

ÉCOLOGIE TROPHIQUE DE *PODARCIS BOCAGEI BERLENGENSIS* ET
DE *LACERTA LEPIDA* (SAURIA, LACERTIDAE)
SUR L'ÎLE DE BERLENGA (PORTUGAL)

L. A. VICENTE *, **, P. R. Araújo ** et R. BARBAULT ***

INTRODUCTION

Berlenga est une petite île au large de la côte ouest du Portugal (9° 30' O, 39° 25' N). Deux espèces de lézards y coexistent : *Podarcis bocagei berlengensis* Vicente 1985, sous-espèce endémique, et le lézard ocellé, *Lacerta lepida* Daudin 1802. Avec quelque 200 individus, la population de ce dernier est subdivisée en colonies très localisées et à densité élevée tandis que celle de *P. b. berlengensis* a une distribution beaucoup plus extensive et ne présente donc pas de concentrations remarquables. Ces populations sont morphologiquement distinctes des populations continentales, soit du fait de dérive génétique, soit de pressions sélectives propres aux conditions insulaires (Vicente, 1985 ; Vicente, 1987 ; Vicente *et al.*, 1987 ; Vicente & Paulo, 1989).

On admet généralement que la sélection naturelle favorise, parmi les colonisateurs potentiels, les espèces les plus petites, qui constituent sur le continent les populations les plus abondantes et qui sont vraisemblablement pré-adaptées pour agrandir leur niche une fois installées sur une île (Blondel, 1986). On admet généralement que le relâchement de la compétition interspécifique qui résulte de la réduction du nombre d'espèces présentes et l'augmentation de la compétition intraspécifique due à l'accroissement de la densité, sont à l'origine de l'élargissement des niches en milieu insulaire. L'augmentation de la variance des caractères en rapport avec l'exploitation des ressources, ainsi que l'évolution vers l'occupation de composantes de la niche occupées sur le continent par un ou plusieurs compétiteurs absents sur l'île, sont ainsi deux tendances que l'on observe chez les populations insulaires (MacArthur & Wilson, 1967).

On admet également que des espèces différentes qui exploitent le même biotope doivent avoir des niches alimentaires divergentes. Cela peut résulter de différences de comportements. Ainsi Pianka (1969) distingue chez les lézards deux types de stratégies de chasse : le « sit-and-wait », pratiqué notamment par les

* Dept. Zoologia, Fac. Ciências, Univ. Lisboa, C2, Campo Grande, P-1700 Lisboa, Portugal.

** Instituto da Conservação da Natureza, Rua da Lapa, P-1200 Lisboa, Portugal.

*** Lab. d'écologie, URA 258 CNRS, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05, France.

Iguanidés et les Agamidés, et le « widely-foraging » pratiqué par les Téidés américains et certains Scincidés tels que les *Ctenotus* australiens. Cette disparité du comportement de prédation peut expliquer en grande partie les différences alimentaires observées entre populations sympatriques (Barbault, 1975).

On sait d'autre part que l'alimentation d'un prédateur dépend souvent de l'abondance et de la fréquence relatives des proies disponibles. Si celles-ci varient selon l'endroit et le mois, le régime alimentaire accompagnera aussi ces variations, surtout chez les espèces généralistes (Henry, 1979). Trois sortes de facteurs peuvent expliquer la composition et la structure du spectre alimentaire de prédateurs donnés :

- 1) les caractéristiques biologiques, écologiques et comportementales des proies ;
- 2) les facteurs quantitatifs dont le plus important est la densité des proies ;
- 3) la proportion relative des différents types de proies dans les peuplements animaux présents dans le milieu.

De nombreux travaux ont été publiés sur le régime alimentaire de lézards insectivores. Cependant, très peu font explicitement référence au spectre des proies disponibles, ce qui limite singulièrement leur portée écologique. Parmi les exceptions notables et concernant les Lacertidés il faut citer les travaux de Mou (1987) et Mou & Barbault (1986).

L'ensemble des données disponibles sur le régime des Lacertidés montre la diversité du spectre taxonomique des proies consommées et la tendance générale du groupe à suivre un comportement alimentaire opportuniste (Mou, 1987). C'est assurément le cas des lézards du complexe *muralis*. Ainsi, dans la péninsule ibérique, *Podarcis hispanica* et *Podarcis bocagei* apparaissent comme des prédateurs généralistes sans préférences ni spécialisations trophiques (Perez-Mellado, 1983), comme *Podarcis muralis* dans le sud-ouest de la France (Mou & Barbault, 1986).

Cet opportunisme alimentaire devrait être amplifié encore en milieu insulaire. C'est ce que l'on se propose d'étudier dans le cas des Lacertidés de l'île de Berlenga :

- 1) en analysant les variations spatiales et temporelles des niches alimentaires ;
- 2) en précisant la relation entre la disponibilité des ressources trophiques et les spectres des proies consommées ;
- 3) en étudiant la superposition des niches alimentaires des deux populations.

LE MILIEU

L'île de Berlenga a une aire totale de 79 ha et un périmètre d'environ 4 km. En forme de « 8 » très découpé, c'est une formation granitique très probablement antérieure au mésozoïque (Andrade, 1937).

Malgré l'influence atlantique, le climat présente des caractéristiques nettement méditerranéennes : sécheresse relative pendant les mois d'été et pointes pluviométriques au début du printemps et en novembre. Le régime des vents a une

importance considérable : en façonnant profondément, mais inégalement, le sol et le manteau végétal, l'érosion éolienne joue en effet un rôle déterminant dans la distribution de l'herpétofaune. Le sud de l'île est pratiquement à l'abri d'un vent nord dominant chargé d'humidité et de sel, responsable également d'un sensible refroidissement des sols exposés.

A la fin de l'été, le couvert végétal disparaît presque entièrement de la face nord de l'île ce qui accentue le phénomène d'érosion. Les particules du sol charriées par le vent chargent lourdement l'air. Cette usure permanente de la couche supérieure du sol empêche toute accumulation significative de matière organique. Sur les plateaux, du fait d'une presque totale absence de relief, l'action du vent se fait plus régulière, le couvert végétal étant assez homogène. Ailleurs sur l'île, en particulier sur les versants et en fonction soit de la nature plus ou moins découpée de la côte soit de l'exposition, on observe des situations très différentes : des sols présentant des affleurements rocheux ; des sols peu profonds avec une densité de racines élevée, et des sols plus profonds garnis par exemple d'innombrables terriers de lapin.

Le couvert végétal, caractéristique du littoral ouest de la péninsule ibérique, présente pourtant quelques endémismes spécifiques et sub-spécifiques en relation avec l'isolement insulaire.

Dans ce travail, cinq zones type ont été définies, A, B, C, D et E (Fig. 1), à partir d'une analyse de la variabilité microgéographique de l'île et en considérant : l'exposition aux vents, le tapis végétal, la densité de chacune des deux espèces de lézards et enfin l'influence humaine.

Les quatre premières zones d'étude, A, B, C et D correspondent approximativement aux quatre points cardinaux :

La zone A se trouve sur un versant orienté au SE ; le sol est d'épaisseur moyenne avec des affleurements rocheux très fréquents et parsemé de cailloux ; la végétation, rampante, est éparse ; l'influence humaine est assez importante pendant l'été. Le lézard ocellé n'y est pas présent et la densité de *Podarcis bocagei berlengensis* est d'environ 3 000 ind./ha en octobre, c'est-à-dire après les éclosions (observation répétée en 1985, 1986 et 1987).

La zone B se trouve sur le plateau occidental de l'île au nord du phare dans une aire de réserve intégrale où l'influence humaine est pratiquement nulle ; le sol est relativement profond sans affleurements rocheux ; à la fin de l'automne commence à pousser une végétation d'arbustes dont la densité s'accroît fortement tout au long du printemps. On y dénombre quelques lézards ocellés (surtout des jeunes et des subadultes) et la densité de *P. b. berlengensis* est, en octobre, supérieure à 4 000 ind./ha.

La zone C se trouve également sur le plateau occidental de l'île mais au sud du phare ; le sol y est d'épaisseur moyenne avec une végétation plutôt dense en hiver et au printemps ; elle subit une pression humaine très importante pendant toute l'année et on y trouve toutes sortes de déchets organiques d'origine humaine. La densité de *P. b. berlengensis* est semblable à celle de la zone B et l'on y dénombre également quelques adultes isolés de lézard ocellé qui semblent utiliser cet espace comme zone de chasse.

La zone D se trouve à la limite ouest du plateau occidental ; le sol est consolidé avec un tapis végétal réduit et clairsemé ; l'influence humaine est moyenne pendant l'été et l'impact des Laridés très fort pendant la période de reproduction, entraînant une nitrification significative du substratum rocheux et du

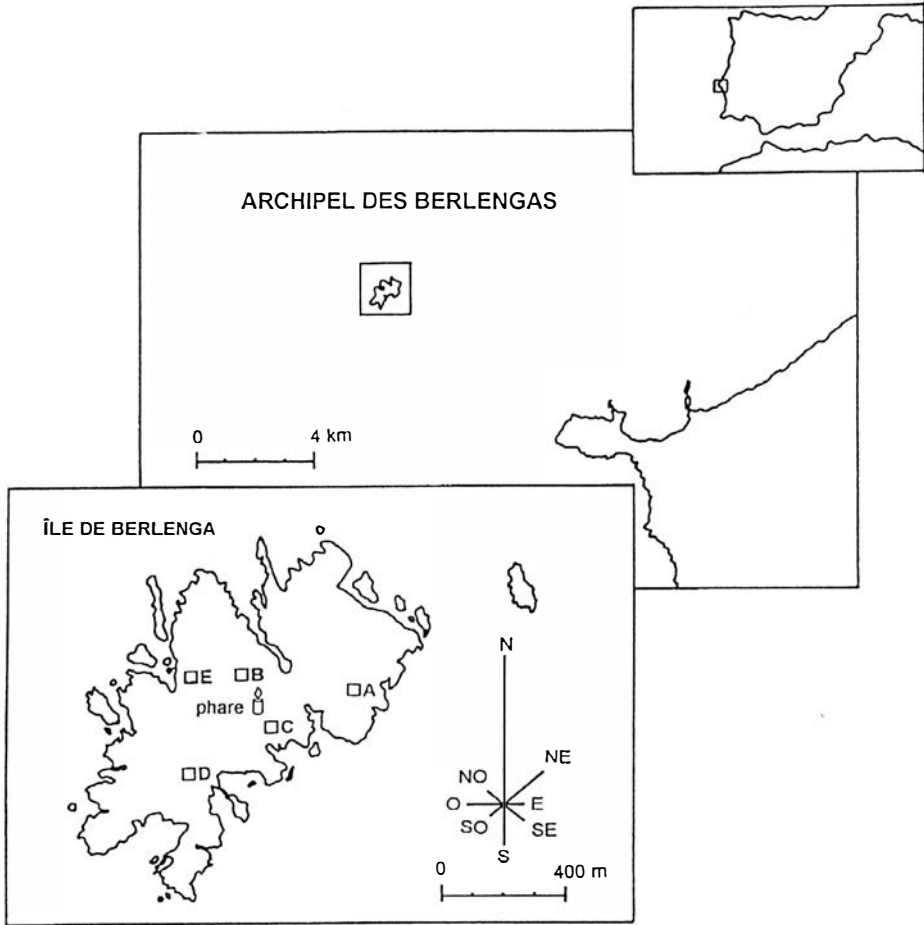


Figure 1. — Localisation géographique de l'île de Berlenga et disposition des sites d'étude A, B, C, D et E.

sol. On y trouve une toute petite colonie de Lézard ocellé (5 individus en 1985) et une densité relativement faible de *P. b. berlengensis* ($\pm 2\ 000$ ind./ha après éclosions en octobre 1985, 1986 et 1987).

La zone E se trouve dans un vallon exposé au nord. Elle héberge la plus importante colonie de lézard ocellé de l'île. Le sol y est profond, la végétation abondante avec dominance de fougères. La densité de lapins est très élevée tandis que l'influence humaine est nulle. La densité de *P. b. berlengensis* est élevée avec plus de 4 000 ind./ha après éclosions, en octobre 1985, 1986 et 1987.

MÉTHODES

Les objectifs visés supposaient :

- l'inventaire et l'analyse de la diversité des ressources trophiques disponibles dans l'île de Berlenga et leur variation temporelle et spatiale ;
- l'analyse quantitative des régimes alimentaires caractérisés en termes taxonomiques, de dimension, de degré de dureté et de capacité de vol des proies ;
- l'étude des comportements alimentaires des deux espèces ;
- l'analyse des relations entre comportements alimentaires et disponibilité des ressources ;
- la comparaison des niches alimentaires des deux espèces de l'île.

ETUDE DES RESSOURCES TROPHIQUES

Les ressources trophiques potentielles sont constituées par tous les organismes susceptibles d'être capturés et consommés par *Podarcis bocagei berlengensis* ou par *Lacerta lepida*. Chez les Lacertidés, les arthropodes et les mollusques sont généralement considérés comme ressources trophiques potentielles. Cette définition est évidemment discutable : les ressources trophiques effectives d'une population sont, par définition, la fraction des ressources potentielles que celle-ci consomme pendant son activité alimentaire. Ainsi, parmi les organismes recensés comme ressources trophiques potentielles, certains peuvent n'être jamais détectés, ni dans les excréments, ni dans les estomacs. Faut-il alors considérer ces organismes comme ressources trophiques ? Probablement non, mais ce sujet a besoin d'être approfondi. Appelons cette catégorie d'organismes α . Si ce type d'organisme disponible peut être capturé, et constitue donc une ressource trophique potentielle, il y a deux hypothèses :

1) la catégorie α est abondante dans l'écosystème et donc rejetée par le prédateur : elle ne fait pas partie de ses ressources trophiques ;

2) la catégorie α est rare :

- a) si des études du régime alimentaire de cette espèce ou d'espèces voisines dans d'autres zones où elle est abondante ne l'ont jamais mentionnée, elle ne doit pas être considérée comme ressource trophique de la population que l'on est en train d'étudier ;
- b) si elle est normalement mentionnée mais n'est pas détectée dans le spectre alimentaire de la population étudiée, ce fait devra être attribué à une contingence d'échantillonnage et elle pourra être considérée comme faisant partie des ressources trophiques réelles.

Ce sont ces normes qui ont régi notre analyse de la disponibilité des ressources de l'île de Berlenga.

Dans chaque zone on a étudié les abondances relatives d'invertébrés terrestres, en utilisant toujours les mêmes méthodes : captures directes au sol et à l'aide d'assiettes blanches. Le choix de ces méthodes est basé :

- 1) sur l'expérience antérieure qui a mis en évidence l'inadéquation de méthodologies alternatives dans le cas de ce biotope particulier ;
- 2) sur la nécessité de minimiser la sélectivité des procédés de capture ;
- 3) sur l'intérêt de maximiser l'information acquise relativement à la faune d'invertébrés diurnes.

Ainsi des méthodes telles que les flacons-pièges, le filet entomologique et les pièges à glu, utilisés par d'autres auteurs (Ouboter, 1981 ; Heulin, 1984 ; Mou, 1987) n'ont pas pu être utilisés sur l'île de Berlenga où la plupart des zones ne se prêtent pas à la mise en place de flacons, tandis que le vent ne permet pas une bonne utilisation du filet entomologique et que les pièges à glu tuent un grand nombre de lézards.

Pendant treize mois, des arthropodes et des mollusques ont été capturés dans les cinq zones délimitées, selon le procédé d'échantillonnage suivant :

- une zone de travail de 1 536 m² a été délimitée dans chacune des cinq zones d'étude, subdivisée en six sous-zones de 256 m² numérotées de 1 à 6 ;
- des captures directes sont effectuées chaque mois à intervalles de temps constants :
 - six captures de quatre minutes chacune dans chaque zone ;
 - chaque capture a été effectuée dans une des sous-zones, dont l'ordre a été établi tous les mois d'une façon aléatoire ;
 - tous les exemplaires observés sur le sol, sous et sur les pierres et sur les plantes ont été recueillis, s'ils pouvaient être capturés avec une pince ;
 - le mois de mai a été le mois de répétition pour ces captures ;
- des captures par pièges à eau (assiettes) sont réalisées chaque mois :
 - dans chaque zone, six assiettes blanches ont été installées ;
 - les ramassages sont faits après 24 h ;
 - le mois de juin a été échantillonné deux fois, en début et en fin de cycle annuel.

Les données obtenues ont été regroupées par saison, mars-avril-mai pour le printemps et ainsi de suite. Tous les exemplaires capturés ont été conservés dans de l'alcool à 70° glycérolé. Le volume corporel des arthropodes a été calculé par approximation, en l'assimilant à un ellipsoïde de révolution à partir des trois mesures perpendiculaires correspondant à ses trois axes orthogonaux.

Le système de classification choisi, en raison de son caractère opérationnel par rapport aux objectifs fixés est le suivant :

PHYLUM	CLASSE	ORDRE	CODE
Mollusca	Gastropoda	Stylommatophora	01
Arthropoda	Crustacea	Isopoda	02, 03*
	Quilopoda	Lithobiomorpha	04
		Geophilomorpha	05
	Diplopoda	Opisthospermomorpha	06
	Arachnida	Acarina	07
		Phalangida	08
		Pseudoscorpionida	09
		Araneae	10
	Insecta	Collembola	11
		Thysanura	12
Orthoptera		13, 14*	
Homoptera		15, 16*	
Heteroptera		17	
Coleoptera		18, 19*	
Diptera		20	
Lepidoptera		21, 22*	
Hymenoptera		23	
Formicidae		24	

(*) Larves.

Le code 25 s'applique aux cas de cannibalisme, c'est-à-dire à *Podarcis bocagei berlengensis* comme proie.

Les échantillons recueillis ont été analysés selon quatre critères différents :

1) par catégories taxonomiques jusqu'au niveau de l'ordre, à l'exception de la famille des *Formicidae* qui a été séparée des hyménoptères en raison des caractéristiques grégaires des fourmis, qui peuvent occasionner des captures massives d'individus susceptibles de fausser les résultats (voir p.e. Barbault, 1974 ; Pilorge, 1982 ; Heulin, 1984) ;

2) par classes de longueur et par catégories de volume puisque les Lacertidés, comme la plupart des prédateurs insectivores, sélectionnent leurs proies en fonction de la taille ;

3) par classes de dureté — *mous* et *durs* ; on suppose en effet que le degré de dureté des proies puisse constituer un critère de sélection. Les *Stylommatophora*, les *Diplopoda*, les *Coleoptera* et les *Formicidae* ont été considérés comme *durs*, alors que tous les autres groupes ont été considérés comme *mous* ;

4) par degré de mobilité, *volants* et *non-volants*.

La division en classes a été effectuée de telle sorte que celles-ci aient, dans la mesure du possible, la même amplitude, qu'elles soient contiguës et en évitant l'apparition de classes vides (Lamotte, 1971). Il en résulte les subdivisions suivantes :

1) 7 classes de longueur : (00, 05), (05, 10), (10, 15), (15, 20), (20, 25), (25, 30) et (30, ∞) (en mm) ;

2) 6 classes de volume : (0000, 0500), (0500, 1000), (1000, 1500), (1500, 2000), (2000, 2500) et (2500, ∞) (en mm³).

La description des zones d'étude en termes de ressources trophiques a été synthétisée par l'indice d'équitabilité de Simpson (Barbault, 1981). Les indices de Pianka (1973) et de Schoener (1968) habituellement utilisés pour mesurer la superposition de niches, servent ici, en première approximation, à comparer les zones d'étude. Du point de vue mathématique ces indices correspondent à des indices de similitude et leur utilisation pour comparer les abondances relatives des ressources trophiques est donc parfaitement légitime.

Pour comparer les zones des matrices ont été constituées à partir d'une standardisation des données relatives aux abondances saisonnières absolues de ressources. Ainsi, les zones ont été considérées comme unités d'échantillonnage, chacune d'entre elles se caractérisant par l'abondance des ressources trophiques. On a utilisé une technique commune pour ordonner — l'analyse en composantes principales élaborée sur la matrice de corrélation et une technique d'analyse de groupement se basant sur la méthode *UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic averages)* sur une matrice à distances euclidiennes (voir p.e. Pielou, 1969 ou Sneath & Sokal, 1973 ou encore Digby & Kempton, 1987). La fiabilité des résultats a été évaluée par le coefficient de corrélation cophénétique à l'aide du logiciel NTSYS 87 de James Rohlf.

ETUDE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DE *LACERTA LEPIDA*

L'étude du régime alimentaire de *Lacerta lepida* a été réalisée par l'analyse des excréments. Les techniques de régurgitation se sont avérées inopérantes chez cette espèce à cause du stress qu'elles provoquent. En outre le sacrifice d'animaux était hors de question étant donné l'effectif peu nombreux et donc la vulnérabilité de la population. Il a été impossible de séparer les échantillons selon le sexe. Les excréments n'ont pu être recueillis que de mars à septembre 1987. Il est en effet pratiquement impossible d'en obtenir pendant l'automne et l'hiver. On a pu disposer au total de 139 excréments au printemps et de 22 excréments en été. Ceux-ci ont été séchés et pesés. Quand ils étaient intacts, leur longueur et leur diamètre ont été mesurés et leur volume calculé par approximation cylindrique. Puis ils ont été disséqués et analysés.

Les invertébrés qui constituent les excréments ont été identifiés en comparant des pièces intactes avec la collection de référence obtenue pour l'étude des ressources trophiques. Seuls 1,34 % des invertébrés n'ont pu être identifiés. On a considéré que chaque excrément devait correspondre à un individu. Les proies identifiées ont été distribuées dans les classes déjà définies auparavant et les valeurs suivantes ont été calculées : le nombre moyen de proies par excrément ; l'indice relatif de présence et le degré de préférence.

ETUDE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DE *P. BOCAGEI BERLENGENSIS*

On a eu recours à l'analyse de contenus d'estomacs pour les raisons suivantes :

— 1) l'important effectif de la population a permis, sans problèmes, de capturer et d'éliminer un nombre significatif d'individus du point de vue statistique ;

— 2) l'analyse des excréments, trop petits, était impossible chez cette espèce ;

— 3) la méthode a été bien éprouvée (voir p.e. Avery, 1966 ; Sexton *et al.*, 1972 ; Rose, 1976 ; Ouboter, 1981).

Les captures ont été faites dans quatre des cinq zones mentionnées (A à D), tous les mois, pendant treize mois, le mois de février étant le mois de répétition. On a pu disposer ainsi d'un sous-échantillon de trois individus de chaque sexe, par zone et par mois, soit un ensemble global de 312 exemplaires : 13 mois \times 4 zones \times 2 sexes \times 3 individus.

Tous les exemplaires ont été capturés au milieu de l'après-midi, c'est-à-dire quand la plupart devaient avoir l'estomac plein. Une fois prélevés, les estomacs ont été pesés et mesurés. Les valeurs ont été corrigées par un coefficient de rétraction donné par le rapport entre le poids frais et le poids fixé (1,27). Les contenus stomacaux ont été séchés et pesés. On n'a pas pu identifier 0,98 % des invertébrés constituant ces contenus.

On a analysé les régimes alimentaires séparément et ensemble, pour chaque zone et pour chaque sexe. Pour chaque individu *P. b. berlengensis* on a relevé les paramètres suivants : la longueur corporelle totale (LT), en mesurant la distance entre le cloaque et la partie inférieure de la plaque rostrale ; le poids du corps (PC) ; le poids frais de l'estomac (PFE) ; le poids sec du contenu stomacal (PSC). On a aussi calculé les indices de vacuité (V), de réplétion (Re) et de robustesse corporelle (Ro) :

$$V = nv \div nt \times 100$$

$$Re = PFE \div PC \times 100$$

$$Ro = PC \div LT$$

nv étant le nombre d'estomacs vides et nt le nombre total d'estomacs.

Les proies identifiées dans les estomacs ont été distribuées dans les mêmes classes que celles utilisées pour l'étude de la disponibilité des ressources alimentaires. On a calculé le nombre moyen de proies par estomac, l'indice relatif de présence (Pilorge, 1981), $I_i = P_i \times 100 \div \sum P_i$ où $P_i = n_i \times 100 \div N$, P_i étant le degré de présence (Lescure, 1971), n_i le nombre d'estomacs contenant des individus de la classe i et N le nombre total d'estomacs ainsi que le degré de préférence, $Pr = Q_i \times 100 \div T$ où Q_i est le nombre de proies appartenant à la classe i et T le nombre total de proies.

On a calculé ces paramètres pour les deux sexes, d'abord pris séparément et ensuite regroupés pour les quatre zones d'échantillonnage et par saison.

AMPLITUDES ET SUPERPOSITIONS DE NICHES

L'amplitude de la niche alimentaire a été calculée selon les indices standardisés de Simpson et de Shannon (Barbault, 1981). Pour relier le régime alimentaire à la disponibilité des proies, on a comparé les fréquences observées aux fréquences espérées, pour chacune des classes dans chaque type d'analyse par le test non-paramétrique du χ^2 -carré. On a aussi utilisé l'indice de superposition de Schoener en tant qu'indice de similitude. Les indices de superposition des niches

alimentaires de *Podarcis bocagei berlengensis* et de *Lacerta lepida* ont été calculés selon les formules de Pianka (1973) et de Schoener (1968) déjà évoquées ci-dessus.

Le fait d'utiliser deux méthodes d'étude distinctes (analyse d'excréments d'une part et de contenus d'estomacs d'autre part) a pu introduire un biais dans les comparaisons réalisées, mais il n'y avait pas d'autre solution possible.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Sur les 24 catégories de proies potentielles détectées, 6 n'ont pas été trouvées dans l'alimentation ni de *Podarcis bocagei berlengensis* ni de *Lacerta lepida* (*Phalangida*, *Pseudoscorpionida*, *Collembola*, *Thysanura*, larves d'*Orthoptera*, larves d'*Homoptera*) et 4 autres n'ont pas été détectées dans les excréments de *Lacerta lepida* (*Isopoda*, larves d'*Isopoda*, de *Lithobiomorpha*, de *Geophilomorpha*).

Il a néanmoins été décidé d'inclure ces classes de proies dans la niche alimentaire des deux population étudiées parce que :

1) à l'exception des larves d'*Isopoda*, la fréquence de ces catégories a été si réduite ($\leq 1,42\%$) qu'il est légitime de considérer leur absence comme un simple hasard d'échantillonnage ;

2) les larves d'*Isopoda*, dans la zone où les *Lacerta lepida* constituent des colonies (zone E), atteignent une fréquence relative de 2,34 %, ce qui n'est pas négligeable et l'observation directe montre que le *Lacerta lepida* les ingurgite ;

3) les 6 catégories absentes du spectre alimentaire des deux espèces, ainsi que les 4 absentes du spectre alimentaire de *Lacerta lepida* sont normalement mentionnées comme proies habituelles des Lacertidés.

Ainsi la totalité des 24 catégories de mollusques et d'arthropodes dont l'inventaire a été réalisé dans les cinq zones d'étude ont été considérées comme faisant partie des ressources trophiques des populations étudiées. Le *Podarcis bocagei berlengensis* qui présente une fréquence très réduite dans le spectre alimentaire, que ce soit dans celui de *Lacerta lepida* ou même dans le sien (cannibalisme), a été traité à part.

RESSOURCES DISPONIBLES

Les résultats concernant les fréquences absolues des divers types de proies dans les cinq zones d'étude pour les quatre saisons figurent dans les tableaux I à IV donnés en annexe (Annexe I). Le tableau I ci-dessous en résume l'information globale.

Les zones A et D sont les plus pauvres en ressources et ce sont en même temps celles qui présentent la variabilité annuelle la plus faible. La zone D est marquée par l'impact important du Goéland leucophée (*Larus cachinnans*). La nitrification des sols provoquée par les excréments de cet oiseau pourrait être responsable de la rareté de ressources trophiques dans cette zone. La zone A est la seule où les ressources disponibles augmentent de façon significative entre l'été et l'automne (presque 20 %). Cela pourrait résulter indirectement du tourisme sportif

TABLEAU I

*Abondance des proies potentielles dans les cinq zones d'étude
(voir Annexe I pour détail)*

	Zone A	Zone B	Zone C	Zone D	Zone E
Printemps	848	3 026	1 197	826	2 480
Été	896	1 961	3 160	790	2 545
Automne	1 024	492	713	665	583
Hiver	432	305	286	442	251
Total	3 200	5 784	5 356	2 723	5 899

qui affecte cette zone en été — c'est-à-dire de la grande quantité de débris organiques abandonnés. Ce sont les zones B et C qui présentent les densités de *Podarcis bocagei berlingensis* les plus importantes. Ceci peut expliquer en partie la diminution significative des ressources trophiques entre le printemps et l'hiver. L'importante densité en *Lacerta lepida* de la zone E autorise la même interprétation pour cette zone.

L'analyse multivariée de cet ensemble de données confirme la validité des différences observées et met en relief les similitudes entre les zones B et C ainsi que, à un moindre degré, entre A et D (Fig. 2).

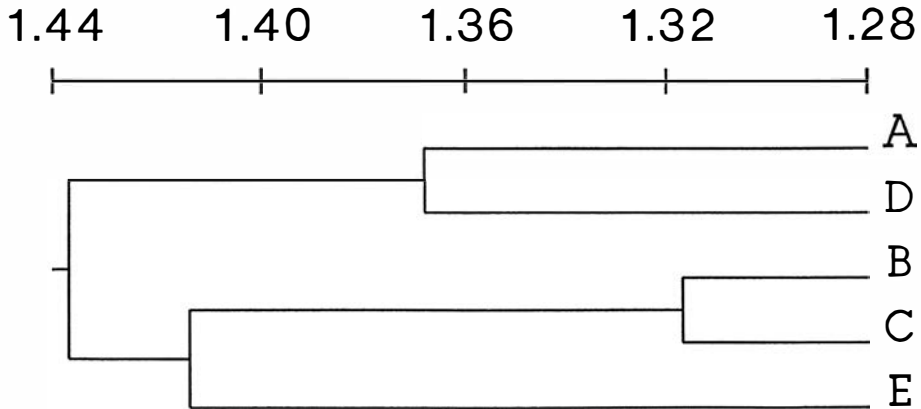


Figure 2. — Niveaux de similitude entre les cinq zones d'étude.

Le tableau II récapitule les variations saisonnières de l'abondance des ressources trophiques et du spectre des proies potentielles pour l'ensemble des cinq zones d'étude.

TABLEAU II

Variations saisonnières de l'abondance (absolue et relative) des divers types de proies pour l'ensemble des cinq zones d'étude.

	Printemps		Été		Automne		Hiver		Globaux	
	abs	rel	abs	rel	abs	rel	abs	rel	abs	rel
Stylommatophora	143	1,71	1 825	19,51	161	4,63	148	8,43	2 277	9,92
Isopoda	195	2,33	0	0,00	0	0,00	0	0,00	195	0,85
Isopoda (larvae)	116	1,38	12	0,13	134	3,85	371	21,13	633	2,76
Lithobiomorpha	12	0,14	1	0,01	38	1,09	56	3,19	107	0,47
Geophilomorpha	13	0,16	5	0,05	32	0,92	45	2,56	95	0,41
Opisthospermomorpha	54	0,64	27	0,29	200	5,75	72	4,10	353	1,54
Acarina	6	0,07	10	0,11	9	0,26	21	1,20	46	0,20
Phalangida	24	0,29	5	0,05	14	0,40	25	1,42	68	0,30
Pseudoscorpionida	0	0,00	5	0,05	4	0,12	1	0,06	10	0,04
Araneae	22	0,26	45	0,48	26	0,75	22	1,25	115	0,50
Collembola	27	0,32	0	0,00	42	1,21	10	0,57	79	0,34
Thysanura	14	0,17	0	0,00	3	0,09	2	0,11	19	0,08
Orthoptera	11	0,13	0	0,00	0	0,00	0	0,00	11	0,05
Orthoptera (larvae)	11	0,13	5	0,05	0	0,00	0	0,00	16	0,07
Homoptera	78	0,93	25	0,27	20	0,58	0	0,00	123	0,54
Homoptera (larvae)	221	2,64	54	0,58	61	1,75	24	1,37	360	1,57
Heteroptera	51	0,61	10	0,11	9	0,26	0	0,00	70	0,30
Coleoptera	0	0,00	3	0,03	0	0,00	0	0,00	3	0,01
Coleoptera (larvae)	1 011	12,07	767	8,20	468	13,46	165	9,40	2 411	10,50
Diptera	5 759	68,75	5 441	58,18	2 148	61,78	764	43,51	14 112	61,46
Lepidoptera	0	0,00	3	0,03	0	0,00	1	0,06	4	0,02
Lepidoptera (larvae)	49	0,58	15	0,16	20	0,58	1	0,06	85	0,37
Hymenoptera	516	6,16	1 043	11,15	78	2,24	22	1,25	1 659	7,22
Hymenoptera	516	6,16	1 043	11,15	78	2,24	22	1,25	1 659	7,22
Formicidae	44	0,53	51	0,55	10	0,29	6	0,34	111	0,48
Σ	8 377	100,00	9 352	100,00	3 477	100,00	1 756	100,00	22 962	100,00

Le graphique de la figure 3, issue de ce tableau, met bien en évidence la diminution des ressources trophiques pendant les mois d'automne et d'hiver.

A partir de l'analyse de l'ensemble de données disponibles on constate :

- 1) que les *Diptera* constituent l'ordre dominant ($\geq 50\%$) ;
- 2) que les *Coleoptera*, les *Mollusca* et les *Hymenoptera* sont aussi importants ;
- 3) que les *Hymenoptera* sont particulièrement fréquents en été (11,15 %) ;
- 4) que les *Mollusca* sont importants en été et dans la zone C ;
- 5) qu'en automne et en hiver les *Hymenoptera* présentent une diminution significative ;
- 6) que les larves d'*Isopoda* prennent une certaine importance en hiver.

Pour chaque zone, et pour chaque saison les valeurs des indices de diversité de Simpson (I_s) et d'équitabilité (E_s) sont donnés dans le tableau III suivant :

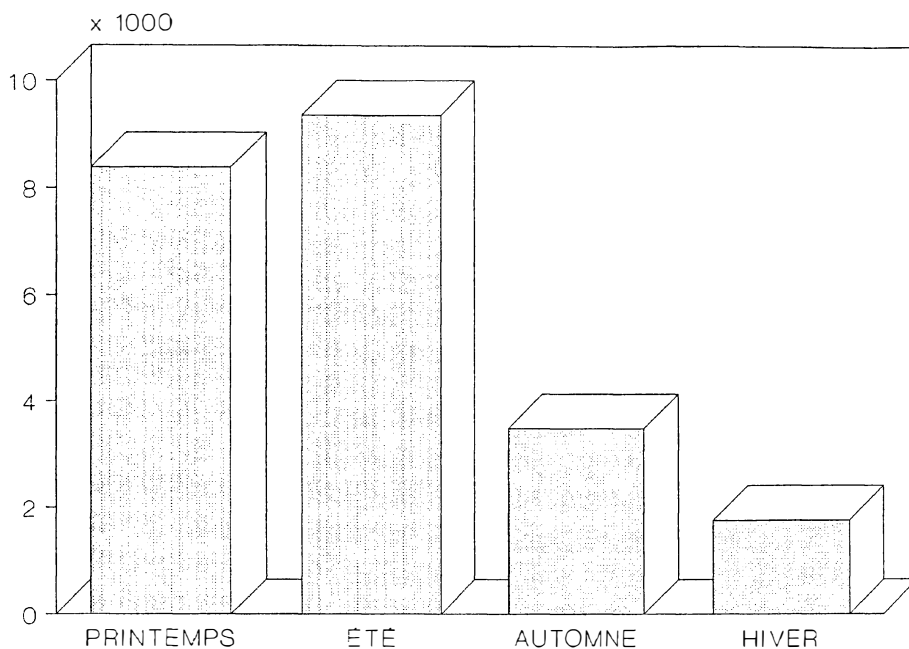


Figure 3. — Variations saisonnières de l'abondance des ressources trophiques.

TABLEAU III

Diversité et équitabilité des peuplements de proies dans les différentes zones d'étude.

		A	B	C	D	E	A...E	
Printemps	I_s	2,52	1,67	2,71	2,91	1,83	2,03	
	E_s	0,09	0,04	0,10	0,12	0,04	0,05	
Eté	I_s	1,79	1,83	2,35	2,28	1,96	2,53	
	E_s	0,06	0,06	0,11	0,12	0,06	0,08	
Automne	I_s	1,82	2,45	2,86	2,91	2,41	2,45	
	E_s	0,05	0,11	0,14	0,12	0,09	0,08	
Hiver	I_s	3,91	3,63	4,75	3,84	3,26	3,94	
	E_s	0,21	0,24	0,34	0,22	0,19	0,17	
Année	I_s							2,47
	E_s							0,06

Il est clair que les ressources disponibles présentent une diversité spécifique peu importante : les histogrammes de la figure 4 montrent bien la prédominance d'un très petit nombre de classes de proies.

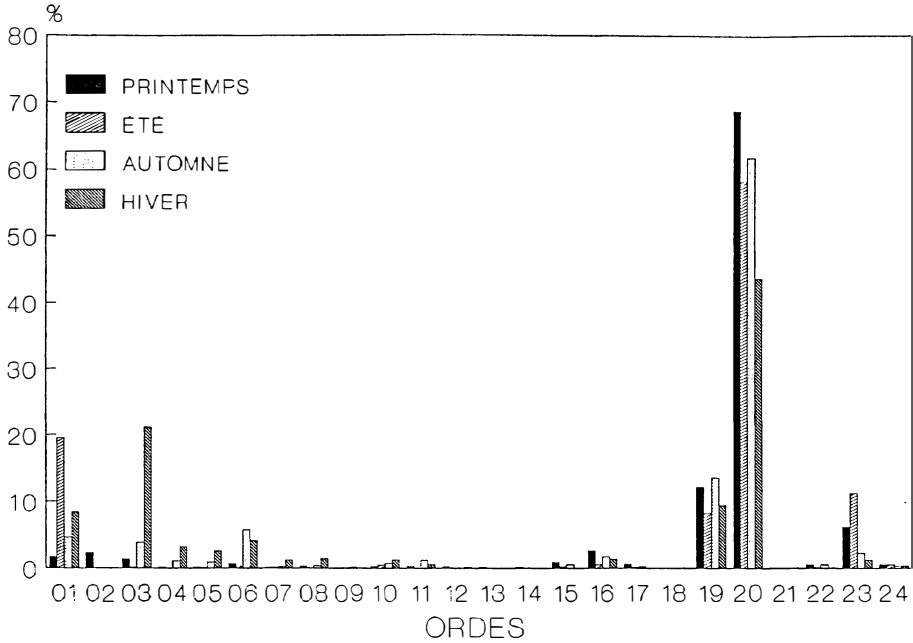


Figure 4. — Abondance relative des ressources (variations saisonnières).

Ainsi les résultats obtenus sur l'île de Berlenga corroborent les prévisions des modèles théoriques de l'écologie insulaire (MacArthur & Wilson, 1967) qui suggèrent une nette diminution de la diversité spécifique dans les îles par rapport au continent.

Les comparaisons réalisées entre les cinq zones d'étude pendant les diverses saisons de l'année, en utilisant les indices de Pianka et de Schoener comme mesures de similitude, mettent en évidence, dans presque tous les cas, une grande ressemblance entre elles. Ainsi, les indices moyens sont les suivants (Tab. IV) :

TABLEAU IV

Indices moyens de similitude des spectres de proies disponibles pour les cinq zones étudiées.

	Pianka	Schoener
Printemps	0,98 ± 0,02	0,80 ± 0,06
Eté	0,82 ± 0,20	0,71 ± 0,20
Automne	0,96 ± 0,04	0,79 ± 0,07
Hiver	0,97 ± 0,02	0,83 ± 0,04

Sur les 40 comparaisons effectuées, 35 présentent des indices de Pianka supérieurs à 90 %, un atteint 88 % et quatre atteignent entre 57 % et 59 %. Ces quatre cas d'indices de superposition relativement peu élevés correspondent à l'été, entre la zone C et les quatre autres. Cela s'explique par l'abondante capture de gastéropodes effectuée dans cette zone pendant cette saison. S'agit-il d'un aléa d'échantillonnage ou bien d'une perturbation anthropique ? De fait, la zone C est habitée et la surabondance de gastéropodes pourrait avoir résultée de rejets humains. Cette dernière hypothèse est corroborée par le fait que cette observation a été sporadique et ne s'est pas répétée lors d'échantillonnages ultérieurs en été.

Ainsi, sans tenir compte des comparaisons relatives à la zone C pendant l'été, on observe pour cette saison un degré moyen de superposition des autres zones (A, B, D et E) de $0,98 \pm 0,01$ selon l'indice de Pianka et de $0,87 \pm 0,06$ selon la méthode de Schoener. On peut donc dire que les cinq zones se partagent le même peuplement de proies potentielles. En d'autres termes, alors que les cinq zones d'étude doivent être considérées comme distinctes en ce qui concerne l'abondance des ressources, elles peuvent être considérées comme identiques quant au spectre des types de ressources offerts.

Les densités de *Podarcis bocagei berlengensis* semblent suivre l'abondance des ressources alimentaires disponibles :

1) les zones B et C ayant des fréquences absolues moyennes annuelles de, respectivement, 1446 et 1339, sont des zones à densité élevée de lézards (3 728 ind/ha en septembre-octobre 1987) ;

2) la zone A, avec une fréquence absolue de ressources trophiques qui atteint 800, présente une densité moyenne de lézards (3 031 ind/ha en septembre-octobre 1987) ;

3) la zone D, qui a l'abondance absolue moyenne annuelle de proies la plus faible avec un indice de 681, est aussi celle où la densité de lézards est la plus réduite (1 661 ind/ha en septembre-octobre 1987) ;

4) quant à la zone E, où l'abondance en proies est la plus élevée, c'est aussi celle qu'affectionne le lézard ocellé qui y constitue une importante colonie : il n'est donc pas étonnant que la densité de *P. b. berlengensis* n'y soit que moyenne (3 180 ind/ha en septembre-octobre 1987), ce lézard étant affecté par la compétition et la prédation exercées par *Lacerta lepida*.

La structure par classes de longueur du spectre des proies disponibles est résumé par l'histogramme de la figure 5. Il met en évidence le fait que les ressources trophiques sont fondamentalement constituées par des proies de petite taille : 63 % sont comprises entre 0 et 5 mm. En automne et en hiver le pourcentage des grandes proies augmente.

Quant aux classes de volume (en mm^3), leur importance relative au long des quatre saisons apparaît bien sur la figure 6 : plus de 87 % des proies disponibles appartiennent à la plus petite classe volumétrique (0-500 mm^3) et les grandes proies deviennent relativement plus fréquentes en automne et surtout en hiver.

En ce qui concerne l'abondance relative des proies dures et des proies molles, peu variable au cours des saisons, elle peut être caractérisée plus simplement à l'échelle annuelle en précisant que 19,84 % des proies appartiennent à la première catégorie. Enfin, si l'on considère la capacité de vol des proies potentielles des Lacertidés de l'île de Berlenga, on a, en moyenne sur l'année, 64,71 % de proies volantes, avec des maximums proches de 80 % en été et en automne et un minimum voisin de 50 % en hiver.

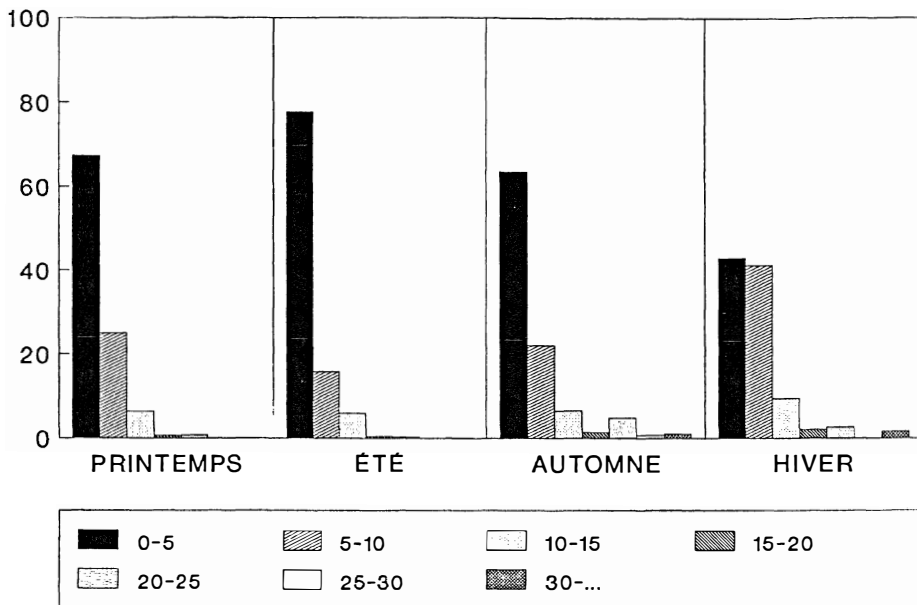


Figure 5. — Structure par classes de longueur (mm) du spectre de proies disponibles.

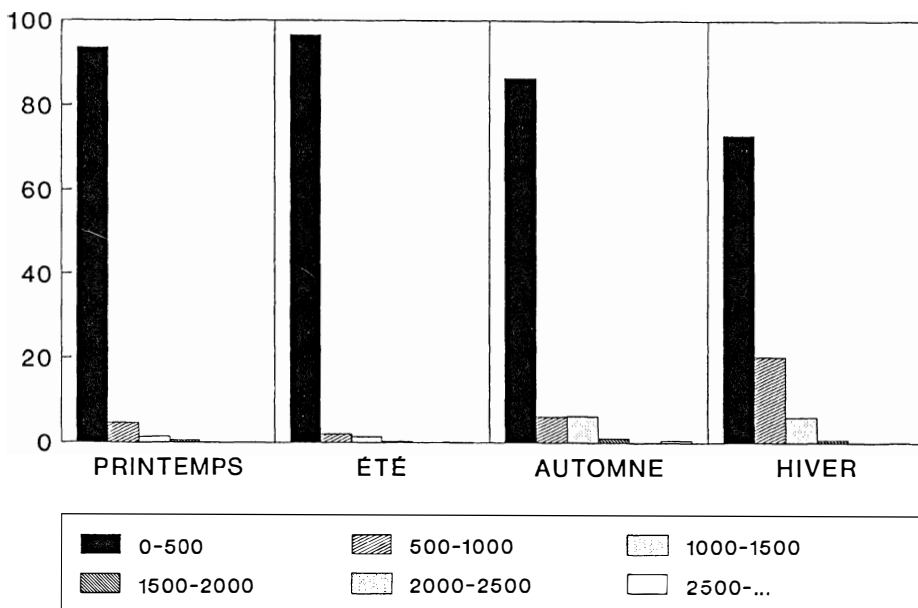


Figure 6. — Structure par classes de volume (mm³) du spectre de proies disponibles.

ÉCOLOGIE ALIMENTAIRE DE *LACERTA LEPIDA*

Pour appréhender l'état nutritionnel de *Lacerta lepida* et ses variations saisonnières on a d'abord eu recours à l'indice de robustesse qui en constitue un bon indicateur. Les résultats sont présentés sur le tableau qui suit (Tab. V). On n'a pas réalisé cette étude pendant l'hiver, étant donné la vulnérabilité de cette population, particulièrement à cette époque de l'année.

TABLEAU V

Indice de robustesse chez Lacerta lepida.

	Mâles	Femelles
Printemps	84,80	61,19
Été	84,10	60,33
Automne	78,32	57,79

Il apparaît que la variation saisonnière de l'indice de robustesse est peu importante. Cependant, bien que l'on n'ait pas de données quantitatives se référant à l'hiver, l'observation de certains individus pendant cette époque de l'année indique une diminution significative.

Étant donné que l'on dispose uniquement d'éléments se référant à l'analyse d'excréments, la variation de leur volume moyen et du nombre de proies qui pourraient être détectées dans ces excréments, peut être un indicateur possible de la variation saisonnière de la stratégie trophique de la population (Tab. VI).

TABLEAU VI

Volume moyen et nombre de proies par excrément chez Lacerta lepida.

	volume (mm ³)	proies /exc.	max. /exc.	min. /exc.
Printemps	1 656,42	11,92	46	1
Été	2 770,09	17,89	35	8
Moyenne	2 213,25	14,90		
Moyenne pondérée	1 808,60	13,55		

Le volume estival semble avoir tendance à augmenter ainsi que le nombre moyen de proies consommées, bien que la variabilité soit élevée et que la grandeur des écarts des moyennes fasse que les comparaisons statistiques ne sont pas significatives. Comme on l'a vu, l'augmentation quantitative de la globalité des

ressources trophiques dans la zone E entre le printemps et l'été n'est pas significative. L'augmentation de la quantité de mollusques disponibles, une des proies préférentielles de *L. lepida*, peut justifier celle du volume des excréments, ainsi que celle du nombre moyen de proies consommées.

Le test du χ -carré qui compare, pour les proies consommées, les fréquences observées aux fréquences espérées (Fig. 7), met en évidence un choix clair des proies — puisque la différence est toujours très significative ($p \leq 0.001$). Cette interprétation est confirmée par les valeurs peu élevées de l'indice de similitude de Schoener ($C_{ij} = 0,23$ au printemps, et $0,30$ en été). Il y a une nette sélection des coléoptères et des hyménoptères au printemps et aussi des mollusques en été. Même si on ne considère pas les diptères qui introduisent la plus grande divergence entre les fréquences espérées et observées, les différences restent significatives au même niveau de probabilité. Cette sélectivité est corroborée par les mesures d'amplitude de la niche (Tab. VII) :

TABLEAU VII

Amplitudes de la niche alimentaire du Lézard ocellé.

	Printemps	Eté	Printemps + été
A_s	0,024	0,169	0,047
A'_s	0,107	0,340	0,154

On retrouve la même sélectivité en fonction cette fois de la longueur et du volume des proies disponibles (Fig. 8 et 9). Ces résultats confirment l'hypothèse d'une sélection effective des proies. Cela est bien résumé par l'indice de Schoener : il est, pour les classes de longueur, de $0,32$ au printemps et de $0,36$ en été et, pour les classes de volume, de $0,38$ et $0,46$.

Les résultats relatifs à la sélection de proies par leur degré de dureté, sont donnés dans le tableau VIII :

TABLEAU VIII

Sélection de proies par leur degré de dureté.

	Mous	Durs
Printemps	13,81	86,19
Eté	26,09	73,91

Cet ensemble de résultats, par comparaison à la disponibilité des ressources, montre une sélectivité élevée des proies chez les *L. lepida*. Il faut noter que cette

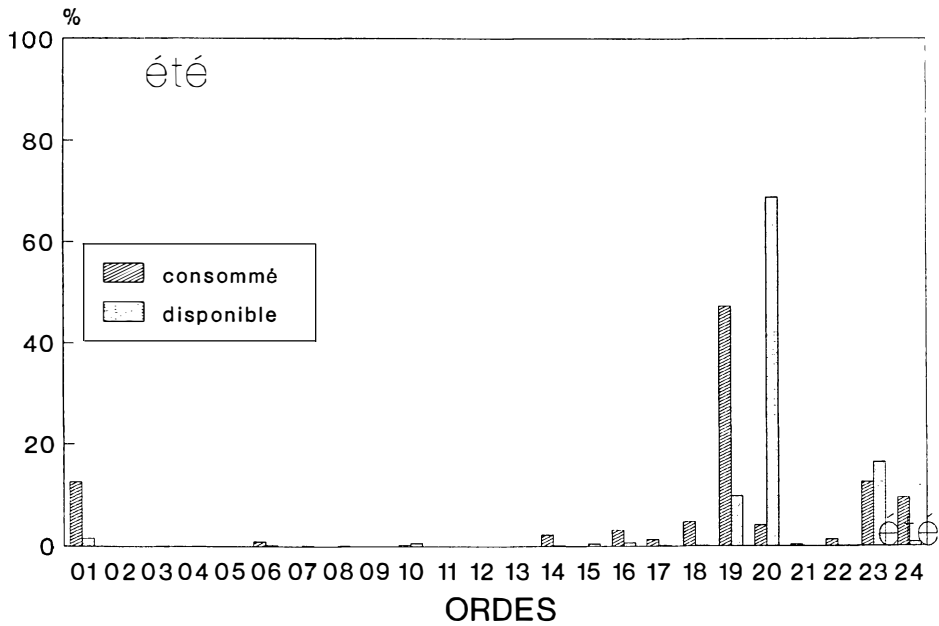
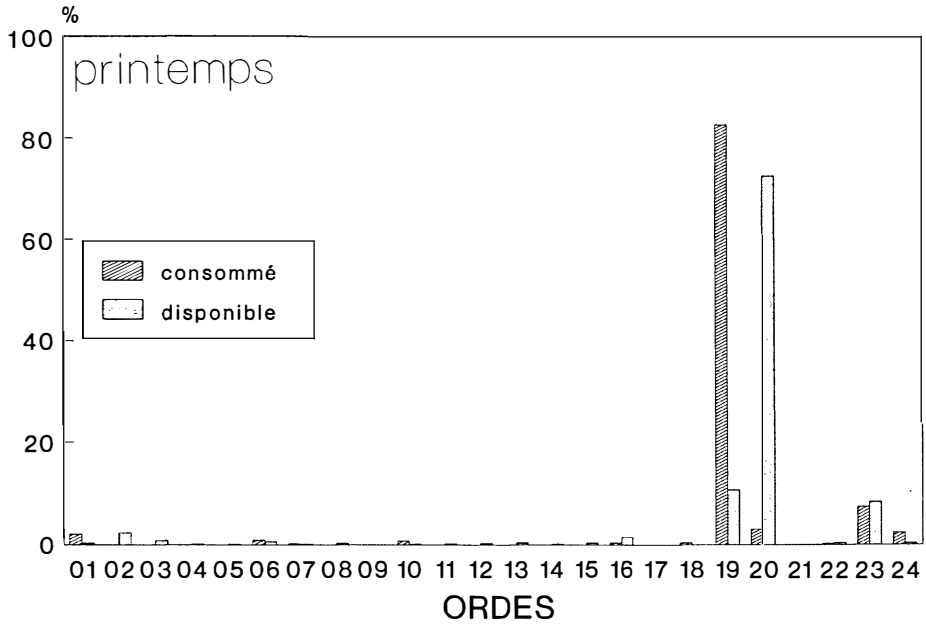


Figure 7. — La juxtaposition du spectre des proies consommées au spectre des proies disponibles au printemps (en haut) et en été (en bas) met bien en relief les choix effectués par *Lacerta lepida*.

ÉCOLOGIE TROPHIQUE DE *PODARCIS BOCAGEI BERLENGENSIS*

Bien que l'on note, entre le printemps et l'hiver, une légère chute de l'indice de robustesse (Tab. X), celle-ci n'est pas significative. Ce fait est intéressant, car chez la plupart des poikilothermes, une diminution accentuée de la robustesse des individus est prévisible pendant l'hiver. On peut penser que la douceur des hivers sur l'île de Berlenga, qui n'entraîne pas de chute significative d'activité hivernale, suffit à expliquer la stabilité saisonnière des indices de robustesse.

TABLEAU X

Indice de robustesse chez P. b. berlengensis

	Mâles	Femelles
Printemps	95,17	65,17
Été	90,90	56,45
Automne	88,15	56,48
Hiver	87,84	52,31

En ce qui concerne les paramètres alimentaires individuels on possède des données plus complètes et plus précises dans le cas de *Podarcis bocagei berlengensis* (Tab. XI).

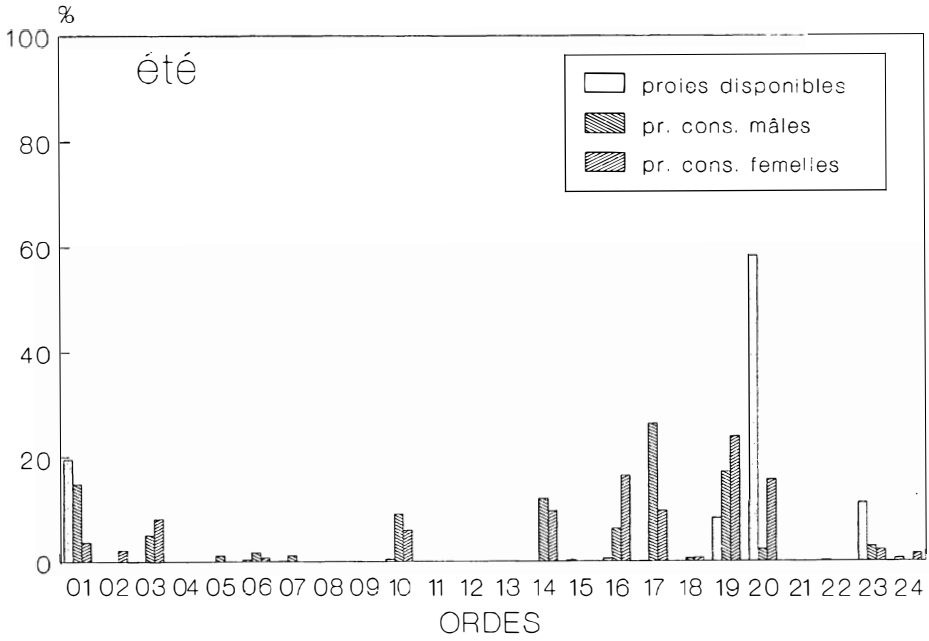
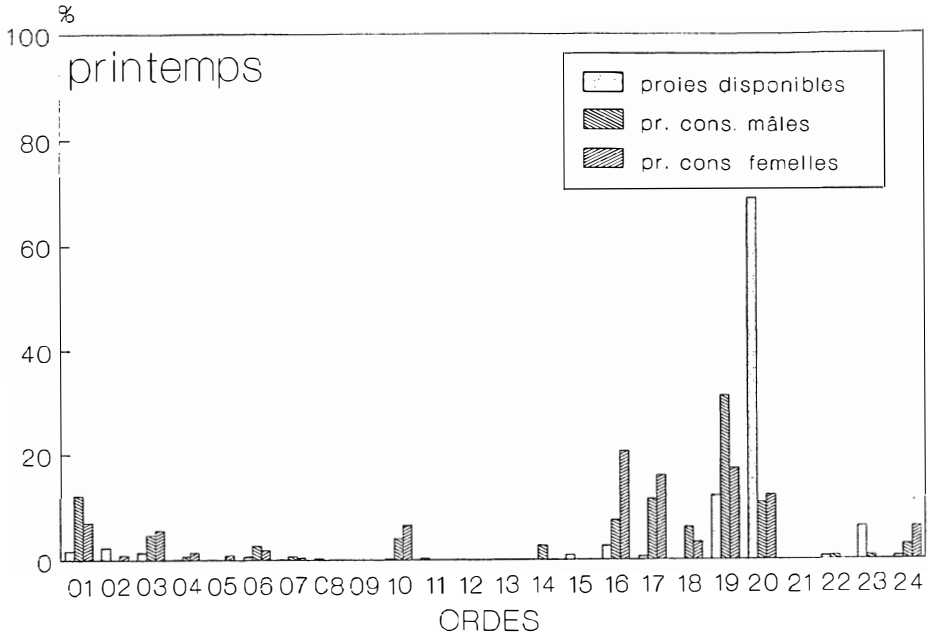
TABLEAU XI

Paramètres alimentaires chez Podarcis bocagei berlengensis

[PFE : poids frais de l'estomac; PSC : poids sec du contenu stomacal; NPE : nombre de proies par estomac; Re : indice de réplétion; V : indice de vacuité].

	PFE		PSC		NPE				Re		V	
	mâl.	fem.	mâl.	fem.	mâl.	max.	fem.	max.	mâl.	fem.	mâl.	fem.
Printemps	213,13	39,29	22,98	15,02	5,11	16	6,03	39	3,65	3,67	0,17	0,08
Été	199,12	17,76	32,43	19,18	5,96	34	4,26	14	3,69	3,54	0,14	0,11
Automne	245,93	95,58	37,20	14,46	4,66	45	6,06	24	4,92	3,25	0,06	0,17
Hiver	176,60	92,44	17,71	09,27	3,19	09	2,32	06	3,42	3,19	0,28	0,28

Cet ensemble de résultats vient confirmer l'interprétation de l'analyse des variations saisonnières de l'indice de robustesse et met en évidence certaines différences intersexuelles intéressantes. Ainsi, on note chez les mâles, avant l'hiver, une intensification de l'activité alimentaire (indice de réplétion élevé).



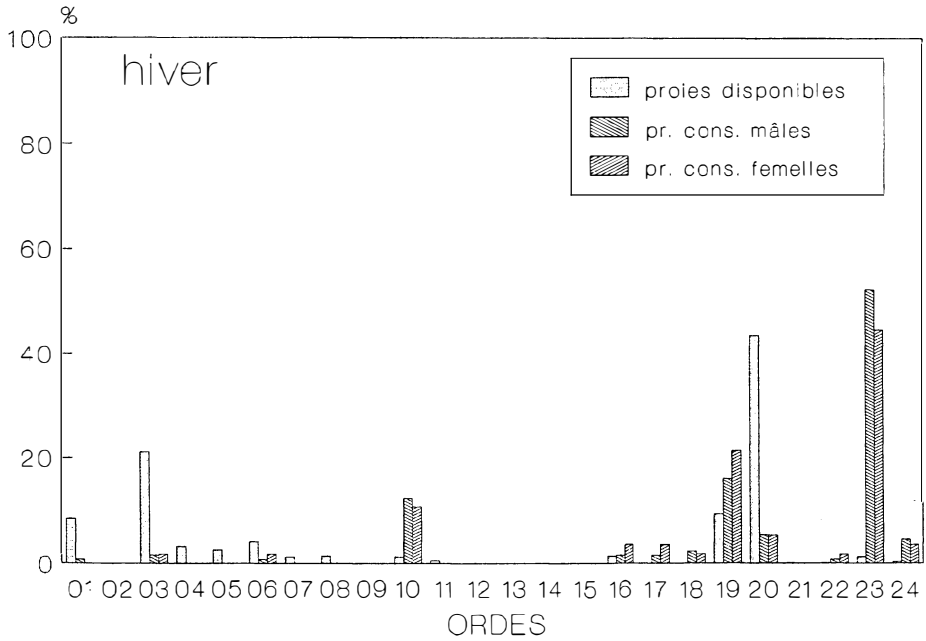
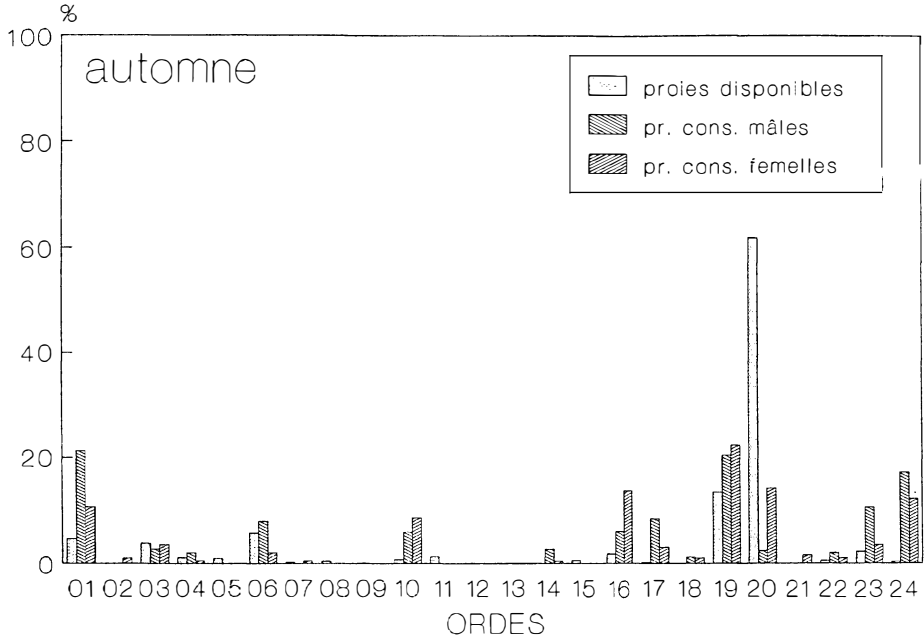


Figure 10. — Spectres taxonomiques des proies consommées par *P. b. berlingensis*, comparés aux spectres des proies disponibles pour chacune des saisons étudiées.

Chez les femelles, bien que le nombre moyen de proies par estomac augmente en automne, la variabilité est accentuée, ce que traduit bien l'augmentation de l'indice de vacuité.

Il est intéressant aussi d'analyser en détail la variation saisonnière de l'indice de vacuité chez les deux sexes. Pour cela, il convient d'apporter certaines informations essentielles sur l'écologie reproductive de cette population :

- 1) l'activité sexuelle est intense au printemps et en été ;
- 2) à cette époque de l'année les indices des mâles (poids sec du contenu stomacal ; réplétion) sont systématiquement supérieurs à ceux des femelles (sauf, évidemment, l'indice de vacuité) ;
- 3) 15 % à peine des mâles sont monogames, alors que sur les 85 % restants, 15 % sont polygames et 70 % de vagabonds parasites de harems ;
- 4) enfin ces 85 % de mâles passent une grande partie de leur temps utile d'activité à défendre leur territoire de reproduction et leurs femelles ou à chercher activement des partenaires sexuels ;
- 5) ainsi l'intervalle de temps consacré à satisfaire les besoins alimentaires est réduit ;
- 6) donc, en termes globaux, les indices de vacuité des mâles devront être supérieurs à ceux des femelles, surtout au printemps — ce que l'on vérifie (0,17 contre 0,08).

Pour mieux comprendre ces phénomènes, il est important de discuter l'idée classique selon laquelle les coûts reproductifs sont plus élevés pour les femelles que pour les mâles. Si, en termes purement physiologiques, les dépenses énergétiques sont certainement plus élevées pour la vitellogénèse que pour la spermatogénèse, en termes globaux, compte tenu des coûts des activités comportementales de la parade nuptiale, de la défense du territoire et de la surveillance des femelles, les mâles doivent dépenser dans la reproduction au moins autant d'énergie que les femelles. De ce point de vue, l'augmentation de l'activité trophique automnale pourra être interprétée non seulement comme une préparation à l'hiver, mais aussi comme une manière de reconstituer les ressources énergétiques perdues au cours de la reproduction au printemps et en été.

Considérons maintenant le spectre des proies consommées en fonction des grandes catégories taxonomiques distinguées dans ce travail (voir annexe II).

Les résultats sont exprimés graphiquement sur la figure 10 en regard des spectres de proies disponibles.

Si on les compare aux seules données connues relatives à des espèces ibériques voisines (Perez-Mellado, 1983) on constate que, comme dans le cas des *Podarcis bocagei* de la Cordillère Centrale :

- 1) les *Coleoptera* sont des proies préférentielles ;
- 2) les *Homoptera* sont la troisième proie préférentielle pour les *Podarcis bocagei berlengensis*, comme dans la population continentale de *Podarcis bocagei*, mais après les *Heteroptera* qui ne sont pas très importants pour la population continentale où ils sont remplacés par les *Aranae* ;
- 3) les *Heteroptera* occupent pour les *P. b. berlengensis* la septième place du degré de préférence (7,47 %), mais la deuxième de l'indice relatif de présence (11,34 %) ;

4) les *Diptera* ont la même importance pour les deux populations — 9,73 % pour les *P. b. berlengensis* et 9,03 % pour les *Podarcis bocagei* de la Cordillère Centrale.

Dans le cas de la population de *Podarcis hispanica* étudiée par Perez-Mellado en Espagne, on constate que les préférences alimentaires sont les *Diptera* (17,59 %), puis les *Homoptera* (16,96 %), ensuite les *Aranae* (14,23 %) et enfin les *Coleoptera* (13,78 %) ; les *Heteroptera* ne sont pas non plus très importants pour cette population.

Pour récapituler, on peut dire que le *P. b. berlengensis* préfère les *Coleoptera*, les *Heteroptera*, les *Homoptera* et les *Mollusca*, malgré les variations saisonnières importantes qui illustrent son opportunisme alimentaire.

Ces résultats sont confirmés par l'indice de Schoener utilisé ici comme indice de similitude, et qui est, en hiver, de 0,204 environ pour les mâles et, en automne, de 0,445 environ pour les femelles. Pour l'année entière on obtient des valeurs encore supérieures — 0,42 pour les mâles, 0,48 pour les femelles et 0,47 pour les deux sexes pris globalement. Quoique peu importantes, ces valeurs sont dans l'ensemble supérieures à celles observées chez les *Podarcis muralis* du sud-ouest de la France [de 0,24 à 0,28 (Mou, 1987)].

Les valeurs d'amplitude de niche observées (Tab. XII) indiquent une niche trophique plus grande que chez *Lacerta lepida* et confirment l'opportunisme alimentaire de *P. b. berlengensis*.

TABLEAU XII

Amplitude des niches en fonction d'un classement taxonomique des proies chez Podarcis bocagei berlengensis

	Printemps	Été	Automne	Hiver	Année
Mâles					
A _s	0,271	0,298	0,405	0,097	0,359
A _s '	0,426	0,416	0,541	0,219	0,463
Femelles					
A _s	0,335	0,328	0,382	0,163	0,333
A _s '	0,444	0,440	0,524	0,314	0,452
Mâles + femelles					
A _s	0,336	0,363	0,442	0,124	0,372
A _s '	0,463	0,474	0,577	0,270	0,479

Par ailleurs, si on analyse ces résultats parallèlement aux variations des indices de réplétion et de vacuité, on voit que l'hypothèse proposée auparavant, d'un effort alimentaire post-nuptial accru pour récupérer l'énergie dépensée pendant la reproduction et pour compenser la pénurie alimentaire relative de l'hiver, est confirmée. En effet, pendant l'automne, la niche alimentaire de *P. b. berlengensis* est beaucoup plus grande (+ 22 %), tandis qu'elle diminue en hiver (- 72 % en considérant A_s et - 53 % en considérant A_s').

En ce qui concerne la superposition des niches trophiques des mâles et des femelles, elle atteint 0,72 au printemps, 0,63 en été, 0,65 en automne et 0,80 en hiver (indice de Schoener).

L'hiver est la saison où la disponibilité en ressources est la plus faible. La niche est, comme on l'a déjà vu, plus petite à cause de la rareté des proies et du manque d'énergie thermique environnementale disponible : les lézards deviennent apparemment moins sélectifs et capturent les proies les plus communes et les moins mobiles. On verra plus loin, en effet, que c'est à cette époque de l'année, que la consommation relative de proies non-volantes est la plus importante. Tout cela permet de comprendre le fait que la superposition de niches entre mâles et femelles soit la plus importante en hiver. Pendant les autres saisons elles sont toujours importantes, mais avec une tendance à la diversification des tactiques de chasse et en particulier du temps disponible pour cette activité. Cette analyse sera approfondie plus loin.

Considérons maintenant les mœurs alimentaires de *P. b. berlengensis*, par rapport aux dimensions des proies (classes de longueur et de volume). Les résultats sont présentés sur les figures 11 et 12.

Ces résultats mettent bien en évidence l'opportunisme alimentaire marqué de *P. b. berlengensis* : la similitude entre la fréquence des proies consommées et celle des proies disponibles, mesuré par l'indice de Schoener, est de 0,80 à 0,90 suivant le sexe pour les longueurs et de 0,95 pour les mâles et 0,94 pour les femelles en ce qui concerne les classes de volume. Ces valeurs, confirment bien l'utilisation généraliste des ressources trophiques par cette espèce et valident les modèles paradigmatiques de la théorie insulaire.

En ce qui concerne la superposition des niches trophiques des deux sexes (indice de Schoener), elle est très forte tant pour les classes de longueur (0,86) que pour les classes de volume (0,92).

Les résultats concernant la consommation de proies selon la dureté de l'exosquelette (Tab. XIII) sont intéressants si l'on considère que les proies dures ne dépassent jamais 25 % des proies disponibles. Ainsi les *P. b. berlengensis*, et particulièrement les mâles, consomment préférentiellement les proies « dures », pourtant moins abondantes. On constate cependant que cet effet disparaît en hiver où l'on a des fréquences identiques, chez les mâles et chez les femelles, entre les ressources disponibles et les proies consommées ($C = 0,99$ pour l'ensemble des mâles et des femelles et $C = 0,99$ si on ne considère que les mâles et $0,96$ si on ne considère que les femelles). Ces résultats viennent confirmer l'analyse précédente.

TABLEAU XIII

Consommation de proies par P. b. berlengensis, selon la dureté de l'exosquelette.

	Mâles		Femelles		Mâles + femelles	
	Mous	Durs	Mous	Durs	Mous	Durs
Printemps	53,69	46,31	68,72	31,28	62,50	37,50
Eté	65,19	34,81	69,93	30,07	67,28	32,72
Automne	44,44	55,56	52,28	47,72	48,86	51,14
Hiver	80,52	19,48	75,51	24,49	78,57	21,43
Année	58,57	41,43	64,17	35,83	61,47	38,53

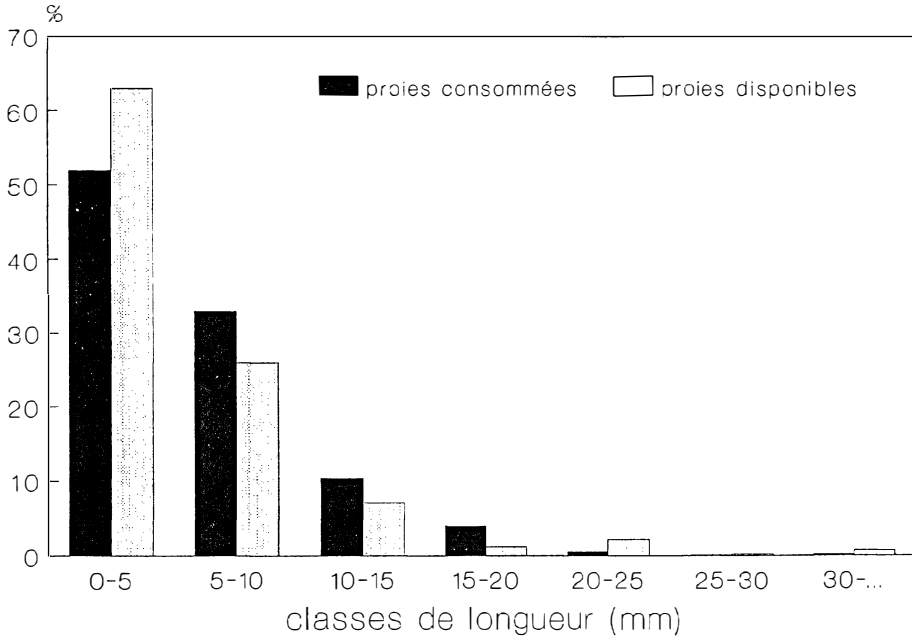


Figure 11. — Spectre des proies consommées par *P. b. berlengensis*, classées par catégories de longueur, comparé au spectre des proies disponibles.

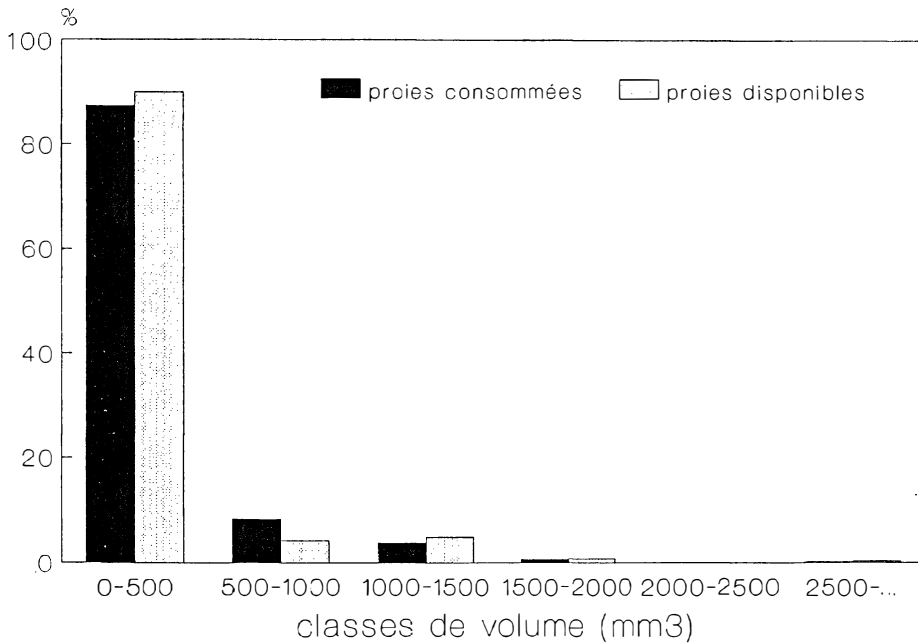


Figure 12. — Spectre des proies consommées par *P. b. berlengensis*, classées par catégories de volume, comparé au spectre des proies disponibles.

Examinons maintenant la fréquence des proies volantes et non-volantes dans le régime alimentaire de ce lézard (Tab. XIV).

TABLEAU XIV

Fréquence des proies volantes et non-volantes dans le régime alimentaire de Podarcis bocagei berlengensis.

	Mâles		Femelles		Mâles + femelles	
	Volant	Nvolant	Volant	Nvolant	Volant	Nvolant
Printemps	58,74	41,26	69,09	30,91	65,01	34,99
Été	78,45	21,55	58,82	41,18	70,03	29,97
Automne	68,63	31,37	58,88	41,12	63,14	36,86
Hiver	27,27	72,73	26,79	73,21	27,07	72,93
Année	63,54	36,46	59,61	40,39	61,48	38,52

On constate que :

1) dans le cas des mâles alors qu'il n'y a pas de différence entre les fréquences des proies consommées et celles des proies disponibles au printemps et en été, on observe en automne un surcroît de capture de « non-volants » (correspondant à l'accroissement de l'effort de chasse automnal, pour les raisons déjà suggérées).

Les résultats concernant l'hiver mettent en évidence une tactique de chasse « passive » qui vient confirmer l'idée que l'énergie disponible pour chercher activement des aliments est très réduite à cette saison et ce sont surtout les « non-volants » qui sont consommés, donc les proies les plus faciles à capturer.

2) dans le cas des femelles on observe une tactique identique, avec un effort de chasse vis-à-vis des « non-volants » plus important en été et en automne.

Au total, l'ensemble des résultats présentés permet d'avancer que cette population fait une exploitation généraliste du milieu, en accord avec les hypothèses de la biogéographie insulaire. Par ailleurs, les résultats obtenus suggèrent une certaine différenciation sexuelle des tactiques de chasse, les femelles ayant une tendance plus marquée à capturer les proies les plus petites, exigeant une chasse plus active, elles se montrent en même temps plus opportunistes que les mâles pour profiter des ressources disponibles. Enfin, il existe une variation saisonnière des tactiques alimentaires, plus marquée chez les mâles que chez les femelles en relation avec une limitation dans le temps disponible pour chasser, la nécessité de compenser les pertes énergétiques entraînées par l'activité reproductrice, ainsi qu'avec la quantité d'énergie fournie par le milieu et la pénurie alimentaire de l'hiver.

SUPERPOSITION DES NICHES ALIMENTAIRES DES DEUX ESPÈCES

L'étude de la superposition des niches alimentaires de ces deux populations suggère une exploitation complémentaire des ressources alimentaires. Bien que l'indice de Pianka indique des valeurs relativement élevées (0,66 au printemps,

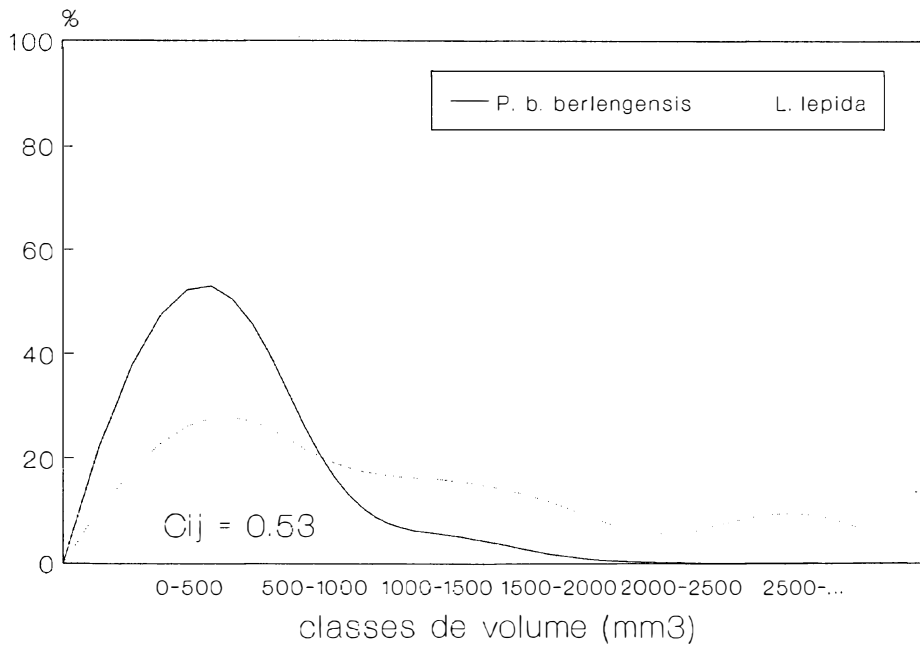
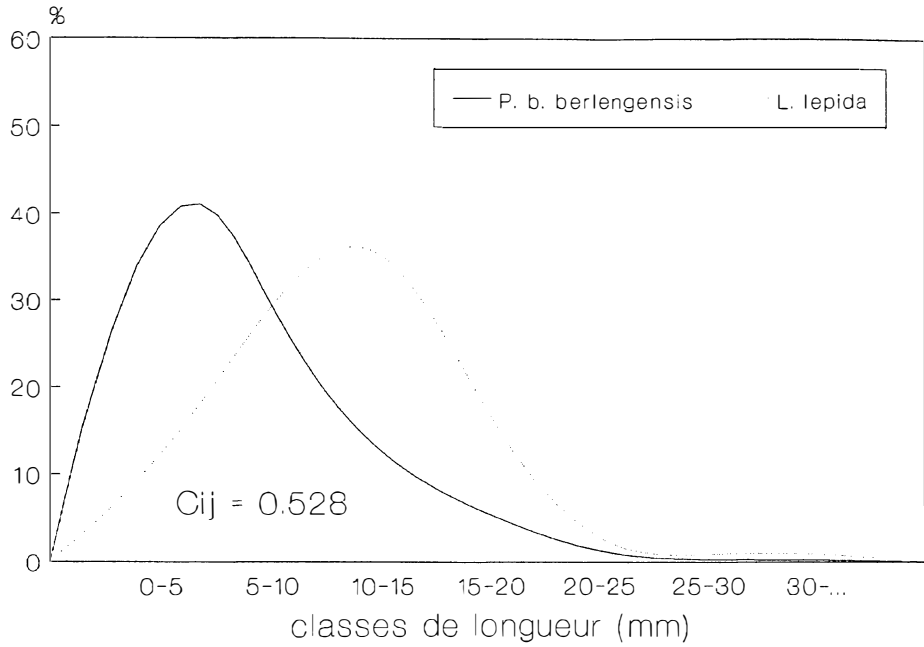


Figure 13. — Chevauchement des niches alimentaires de *Podarcis bocagei berlengensis* et *Lacerta lepida* appréhendé par comparaison des spectres de tailles des proies (en haut) et des spectres de volumes des proies (en bas).

0,66 en été et 0,67 pour l'ensemble de ces deux saisons), l'indice de Schoener (qui semble mieux s'appliquer au cas étudié, d'ailleurs en accord avec les idées exposées par Linton *et al.*, 1981) débouche sur des valeurs moins élevées (0,34 au printemps, 0,45 en été et 0,42 si on fait la somme des deux saisons).

Si on passe à une analyse en termes de dimensions des proies capturées, on trouve des indices de superposition légèrement supérieurs, mais qui laissent apparaître une certaine complémentarité dans l'exploitation des ressources trophiques (Fig. 13).

CONCLUSIONS

Si l'île de Berlenga héberge deux espèces de lézards on remarque qu'elles sont de tailles très différentes puisque le petit Lacertidé *Podarcis bocagei berlengensis* coexiste avec la plus grande espèce européenne *Lacerta lepida*.

La pauvreté trophique de cet écosystème insulaire, de superficie très réduite, expose néanmoins ces deux espèces à une coexistence difficile, d'autant que *Lacerta lepida* ajoute à sa pression de compétition vis-à-vis de *P. b. berlengensis*, une action de prédation occasionnelle.

Les deux espèces sont caractérisées par un opportunisme alimentaire marqué, même si l'on a pu déceler une certaine sélection des proies commandée par un critère de facilité de capture. Leur différence de taille importante permet de réduire le chevauchement des niches alimentaires et favorise donc la coexistence de ces deux espèces dont l'abondance est probablement réglée par une forte compétition intraspécifique d'ordre essentiellement spatial chez *Lacerta lepida* et peut-être alimentaire chez *Podarcis bocagei*.

Il faut souligner que les autres insectivores de l'île, comme *Phoenicurus ochruros*, le seul passereau insectivore résidant, ou les visiteurs saisonniers comme *Delichon urbica*, ne consomment que des diptères ou d'autres insectes volants peu capturés par nos deux espèces de lézards.

L'ensemble de ces résultats, complété par des données démographiques publiés par ailleurs (Vicente, en prép.), confirme l'existence d'un véritable syndrome d'insularité (Blondel, 1986).

RÉSUMÉ

De nombreux travaux ont été publiés sur le régime alimentaire de lézards insectivores. Très peu cependant font explicitement référence au spectre des proies disponibles, ce qui limite singulièrement leur portée écologique.

On étudie ici l'écologie trophique de deux populations de Lacertidés insulaires, *Podarcis bocagei berlengensis* et *Lacerta lepida*, en reliant les spectres de proies consommées aux ressources effectivement disponibles.

Il apparaît que les deux espèces sont caractérisées par un opportunisme alimentaire marqué, bien qu'il existe une certaine sélection des proies fonction de la facilité de capture. Leur importante différence de taille permet de réduire le chevauchement des niches alimentaires et favorise la coexistence de ces deux espèces dont l'abondance est probablement réglée par une forte compétition intraspécifique.

SUMMARY

A number of studies have been published on the diet of insectivorous lizards. Very few, however, make specific reference to the resource that seems to limit the ecological performance of the lizards : the spectrum of prey available to them.

Here, we study the trophic ecology of two insular populations of lacertids, *Podarcis bocagei berlangensis* and *Lacerta lepida*, linking the range of prey consumed to the resources that are actually available.

It appears that both species can be characterized as pronounced opportunists when it comes to the acquisition of their food, even though this behavior exerts a small amount of selection against prey that are easy to capture. Their size difference allows a reduction of the overlap of their food niches and favors the coexistence of the two species. Thus, it is probably strong intraspecific (not interspecific) competition that regulates the abundance of each of the populations.

RÉFÉRENCES

- ANDRADE, C.F. (1937). — *Os vales submarinos portugueses e o diastrofismo das Berlengas e da Estremadura. Serviços Geológicos de Portugal*. Casa Portuguesa, Lisboa.
- 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). — Observations écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : structure de l'herpétocénose. *Bull. Ecol.*, **1** : 7-25.
- BARBAULT, R. (1975). — Observations écologiques sur la reproduction des lézards tropicaux : les stratégies de ponte en forêt et en savane. *Bull. Soc. Zool. France*, **100** (2) : 153-168.
- BARBAULT, R. (1981). — *Ecologie des populations et des peuplements ; des théories aux faits*. Masson, Paris.
- BLONDEL, J. (1986). — *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris.
- DIGBY, P.G.N. & KEMPTON, R.A. (1987). — *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman and Hall, London.
- HENRY, C. (1979). — Le concept de niche écologique illustré par le cas de populations congénériques sympatriques du genre *Acrocephalus*. *Rev. Ecol., Terre et Vie*, **33** : 457-492.
- HEULIN, B. (1984). — *Contribution à l'étude de la biologie des populations de Lacerta vivipara : stratégie démographique et utilisation de l'espace dans une population du massif forestier de Paimpont*. Thèse 3^e cycle. Université de Rennes.
- LAMOTTE, M. (1971). — *Initiation aux Méthodes statistiques en Biologie*. Masson, Paris.
- LESCURE, J. (1971). — L'alimentation du crapaud *Bufo regularis* Reuss et de la grenouille *Dicroglossus occipitalis* (Gunther) au Sénégal. *Bull. IFAN*, **33** (sér. A-2) : 446-466.
- LINTON, L.R., DAVIES, R.W. & WORN, F.J. (1981). — Resource utilization indices : an assessment. *J. Anim. Ecol.*, **50** : 283-292.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967). — *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MOU, Y.-P. (1987). — *Ecologie comparée de deux populations de lézards des murailles, Podarcis muralis (Laurenti, 1768), en France*. Thèse de doctorat de l'Université de Paris VI.
- MOU, Y.-P. & BARBAULT, R. (1986). — Régime alimentaire d'une population de lézard des murailles, *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) dans le Sud-Ouest de la France. *Amphibia-Reptilia*, **7** : 171-180.
- OUBOTER, P.E. (1981). — The ecology of island-lizard *Podarcis sicula salfii* : correlation of microdistribution with vegetation coverage, thermal environment and food-size. *Amphibia-Reptilia*, **2** : 243-257.
- PEREZ-MELLADO, V. (1983). — Alimentación de dos especies simpátricas de saurios en el sistema central. *Studia Oecologica*, **4** : 89-114.
- PIANKA, E.R. (1969). — Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. *Ecology*, **50** : 1012-1030.
- PIANKA, E.R. (1973). — The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4** : 53-74.
- PIELOU, E.C. (1969). — *An introduction to mathematical ecology*. Wiley-Interscience, 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.
- ROSE, B.R. (1976). — Habitat and prey selection of *Sceloporus occidentalis* and *S. graciososa*. *Ecology*, **57** : 531-541.
- SCHOENER, T.W. (1968). — The *Anolis* lizards of Bimini : resource partitioning in an complex fauna. *Ecology*, **49** : 704-726.
- SEXTON, O.J., BAUMAN, J. & ORTLEB, E. (1972). — Seasonal food habitats of *Anolis limifrons*. *Ecology*, **53** : 182-186.
- SNEATH P.A. & SOKAL R. (1973). — *Numerical taxonomy : the principles and practice of numerical classification*. Freeman, San Francisco.
- VICENTE, L.A. (1985). — Description d'une nouvelle sous-espèce de *Podarcis bocagei* (Seoane, 1888) (Sauria, Lacertidae) de l'île de Berlenga : *Podarcis bocagei berlengensis*. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, (4) 7, (A) 1 : 267-274.
- VICENTE, L.A. (1987). — Contribuição para o conhecimento do Etograma de uma população insular de *Lacerta lepida* (Daudin 1802) (Sauria, Lacertidae). *Anál. Psicol.* (serie V), **2** : 221-228.
- VICENTE, L.A. (en prép.). — Population dynamics of *Podarcis bocagei berlengensis* Vicente 1985 (Sauria, Lacertidae) on the island of Berlenga.
- VICENTE, L.A. & PAULO, O. (1989). — Behavioral and morphological adaptations of the lizard *Lacerta lepida* to particular environmental constraints pp. 640-643. In : R.J. Blanchard *et al.* (eds.) *Ethoexperimental approaches to the study of behavior*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- VICENTE, L.A., VIEIRA-DE-CASTRO, C. & PAULO, O. (1987). — Eco-etologia de uma população de *Lacerta lepida* (Daudin, 1802) : um projecto. *Anál. Psicol.*, **2** (5) : 281-294.

ANNEXE I

Fréquences absolues des divers types de proies dans les cinq zones d'étude pour les quatre saisons.

TABLEAU I

	PRINTEMPS				
	-A-	-B-	-C-	-D-	-E-
STYLOMMATOPHORA	12	67	55	1	8
ISOPODA	16	29	0	92	58
ISOPODA (larvae)	15	13	28	40	20
LITHOBIOMORPHA	2	1	3	2	4
GEOPHIOMORPHA	3	2	0	4	4
OPISTHOSPERMOMORPHA	17	2	4	16	15
ACARINA	0	1	1	1	3
PHALANGIDA	8	1	1	7	7
PSEUDOSCORPIONIDA	0	0	0	0	0
ARANAE	10	3	3	3	3
OLLEMBOLA	12	1	2	7	5
THYSANURA	3	2	1	0	8
ORTHOPTERA	0	2	0	0	0
ORTHOPTERA (larvae)	0	0	7	0	4
HOMOPTERA	2	54	12	1	9
HOMOPTERA (larvae)	32	111	30	12	36
HETEROPTERA	3	24	23	1	0
COLEOPTERA	0	0	0	0	0
COLEOPTERA (larvae)	103	260	203	180	265
DIPTERA	515	2321	687	437	1799
LEPIDOPTERA	0	000	0	0	0
LEPIDOPTERA (larvae)	8	14	18	0	9
HYMENOPTERA	85	112	92	20	207
FORMICIDAE	2	6	27	2	7
Σ	848	3026	1197	826	2480

TABLEAU II

	ETE				
	-A-	-B-	-C-	-D-	-E-
	24	21	1709	34	37
	0	0	0	0	0
	3	7	0	0	2
	0	0	0	0	1
	1	1	1	2	0
	0	5	2	15	5
	0	6	0	1	3
	1	0	0	0	4
	2	0	3	0	0
	11	2	6	10	18
	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0
	0	0	2	0	3
	4	6	3	1	11
	4	23	7	2	18
	2	3	0	1	4
	1	1	0	0	1
	42	228	73	175	249
	655	1416	1130	489	1751
	0	3	0	0	0
	2	9	2	0	2
	134	217	219	54	419
	10	13	3	6	19
	896	1961	3160	790	2545

TABLEAU III

	AUTOMNE				
	-A-	-B-	-C-	-D-	-E-
STYLOMMATOPHORA	49	22	67	20	3
ISOPODA	0	0	0	0	0
ISOPODA (larvae)	12	35	19	41	27
LITHOBIOMORPHA	3	14	5	13	3
GEOPHIOMORPHA	6	13	0	7	6
OPISTHOSPERMOMORPHA	42	33	12	53	60
ACARINA	0	0	2	4	3
PHALANGIDA	5	2	0	3	4
PSEUDOSCORPIONIDA	4	0	0	0	0
ARANAE	8	4	3	10	1
OLLEMBOLA	0	0	2	25	15
THYSANURA	2	1	0	0	0
ORTHOPTERA	0	0	0	0	0
ORTHOPTERA (larvae)	0	0	0	0	0
HOMOPTERA	9	1	6	1	3
HOMOPTERA (larvae)	18	6	11	4	22
HETEROPTERA	1	0	0	3	5
COLEOPTERA	0	0	0	0	0
COLEOPTERA (larvae)	82	41	216	91	38
DIPTERA	750	306	355	371	366
LEPIDOPTERA	0	0	0	0	0
LEPIDOPTERA (larvae)	6	5	2	4	3
HYMENOPTERA	24	9	11	13	21
FORMICIDAE	3	0	2	2	3
Σ	1024	492	713	665	583

TABLEAU IV

	HIVER				
	-A-	-B-	-C-	-D-	-E-
	55	15	14	42	22
	0	0	0	0	0
	54	77	70	110	60
	15	11	12	7	11
	13	7	10	5	10
	28	6	3	30	5
	3	0	13	4	1
	6	6	5	5	3
	1	0	0	0	0
	1	0	8	0	4
	4	2	0	4	0
	0	0	0	2	0
	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0
	3	8	10	0	3
	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0
	41	38	33	29	24
	197	133	102	187	145
	0	1	0	0	0
	0	1	0	0	0
	10	1	6	4	1
	0	0	0	4	2
	432	305	286	442	201

ANNEXE II

Spectre des proies consommées par *Podarcis bocagei berlengensis* (par saison, annuel et par sexe — indice de préférence et indice de présence) en fonction des grandes catégories taxonomiques distinguées dans ce travail.

	M A L E S									
	PRINTEMPS		ÉTÉ		AUTOMNE		HIVER		ANNÉE	
	pref.	pres.	pref.	pres.	pref.	pres.	pref.	pres.	pref.	pres.
STYLOMMATOPHORA	12.16	7.79	14.77	9.64	21.19	25.35	0.77	2.33	14.03	12.04
ISOPODA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ISOPODA (<i>larvae</i>)	4.73	6.49	5.11	9.64	2.65	2.82	1.54	4.65	3.83	6.20
LITHOBIOMORPHA	0.68	1.30	0.00	0.00	1.99	1.41	0.00	0.00	0.73	0.73
GEOPHILOMORPHA	0.00	0.00	1.14	1.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.36	0.36
OPISTHOSPERMOMORPHA	2.70	5.19	1.70	4.82	7.95	11.27	0.77	2.33	3.46	6.20
ACARINA	0.68	1.30	1.14	2.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.55	1.09
ARANAE	4.05	7.79	9.09	13.25	5.96	8.45	12.31	18.60	7.47	11.31
ORTHOPTERA (<i>larvae</i>)	2.70	3.90	11.93	14.46	2.65	2.82	0.00	0.00	5.28	6.20
HOMOPTERA (<i>larvae</i>)	7.43	6.49	6.25	6.02	2.65	4.23	1.54	2.33	4.74	5.11
HETEROPTERA	11.49	6.49	26.14	8.43	3.97	5.63	1.54	0.00	12.57	5.84
COLEOPTERA	6.08	7.79	0.57	1.20	1.99	4.23	2.31	11.63	2.73	5.47
COLEOPTERA (<i>larvae</i>)	31.08	20.78	17.05	20.48	12.58	14.08	16.15	23.26	18.94	19.34
DIPTERA	10.81	14.29	2.27	2.41	6.62	4.23	5.38	6.98	6.19	6.93
LEPIDOPTERA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
LEPIDOPTERA (<i>larvae</i>)	0.68	1.30	0.00	0.00	1.99	2.82	0.77	0.00	0.73	1.09
HYMENOPTERA	0.68	1.30	2.84	6.02	10.60	11.27	52.31	23.26	11.84	8.76
FORMICIDAE	2.70	5.19	0.00	0.00	17.22	1.41	4.62	4.65	6.19	2.55
PODARCIS	1.35	2.60	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.36	0.73

	F E M E L L E S									
	PRINTEMPS		ÉTÉ		AUTOMNE		HIVER		ANNÉE	
	pref.	pres.	pref.	pres.	pref.	pres.	pref.	pres.	pref.	pres.
STYLOMMATOPHORA	7.01	10.28	3.70	4.55	10.66	12.04	0.00	0.00	6.81	7.76
ISOPODA	0.93	0.00	2.22	1.14	1.02	1.85	0.00	0.00	1.16	0.83
ISOPODA (<i>larvae</i>)	5.61	9.35	8.15	9.09	3.55	5.56	1.79	5.17	5.15	7.48
LITHOBIOMORPHA	1.40	1.87	0.00	0.00	0.51	0.93	0.00	0.00	0.66	0.83
GEOPHILOMORPHA	0.93	1.87	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.72	0.33	0.83
OPISTHOSPERMOMORPHA	1.87	3.74	0.74	1.14	2.03	4.63	1.79	1.72	1.66	3.05
ACARINA	0.47	0.00	0.00	0.00	0.51	0.93	0.00	0.00	0.33	0.28
ARANAE	6.54	10.28	5.93	9.09	8.63	12.04	10.71	15.52	7.48	11.36
ORTHOPTERA (<i>larvae</i>)	0.00	0.00	9.63	17.05	0.51	1.85	0.00	1.72	2.33	4.99
HOMOPTERA (<i>larvae</i>)	20.56	8.41	16.30	10.23	13.71	7.41	3.57	3.45	15.78	7.76
HETEROPTERA	15.89	8.41	9.63	12.50	3.05	3.70	3.57	5.17	9.14	7.48
COLEOPTERA	3.27	6.54	0.74	1.14	1.02	1.85	1.79	3.45	1.83	3.32
COLEOPTERA (<i>larvae</i>)	17.29	18.69	23.70	15.91	22.34	19.44	21.43	27.59	20.76	19.67
DIPTERA	12.15	13.08	15.56	12.50	14.21	7.41	5.36	10.34	12.96	10.80
LEPIDOPTERA	0.00	0.00	0.00	0.00	1.52	1.85	0.00	0.00	0.50	0.55
LEPIDOPTERA (<i>larvae</i>)	0.00	0.00	0.00	0.00	1.02	0.93	1.79	1.72	0.50	0.55
HYMENOPTERA	0.00	0.93	2.22	3.41	3.55	6.481	44.64	18.97	5.81	6.09
FORMICIDAE	6.07	6.54	1.48	2.27	12.18	11.11	3.57	3.45	6.81	6.37
PODARCIS	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

	MÂLES + FEMELLES									
	PRINTEMPS		ÉTÉ		AUTOMNE		HIVER		ANNÉE	
	pref.	pres.	pref.	pres.	pref.	pres.	pref.	pres.	pref.	pres.
STYLOMMATOPHORA	9.12	9.24	9.97	7.02	15.23	17.32	1.35	0.99	10.25	9.61
ISOPODA	0.55	0.00	0.96	0.58	0.57	1.12	0.00	0.00	0.61	0.47
ISOPODA (<i>larvae</i>)	5.25	8.15	6.43	9.36	3.16	4.47	1.35	4.95	4.52	6.93
LITHORIOMORPHA	1.10	1.63	0.00	0.00	1.15	1.12	0.00	0.00	0.70	0.79
GEOPHILOMORPHA	0.55	1.09	0.64	0.58	0.00	0.00	0.00	0.99	0.35	0.63
OPISTHOSPERMOMORPHA	2.21	4.35	1.29	2.92	4.60	7.26	0.00	1.98	2.52	4.41
ACARINA	0.55	0.54	0.64	1.17	0.29	0.56	0.00	0.00	0.43	0.63
ARANAE	5.52	9.24	7.72	11.11	7.47	10.61	13.51	16.83	7.47	11.34
ORTHOPTERA (<i>larvae</i>)	1.10	1.63	10.93	15.79	1.44	2.23	0.00	0.99	3.74	5.51
HOMOPTERA (<i>larvae</i>)	15.19	7.61	10.61	8.19	8.91	6.15	0.00	2.97	10.51	6.61
HETEROPTERA	14.09	7.61	18.97	10.53	3.45	4.47	0.00	2.97	10.77	6.77
COLEOPTERA	4.42	7.07	0.64	1.17	1.44	2.79	2.70	6.93	2.26	4.25
COLEOPTERA (<i>larvae</i>)	22.93	19.57	19.94	18.13	18.10	17.32	12.16	25.74	19.90	19.53
DIPTERA	11.60	13.59	8.04	7.60	10.92	6.15	5.41	8.91	9.73	9.13
LEPIDOPTERA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.86	1.12	0.00	0.00	0.26	0.31
LEPIDOPTERA (<i>larvae</i>)	0.28	0.54	0.00	0.00	1.44	1.68	0.00	0.99	0.61	0.79
HYMENOPTERA	0.28	1.09	2.57	4.68	6.61	8.38	58.11	20.79	8.69	7.24
FORMICIDAE	4.70	5.98	0.64	1.17	14.37	7.26	5.41	3.96	6.52	4.72
PODARCIS	0.55	1.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.31