pontes et que celles-ci sont moins rares au canal qu'à Arçay. En outre, la classe d'âge de 21 mois est probablement sous-estimée au canal et donc la proportion des adultes sur-estimée. Ces deux erreurs tendent à se compenser plus ou moins, mais de toute façon seuls les ordres de grandeur sont à retenir.

Le poids moyen des œufs par ponte varie de 0,57 à 0,93 g, la moyenne générale étant de  $0,807 \text{ g} \pm 0,042$  au canal ( $N = 4$ ) et de  $0,744 \text{ g} \pm 0,096$  à Arçay ( $N = 15$ ), la différence n'étant pas significative. Le poids moyen des nouveau-nés, respectivement de  $0,909 \text{ g} \pm 0,024$  et de  $0,880 \text{ g} \pm 0,107$ , est légèrement supérieur au poids des œufs récemment pondus, la différence étant très significative dans les deux cas ( $p < 0,001$ ), mais nous n'avons pas suivi les œufs individuellement et il faut tenir compte du fait que les chances d'éclosion peuvent être plus faibles pour les petits œufs. Il n'existe pas de corrélation significative entre le poids des œufs et la taille de la femelle, ou le nombre d'œufs par ponte. Le poids de la ponte représente de 22,5 à 35,2 % ( $\bar{x} = 28,18 \pm 3,11 \%$ ,  $N = 19$ ) du poids de la femelle gestante et de 27,7 à 52,2 % ( $\bar{x} = 37,63 \pm 6,18 \%$ ) du poids de la femelle après la ponte. Il n'existe pas, de ce point de vue, de différence entre les grandes et les petites femelles, ni entre les deux populations. Les femelles du canal étant généralement plus lourdes à taille égale que les femelles d'Arçay, leur effort pondéral de reproduction devrait théoriquement être moindre car le rapport entre le nombre d'œufs par ponte et la taille est sensiblement le même dans les deux populations. L'importance des variations individuelles, dues notamment au fait que les femelles n'ont pas été pesées à la même date, ni au même stade de la vitellogenèse, ne permet pas de mettre en évidence ce phénomène sur nos échantillons restreints.

La proportion d'œufs non fécondés ou d'embryons non viables, élevée chez les lézards en cage et lors des incubations au laboratoire, est faible dans de grands enclos (Rollinat, 1934 et *obs. pers.*) et très probablement aussi dans la nature. Mais nous ignorons totalement quelle est, dans les conditions naturelles, la proportion des pontes détruites par les prédateurs, ou n'arrivant pas à terme pour

d'autres raisons. Dans les enclos de Loire-Atlantique, les pontes les plus tardives, c'est-à-dire essentiellement les secondes, n'arrivent pas à terme avant l'hiver lors des étés normaux. Ce n'est cependant pas obligatoirement le cas sur les pentes particulièrement sèches et bien exposées bordant le pont du canal, où les premières naissances ont lieu deux à trois semaines plus tôt que dans les enclos. Le problème ne se pose évidemment pas à Arçay.

## DISCUSSION

Les deux populations étudiées ici présentent un certain nombre de points communs qui correspondent vraisemblablement à des caractères spécifiques stables. C'est le cas pour le sex ratio, constamment voisin de 1, le poids des œufs et des nouveaux-nés, la corrélation entre le nombre d'œufs par ponte et la taille de la femelle, ainsi que pour les dates de ponte. Certes, une étude plus détaillée pourrait mettre en évidence de légères différences statistiquement significatives mais, dans l'ensemble, les deux populations ne se différencient guère en la matière.

Il n'en est pas de même pour d'autres caractères (Tab. VIII). Comme nous l'avons vu, les lézards d'Arçay sont moins grands à poids égal, ont une croissance staturale et surtout pondérale un peu plus lente, bien que leur période annuelle d'activité soit plus longue, une maturité sexuelle plus précoce et une moindre longévité que les lézards du canal. Il en résulte qu'au printemps, pour une même unité de population de lézards âgés de plus de 20 mois (c'est-à-dire compte non tenu des jeunes de 9 mois), il y a à Arçay davantage de femelles matures qu'au canal mais une production d'œufs pratiquement équivalente dans les deux cas car les femelles reproductrices sont en moyenne plus petites à Arçay.

TABLEAU VIII

*Comparaison de quelques paramètres démographiques entre les deux populations de Lacerta viridis.*

(1) : Poids de la ponte/poids de la femelle gestante. (2) : Individus de plus de 20 mois seulement, en mai.

	Arçay	Canal
Poids des œufs	0,744 g	0,807 g
Poids des nouveau-nés	0,880 g	0,909 g
Nombre d'œufs (1 <sup>re</sup> ponte)	7,54	10,29
Proportion de femelles ayant une seconde ponte	env. 13 %	env. 25 %
Effort de ponte (1)	0,267	0,260
Age de la maturité sexuelle des femelles (mode)	21 mois	33 mois
Taille minimale des femelles à la maturité sexuelle	env. 83 mm	env. 93 mm
Longueur moyenne (2)	89,28 mm	95,22 mm
Poids moyen (2)	15,41 g	22,60 g
Densité à l'ha (2)	55 à 81	146
Biomasse à l'ha (2)	0,8 à 1,2 Kg	3,3 Kg
Longévité maximale dans la nature	5 ans	8 ans ou plus

Les deux populations sont placées dans des conditions assez différentes. Sous un climat plus chaud et plus ensoleillé, les lézards d'Arçay disposent d'un plus grand nombre d'heures d'activité par an que les lézards du canal (environ 1 560 contre 1 120). Les lézards d'Arçay ont beaucoup moins à se préoccuper de thermorégulation et l'incubation des œufs dans le sol ne pose manifestement aucun problème. En revanche, leurs ressources alimentaires paraissent nettement inférieures. Nous n'avons pas de données précises à ce sujet, mais cela ressort clairement du simple examen du milieu, sableux, beaucoup plus sec, à végétation ligneuse clairsemée à Arçay, tout différent du riche terreau humide recouvert d'herbes denses ou de haies épaisses du canal. Dans les deux stations, les jeunes Lézards verts entrent certainement en concurrence alimentaire avec les Lézards des murailles, même si les méthodes de chasse sont un peu différentes et ce phénomène pourrait être plus général à Arçay où les deux espèces sont strictement syntopiques.

Dans les régions tempérées, la limite nord des espèces ovipares à large distribution paraît liée à la quantité de chaleur nécessaire au développement embryonnaire et non aux exigences thermiques des adultes (Saint Girons et Saint Girons, 1956 ; Rykena, 1987). Le long du canal, la localisation des populations de Lézards verts au voisinage des ponts est certainement due au fait que ce sont les seuls emplacements fournissant des lieux de ponte secs et bien exposés. Mais, après l'éclosion, les lézards ne se trouvent nullement dans des conditions de déficit thermique global, comme le prouve leur bon état et leur croissance rapide. Autrement dit, le climat plus chaud du sud de la Vendée permet aux Lézards verts de se répartir plus largement, sans être limités par la rareté des lieux de ponte favorables, mais pour le reste ce climat ne les avantage pas obligatoirement.

Compte tenu de ces données, il semble que certaines des différences entre les deux populations soient dues aux ressources alimentaires, globalement plus faibles à Arçay. Nous ne voyons pas d'autre explication au fait que les Lézards verts de cette population aient une croissance pondérale plus lente et soient constamment moins lourds à taille égale, en dépit d'une densité deux à trois fois moindre. En revanche, la précocité de la maturité sexuelle, le mode étant 21 mois au lieu de 33, semble davantage liée au climat. En effet, à l'âge de 21 mois les lézards d'Arçay ont été actifs pendant 9 mois contre 6,5 pour les lézards du canal et si l'on tient compte des heures d'activité la différence serait plus importante encore, avec un rapport de 1,60 en prenant comme critère le nombre des heures d'ensoleillement (environ 2,255 à Arçay contre 1,413 au canal). Ces lézards n'ont donc pas le même âge physiologique. Autrement dit, pour une durée de vie équivalente sur le calendrier, les lézards d'Arçay ont en réalité été actifs plus longtemps que ceux du canal. Cette constatation s'accorde avec le fait que la longévité des premiers est plus faible que celle des seconds, comme cela a déjà été observé chez d'autres Reptiles chez qui l'on supprime l'hivernage et qui par conséquent restent actifs toute l'année (Castanet et Naulleau, 1985). Notons d'ailleurs que, pour ces raisons climatiques, les dépenses énergétiques individuelles sont plus élevées à Arçay, d'où des besoins alimentaires supérieurs, ce qui contribue à expliquer la plus faible densité et la légère sous-alimentation apparente des lézards de cette population.

Cependant, si l'âge physiologique explique pour une large part la moindre longévité des lézards d'Arçay, on ne peut exclure l'influence d'un taux de prédation différent dans les deux populations, qui viendrait encore renforcer la différence de longévité effective.

Quelles qu'en soient les raisons, on doit remarquer que les différences constatées entre les deux populations de Lézards verts étudiées ici sont un peu paradoxales. En effet, dans les régions tempérées les populations de lézards vivant sous des latitudes plus élevées, ou en altitude — en fait, celles dont la saison de vie active est courte — présentent très généralement une croissance plus lente, une maturité sexuelle plus tardive, une plus grande longévité et, pour les espèces itéropares, un plus petit nombre de pontes par an, que les populations plus méridionales ou de plaine, pour qui, croissance rapide, maturité sexuelle précoce et faible longévité vont habituellement de pair (Tinkle, 1967 ; Saint Girons et Duguy, 1970 ; Tinkle & Ballinger, 1972 ; Goldberg, 1974 ; Turner, 1967 ; Strijboch *et al.*, 1980 ; Bauwens & Verheyen, 1985 ; Tinkle & Duham, 1986 ; Bauwens *et al.*, 1987 ; Barbault & Mou, 1988). Or *Lacerta viridis* nous offre l'exemple de deux populations où celle à croissance la plus rapide (canal) présente une maturité sexuelle plus tardive et une longévité plus grande, relativement à l'autre (Arçay). L'influence évidente des disponibilités alimentaires et des conditions climatiques différentes entre ces deux populations ne suffit peut-être pas à expliquer cette « anomalie ». Dans cette perspective il convient tout d'abord de rappeler que, dans une même population, le taux de croissance et l'âge de la maturité sexuelle peuvent varier beaucoup selon les individus, ces deux phénomènes étant souvent, mais non obligatoirement liés. Les variations individuelles du taux de croissance, très fréquentes et de grande ampleur chez les lézards, paraissent bien souvent génétiques puisqu'elles se manifestent même dans des milieux très homogènes, ou en captivité (Bradshaw, 1971 ; Ballinger, 1973). Ce polymorphisme se retrouve dans nos deux populations de Lézards verts mais à partir d'un taux moyen différent. Chez les petites espèces à vie brève et pontes multiples, des variations de l'âge de la maturité sexuelle s'expliquent aisément, car les jeunes ayant atteint la taille de la maturité sexuelle à l'automne ne se reproduisent évidemment qu'au printemps suivant, en même temps que leurs congénères plus jeunes. Dans beaucoup d'autres cas, les différences de l'âge de la maturité sexuelle résultent essentiellement des variations individuelles de taux de croissance (ref. ci-dessus). Cependant, et bien que le phénomène n'ait guère été évoqué jusqu'ici, on ne peut exclure l'existence de variations individuelles de la maturation des gonades ce qui expliquerait éventuellement pourquoi à taille et poids égaux, certaines femelles se reproduisent et d'autres pas. De ce point de vue aussi, il pourrait exister un polymorphisme notable dans chaque population qui, malgré la grande plasticité des poïkilothermes, pourrait à terme et sous des pressions constantes, conduire à la sélection de deux stratégies adaptatives différentes.

Indépendamment des comparaisons entre les deux populations, certains des résultats méritent d'être brièvement discutés. Le sex ratio, constamment voisin de 1, signifie une mortalité analogue chez les mâles et les femelles. La plus longue durée de la période pendant laquelle les mâles sont soumis à la prédation — et ils sont particulièrement exposés pendant les heures de thermorégulation au début du printemps — est donc probablement compensée par une plus grande mortalité des femelles liée à la reproduction (dépenses énergétiques, risques au moment de la ponte, etc...). D'autre part, l'égalité numérique des sexes montre que dans les populations étudiées ici, la densité des Lézards verts n'est pas limitée par l'intolérance intra-spécifique. En effet celle-ci, faible chez les femelles et les immatures, est très forte chez les mâles adultes. Si ce facteur agissait directement sur la densité, les mâles devraient être moins nombreux que les femelles parmi les adultes. Ce n'est pas le cas, même au canal où la densité est exceptionnellement

forte. Ceci n'exclut nullement l'influence éventuelle des contacts inter-individuels sur la densité des Lézards verts. On sait, en effet, que de nombreux Reptiles totalement dépourvus d'intolérance interspécifique active n'en ont pas moins une forte tendance à s'isoler plus ou moins de leurs congénères. C'est ce que nous avons, autrefois, appelé des espèces « individualistes » (Saint Girons & Saint Girons, 1959). Par ailleurs, il faut tenir compte du fait que chez la plupart des lézards, intolérants ou pas, les contacts inter-individuels se font à vue et sont donc d'autant plus fréquents que la végétation est moins dense. En conséquence, il est très possible que, toutes choses égales par ailleurs, les lézards d'Arçay ne pourraient pas atteindre la même densité qu'au canal.

Nos données sont malheureusement insuffisantes pour aborder sérieusement le problème de la régulation des deux populations de Lézards verts même si l'on peut penser qu'à Arçay les capacités trophiques du milieu sont limitantes, notamment pour les jeunes soumis à la concurrence des nombreux Lézards des murailles. Ce n'est pas le cas au canal où la croissance rapide des jeunes et le très bon état de tous les individus indiquent une alimentation satisfaisante.

## RÉSUMÉ

L'étude de deux populations de *Lacerta viridis*, par squelettochronologie et par captures-recaptures, apporte quelques précisions sur l'écologie de cette espèce et, surtout, met en évidence de notables différences entre les deux populations. En effet, les lézards de la station méridionale (extrême sud-ouest de la Vendée), qui vivent sous un climat plus chaud, plus sec et plus ensoleillé, mais disposent de ressources alimentaires apparemment moins abondantes, ont une période d'activité plus longue, une densité moindre et une croissance plus lente, mais une longévité plus faible et une maturité sexuelle plus précoce que les lézards de la station septentrionale (centre de la Loire-Atlantique). La structure des deux populations est donc différente. En revanche, le rapport entre la taille des femelles et le nombre d'œufs par ponte, le poids des œufs et des nouveaux-nés, ainsi que les dates de ponte, ne diffèrent pas de façon significative entre les deux populations.

L'influence du climat et des ressources alimentaires explique pour une large part les différences constatées, les facteurs de mortalité restant par ailleurs hypothétiques. Il est aussi possible que les deux populations aient des génotypes légèrement différents, ce qui pourrait à terme, sous des pressions constantes, conduire à la sélection de deux stratégies adaptatives distinctes.

## SUMMARY

A comparison between two isolated populations of *Lacerta viridis* reveals significant differences between the life-history traits studied. Lizards living in the extreme south-west Vendée experience a hotter and drier climate, with more hours of sunshine per day, than those in the northern region of the central Loire-Atlantique. Food resources are also less abundant in the southern area, and greater time is spent foraging. Using capture-recapture and skeletochronology techniques to estimate population size and longevity respectively, lizards in the south were found to have lower densities, be shorter-lived and mature sexually at

a smaller size but, paradoxically, they have slower growth rates when compared with lizards living in the north. No significant differences were observed in the ratio of size of female to number of eggs per clutch, nor in total weight of the eggs or the newly-hatched young. Egg laying times were also similar in the two populations.

It is suggested that the climatic conditions and a limiting food supply, are the major factors influencing the observed differences between the two populations, although mortality could also play a role. It is also possible that the two populations differ to some extent genetically ; in such a case, constant selective pressure could lead to the evolution of two distinct adaptative strategies.

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre des URA 258 (H.S.G.) et 1134 (J.C.) du CNRS. Les autorisations de capture des lézards ont été délivrées par le Ministère de l'Environnement, Direction de la protection de la Nature.

Les auteurs tiennent à remercier F. Allizard pour la confection des préparations histologiques et R. Barbault pour ses critiques constructives d'une première version du manuscrit.

## REFERENCES

- ANONYME, (1989). — *Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France* (sous presse).
- AVERY, R.A. (1975). — Clutch size and reproductive effort in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Oecologia* (Berlin), 19 : 165-170.
- BALLINGER, R.E. (1973). — Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology*, 54 : 269-283.
- BARBAULT, R. (1976). — Contribution à la théorie des stratégies démographiques : recherches sur leur déterminisme écologique chez les lézards. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 101 : 671-693.
- BARBAULT, R. et MOU, Y.-P. (1988). — Population dynamics of the Common Wall Lizard, *Podarcis muralis*, in southwestern France. *Herpetologica*, 44 : 38-47.
- BAUWENS, D. and VERHEYEN, R.F. (1985). — The timing of reproduction in the lizard *Lacerta vivipara* : Differences between individual females. *J. Herpetol.*, 19 : 353-364.
- BAUWENS, D., HEULIN, B. et PILORGE, T. (1986). — Variations spatio-temporelles des caractéristiques démographiques dans et entre populations du lézard *Lacerta vivipara*. *Colloque National du CNRS, Biologie des populations*. Actes du Colloque de Lyon, 531-536.
- BAILEY, N.T.J. (1952). — Improvements in the interpretation of recapture data. *J. Anim. Ecol.*, 21 : 120-127.
- BRADSHAW, S.D. (1971). — Growth and mortality in a field population of *Amphibolurus* lizards exposed to seasonal cold or aridity. *J. Zool. London*, 165 : 1-25.
- CASTANET, J. (1985). — La squelettechronologie chez les reptiles. I. Résultats expérimentaux sur la signification des marques de croissance squelettiques chez les Lézards et les Tortues. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, 7 : 23-40.
- CASTANET, J. (1986-1987). — La squelettechronologie chez les reptiles. III. Application. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, 8 : 157-172.
- CASTANET, J., NEWMAN, D.G. and SAINT GIRONS, H. (1988). — Skeletochronological data on the growth, age, and population structure of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*, on Stephens and Lady Alice islands, New Zealand. *Herpetologica*, 44 : 25-37.
- CASTANET, J. et NAULLEAU, G. (1985). — La squelettechronologie chez les reptiles. II. Résultats expérimentaux sur la signification des marques de croissance squelettiques chez les Serpents. Remarques sur la croissance et la longévité de la Vipère aspic. *Ann. Sci. Nat. Zool., Paris*, 7 : 41-62.

- CASTANET, J. et ROCHE, E. (1981). — Détermination de l'âge chez le Lézard des murailles, *Lacerta muralis* (Laurenti, 1768) au moyen de la squelettochronologie. *Rev. suisse Zool.*, 88 : 215-226.
- DUNHAM, A.E., MILES, D.B. and REZNICK, O.N. (1988). — Life history patterns in squamate reptiles. In : *Biology of the Reptilia*, Wiley, C. Gans (ed.), 16 : 441-522.
- FITCH, H.S. (1954). — Life history and ecology of the Five-lined skink *Eumeces fasciatus*. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Bull.*, 8 : 1-156.
- GOLDBERG, S.R. (1974). — Reproduction in mountain and lowland populations of the lizard *Sceloporus occidentalis*. *Copeia*, 1974 : 176-182.
- HEMELAAR, A. (1986). — *Demographic study on Bufo bufo L. (Anura, Amphibia) from different climates, by means of skeletochronology*. PhD Thesis University of Nijmegen.
- HEULIN, B. (1985a). — Démographie d'une population de *Lacerta vivipara* de basse altitude. *Acta Oecologica, Ecol. Gener.*, 6 : 261-280.
- HEULIN, B. (1985b). — Maturité sexuelle et âge à la première reproduction dans une population de plaine de *Lacerta vivipara*. *Can. J. Zool.*, 63 : 1773-1777.
- KHODADOOST, M., PILORGE, T. et ORTEGA, A. (1987). — Variations de la densité et de la taille corporelle en fonction de l'abondance et de la composition du peuplement de proies dans trois populations de lézards vivipares du Mont Lozère. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 42 : 193-201.
- MATZ, G. et WEBER, (1983). — *Guide des Amphibiens et Reptiles d'Europe*. Delachaux et Niestlé. Neuchâtel.
- MOU, Y.-P. (1987). — *Ecologie comparée de deux populations de lézards des murailles, Podarcis muralis (Laurenti, 1768), en France*. Thèse de Doctorat d'Université, Paris VI.
- NETTMAN, H.K. & RYKENA, S. (1984). — *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768) — Smaragdeidechse. pp. 129-180. In *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. W. Böhme (ed.), Bd. 2/1 *Echsen II (Lacerta)*. Aula, Wiesbaden.
- PETERS, G. (1970). — Studien zur Taxionomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen. VI. Zur Ökologie und Geschichte der Populationen von *L. viridis* (Laurenti) im mitteleuropäischen Flachland. *Beiträge zur Tierwelt der Mark VII. Veröff. Bez. Mus. Potsdam*, 21 : 49-119.
- PILORGE, T. (1987). — Density, size structure, and reproductive characteristics of three populations of *Lacerta vivipara* (Sauria : Lacertidae). *Herpetologica*, 43 : 345-356.
- PILORGE, T. (1988). — *Dynamique comparée de populations de lézards vivipares : régulation et variabilité intra- et interpopulationnelle*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Paris VI.
- PILORGE, T. et CASTANET, J. (1981). — Détermination de l'âge dans une population naturelle du Lézard vivipare *Lacerta vivipara*. *Acta Oecologica. Oecol. Gener.*, 2 : 387-397.
- RYKENA, S. (1987). — Egg incubation time and northern distribution boundary in green lizard species (*Lacerta* s. str.). *Proc. 4th Ord. Gen. Meet. Societas Europea Herpetologica*, Van Gelder, Strijbosch and Bergers (eds.) : 339-342.
- ROLLINAT, R. (1934). — *La Vie des Reptiles de la France Centrale*. Delagrave, Paris.
- SAINT GIRONS, M.C. (1977). — Le cycle d'activité chez *Lacerta viridis* et ses rapports avec la structure sociale. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 31 : 101-116.
- SAINT GIRONS, H. et BRADSHAW, S.D. (1989). — Sédentarité, déplacements et répartition des individus dans une population de *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768). *Bijdr. Dierk. Amsterdam*. 59 : 00-00.
- SAINT GIRONS, H. et DUGUY, R. (1970). — Le cycle sexuel de *Lacerta viridis* en plaine et en montagne. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris*. 42 : 609-625.
- SAINT GIRONS, H. et SAINT GIRONS, M.C. (1956). — Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles (Lézards et Serpents). *Vie Milieu*, 7 : 133-226.
- SAINT GIRONS, H. et SAINT GIRONS, M.C. (1959). — Espace vital, domaine et territoire chez les Vertébrés terrestres. *Mammalia*, 23 : 448-476.
- SMIRINA, E.M. (1974). — Prospects of age determination by bone layers in reptilia. *Zool. Zh.*, 53 : 111-117.
- STRIJBOSCH, J.J., BONNEMAYER, A.M. and DIETVORST, P.J.M. (1980). — The northernmost population of *Podarcis muralis* (Lacertilia, Lacertida). *Amphibia-Reptilia*, 1 : 161-172.

- TINKLE, D.W. (1967). — The life and demography of the Side-blotched Lizard, *Uta stansburiana*. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.*, 132 : 1-182.
- TINKLE, D.W. and BALLINGER, R.F. (1972). — *Sceloporus undulatus* : a study of the intraspecific comparative demography of a lizard. *Ecology*, 53 : 570-584.
- TINKLE, D.W. and DUNHAM, A.E. (1986). — Comparative life history of two syntopic sceloporine lizards. *Copeia*, 1986 : 1-18.
- TURNER, F.B. (1977). — The dynamics of population of squamates, crocodylians and rhynchocephalians. In : *Biology of the Reptilia*. Acad. Press. C. Gans (ed.), 7 : 157-264.