

Organisation spatiale et modalités de mise en place du peuplement des Lacertidés (Sauria, Reptilia) en Tunisie

par

Saïd NOUIRA⁽¹⁾ et Charles P. BLANC⁽²⁾

⁽¹⁾*Laboratoire d'écologie, Faculté des sciences, Campus universitaire,
El Manar I, 2092 Tunis, Tunisie
(said.nouira@fst.rnu.tn)*

⁽²⁾*Laboratoire de zoogéographie, Université Montpellier III,
Route de Mende, 34199 Montpellier CEDEX 05, France
(cp.f.blanc@wanadoo.fr)*

Résumé - Les 25 régions naturelles de Tunisie hébergent chacune de 1 à 9 espèces de Lacertidés sur les 14 espèces recensées dans ce pays. Les régions de diversité spécifique maximale sont situées à l'extrémité sud-ouest de la Dorsale et sur les Dhahars, régions montagneuses et de bioclimats étagés entre le semi-aride inférieur et le saharien supérieur. À l'opposé, une seule espèce est présente dans l'extrême-sud sableux, de bioclimat saharien inférieur. Les variations de richesse et de composition spécifiques du peuplement en Lacertidés sont discutées en fonction des affinités bioclimatiques et de l'origine zoogéographique de ses constituants. Les séquences de la mise en place du peuplement sont esquissées. Le rôle des facteurs climatiques et biologiques dans l'organisation de ces communautés de Lacertidés est analysé.

Mots-clés : Reptiles, Lacertidés, Communautés, Structure, Biodiversité, Tunisie.

Summary - Geographical structure and settlement features of Lacertid species (Sauria, Reptilia) in Tunisia. Each of the 25 natural regions in Tunisia harbour from 1 to 9 Lacertids among the 14 species surveyed in this country. The richest regions are the South-western part of the Tunisian Central Range and the Dhahars mountains in Southern Tunisia. They are ranging between lower semi-arid and upper saharian. In the sandy, lower saharian Far-south, only one species occurs. Geographic variation of the specific diversity and structure of Lacertid communities are related to bioclimatical affinities and zoogeographical native areas of the species. Main steps in the immigration or local differentiation of Lacertids are reported. Impacts of climatical and biological factors on Lacertid communities are discussed.

Key-words: Reptiles, Lacertids, Communities, Structure, Biodiversity, Tunisia.

I. INTRODUCTION

La famille des Lacertidés, dont l'aire de distribution recouvre la plus grande partie des terres émergées de l'Ancien Monde, à l'exception des régions septentrionales inhospitalières

et de diverses îles, Madagascar notamment, est bien représentée en Tunisie par 14 espèces appartenant à 6 genres sur un total d'une vingtaine dans l'ensemble de la région méditerranéenne. Dans les pays riverains, et plus particulièrement dans son bassin occidental, les Lacertidés ont fait l'objet de recherches nombreuses et variées dont on trouvera une revue détaillée dans Valakos *et al.* (1993).

Cet attrait est dû aux facilités relatives d'observation sur le terrain de ces lézards diurnes, héliophiles, en populations localement abondantes, permettant une bonne précision dans l'étude de leurs habitats. Aussi, la définition des niches écologiques, les relations trophiques, les caractéristiques éthologiques de multiples espèces ont-elles été bien analysées. Les Lacertidés méditerranéens offrent de plus une large amplitude de variations dans la distribution géographique de leurs espèces, certaines étant étroitement localisées à de petites îles, dans l'âge relatif des différents genres et dans leur richesse spécifique, corrélative de radiations adaptatives parfois importantes. Ces lézards sont de bons modèles pour comprendre les interactions dynamiques de l'évolution et de la biogéographie régionale. Mais malgré des travaux sur la caryologie (Olmo *et al.* 1993) ou sur les relations phylogénétiques de quelques taxons à l'aide, récemment, de techniques enzymologiques et de séquençage d'acides nucléiques (Harris *et al.* 1998), la compréhension des modalités de l'évolution phylogénétique au sein de cette famille reste incomplète. L'intérêt de nombre de ces recherches est en effet souvent limité par le choix hétéroclite des taxons comparés.

Aussi, l'analyse zoogéographique proposée par Böhme et Corti (1993) relève-t-elle les nombreuses incertitudes relatives à la mise en place du peuplement des Lacertidés dans le bassin méditerranéen occidental dues aux lacunes de nos connaissances sur les relations phylogénétiques inter et intragénériques et aux difficultés de les mettre en corrélation avec des événements paléogéographiques tels, par exemple, ceux qui ont marqué l'évolution de la Téthys à l'Oligocène, la surrection des reliefs maghrébins au Miocène inférieur, ou le fonctionnement intermittent et la localisation variable du détroit de Gibraltar au Pliocène. Les implications évolutives des vicissitudes qu'a connues ce détroit ont été particulièrement analysées chez les Lacertidés, montrant l'incidence des isolements géographiques et des transports aléatoires (Sqalli Houssaini 1991, Harris *et al.* 2002), parfois dans les deux sens comme Veith *et al.* (2004) l'ont mis en évidence chez le Pleurodèle.

L'objet de cette étude est de cerner les modalités de la mise en place du peuplement en Lacertidés d'une entité géographique particulière : la Tunisie. Dans ce pays, 6 genres ont été

identifiés, regroupant 14 espèces dont la distribution sur l'ensemble de son territoire est connue de façon satisfaisante (Blanc 1978-a, b ; Blanc 1980-a, b ; Nourira 1996). Nous nous attacherons à montrer comment les modalités de leur mise en place peuvent être inférées de la répartition spatiale de la richesse et de la composition spécifiques des communautés, de l'amplitude bioclimatique supportée par les différentes espèces qui les constituent ainsi que de leur distribution chorologique globale, c'est-à-dire évaluées en termes, notamment, de stratégies d'occupation des milieux écologiques et de biogéographie.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Un échantillon de 2 700 lézards de la famille des Lacertidés inclut les 14 espèces recensées, réparties dans les 6 genres suivants rangés par ordre alphabétique :

- g. *Acanthodactylus* Wiegmann, 1834 : (1) *Acanthodactylus blanci* Doumergue, 1901 [*A. bl*] ; (2) *A. boskianus* Daudin, 1802 [*A. bs*] ; (3) *A. dumerili* (Milne-Edwards, 1829) [*A. d*] ; (4) *A. longipes* Boulenger, 1921 [*A. l*] ; (5) *A. maculatus* (Gray, 1838) [*A. ma*] ; (6) *A. mechriguensis* Nourira et Blanc, 1999 [*A. me*] ; (7) *A. scutellatus* (Audouin, 1829) [*A. s*] ;

- g. *Lacerta* Linné, 1758 : (8) *L. pater* Lataste, 1880 [*L. p*] ;

- g. *Mesalina* (Gray, 1845) : (9) *M. guttulata* (Lichtenstein, 1823) [*M. g*] ; (10) *M. olivieri* (Audouin, 1829) [*M. o*] ;

- g. *Ophisops* Ménétrières, 1832 : (11) *O. occidentalis* Boulenger, 1887 [*O. o*] ;

- g. *Podarcis* Wagler, 1830 : (12) *P. hispanica* (Steindachner, 1870) [*P. h*] ;

- g. *Psammodromus* Fitzinger, 1826 : (13) *P. algirus* (Linné, 1758) [*P. a*] ; (14) *P. blanci* (Lataste, 1880) [*P. b*].

La dénomination taxonomique des populations de *Podarcis* du Maghreb reste incertaine malgré de nombreuses recherches morphologiques et biochimiques sur la phylogénèse du genre (voir Oliverio *et al.* 2000). Ainsi, dans leur étude de biogéographie moléculaire portant sur la totalité des espèces et sous-espèces de ce genre, ces auteurs concluent à la nécessité d'un examen approfondi, spécifique pour préciser le statut de ses populations. Ils leur attribuent un rang spécifique, *P. vaucheri* (Boulenger 1905). Mais cette position est subjective car ils n'accordent aux populations de *P. sicula cettii* qu'un rang subsppécifique bien que leur divergence avec les deux autres sous-espèces de *P. sicula* soit comparable, et même légère-

ment supérieure, à la divergence mise en évidence entre *P. vaucheri* et les autres espèces ibériques de *Podarcis* : *P. hispanica*, *P. bocagei* et *P. atrata*. Harris *et al.* (2002) identifient dans le genre *Podarcis* un minimum de sept lignées génétiquement différenciées auxquelles un statut de rang spécifique devrait être accordé. Donc, tout en reconnaissant une originalité au moins subsppécifique par rapport aux *P. hispanica* d'Espagne et du sud de la France, nous conserverons provisoirement ici, comme Nourira (1996) et Schleich *et al.* (1996), la dénomination spécifique usuelle.

Notre échantillon a été récolté dans 265 stations de collecte réparties sur tout le territoire tunisien (annexe 1). Les caractéristiques géographiques de la Tunisie, avec une double façade maritime au nord et à l'est et une chaîne de reliefs élevés, la Dorsale tunisienne, de disposition sud-ouest à nord-est, induisent une série de bioclimats locaux, basés sur le coefficient pluviométrique d'Emberger (Gounot *et al.* 1990), de répartition particulièrement complexe. Les interactions locales entre les facteurs climatiques et les autres facteurs de l'environnement, pédologiques notamment, ont été soigneusement analysées et un découpage en 25 régions naturelles a été proposé (Le Houérou 1989).

Comme certaines de nos stations correspondent parfois à la capture d'une seule espèce et ne constituent pas un site d'échantillonnage exhaustif de la communauté locale des Lacertidés, nous avons opté pour l'affectation des 265 stations à 25 secteurs représentatifs des 25 régions naturelles de la Tunisie définies par Le Houérou (1989). L'annexe 2 en rapporte la liste ainsi que les espèces présentes et leurs richesses générique et spécifique.

La distance utilisée dans les analyses effectuées sur les matrices des données est celle de Jaccard. Pour visualiser nos résultats, nous avons choisi les dendrogrammes issus de classifications ascendantes hiérarchiques.

III. RÉSULTATS

Nous examinerons successivement la structuration spatiale du peuplement de la Tunisie en Lacertidés déduite de la répartition écologique et de l'amplitude bioclimatique supportée par les espèces, les modalités de sa mise en place en liaison avec l'origine biogéographique des espèces qui le composent et enfin son organisation biogéographique spatiale.

A. Structuration spatiale du peuplement

1. Variations de la richesse et de la composition spécifiques

La richesse spécifique du peuplement des 25 secteurs varie de 1 à 9 (fig. 1). Les régions ayant un nombre élevé d'espèces de Lacertidés (6 à 9) sont : la partie occidentale de la Dorsale, les Dhahars, la Djeffara méridionale et l'Ouâara, distribuées selon un axe nord-ouest-sud-est, ainsi que le cap Bon faisant figure d'île (fig. 2). À l'opposé, la richesse spécifique décroît considérablement (1 à 4 espèces) dans l'extrême-sud, la Tunisie numidienne (Kroumirie et Mogods), et les plaines orientales et centrales du Sahel et du Kairouanais.

Les résultats de l'analyse du tableau croisé formé par les 14 espèces recensées et les 25 secteurs délimités (voir annexe 2) traduisent les affinités des espèces selon leur appartenance à ces secteurs (fig. 3). Le dendrogramme sépare les Lacertidés en deux ensembles. Le premier est constitué de six espèces qui correspondent à un domaine géographique clairement délimité par la Dorsale : *Lacerta pater*, *Podarcis hispanica*, *Psammmodromus algirus*, *P. blanci*, *Acanthodactylus blanci* et *A. mechriguensis* dont l'individualisation précoce est due à sa présence restreinte aux deux seuls secteurs A et E. Du second ensemble, se détache *A. longipes*, seul présent dans l'extrême-sud ; les autres taxons forment deux sous-groupes : *Mesalina olivieri*, *Acanthodactylus boskianus*, *A. maculatus*, *Ophisops occidentalis* inféodés principalement à la Tunisie centrale et *Mesalina guttulata*, *Acanthodactylus scutellatus*, *A. dumerili* au domaine nettement méridional.

2. Amplitude bioclimatique

Le tableau I situe dans les différentes variantes bioclimatiques la distribution des populations tunisiennes des 14 espèces de Lacertidés.

Le bioclimat présentant la plus grande richesse spécifique est le semi-aride, avec 9 espèces, dans ses deux sous-étages supérieur et moyen. Viennent ensuite le sous-étage semi-aride inférieur (8 espèces) puis, avec 7 espèces, les deux sous-étages de l'aride et le saharien supérieur. Ce dernier est donc plus riche que le sub-humide (6 espèces) ainsi que l'humide inférieur (5 espèces) et supérieur (4 espèces) qui ne devance que de peu le saharien inférieur (3 espèces). Cette distribution atteste de la prépondérance du caractère aride de la faune des Lacertidés en Tunisie.

Concernant l'amplitude bioclimatique supportée par les 14 espèces, nous noterons que 5 d'entre elles manifestent une valence pluviothermique élevée (15 à 17 variantes bioclima-

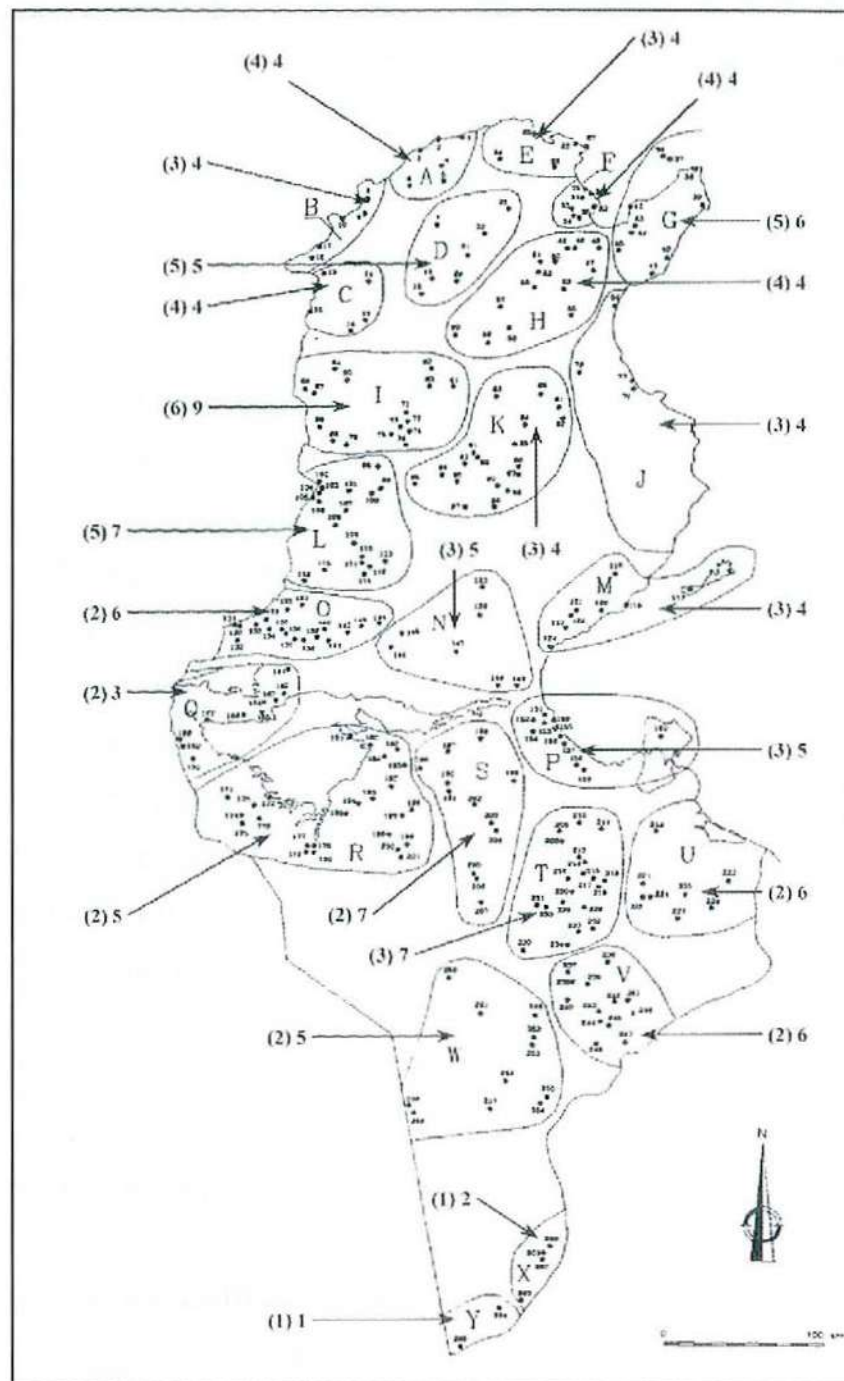


Figure 1 : Carte des richesses générique et spécifique des 25 communautés de Lacertidés en Tunisie. Entre parenthèses : nombre de genres suivi du nombre d'espèces. A-Y : code des secteurs correspondant aux 25 régions naturelles de Tunisie.

Figure 1: Map of generic and specific richness of the 25 Lacertid communities in Tunisia. Between brackets: Number of genera followed by number of species. A-Y: Code for sectors corresponding to the 25 natural regions of Tunisia.

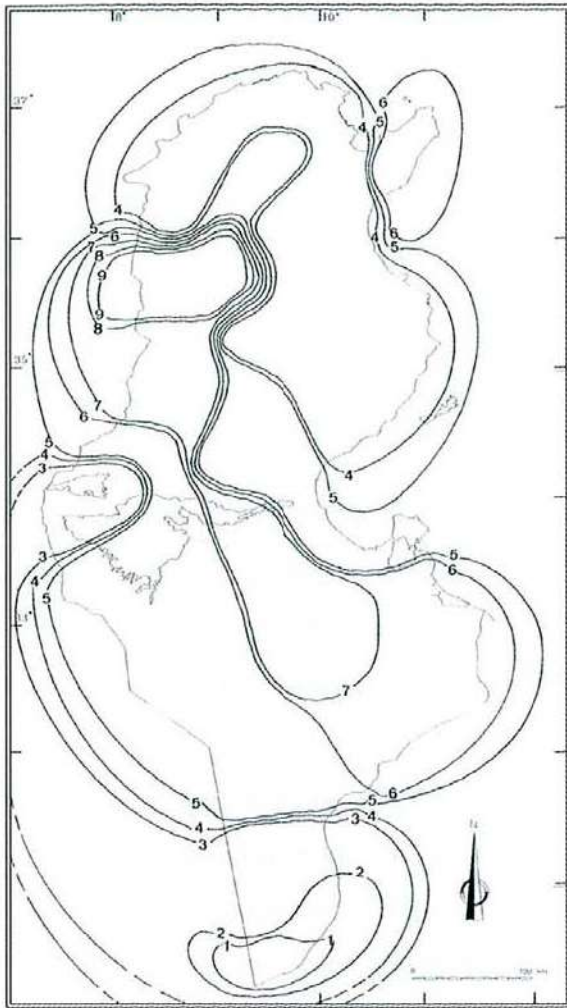


Figure 2 : Carte des isopories des 25 communautés de Lacertidés en Tunisie. La distribution des 25 secteurs est représentée sur la fig. 1.

Figure 2: Isopory map of the 25 Lacertid communities in Tunisia. The 25 sectors are presented in fig. 1.

tiques sur un total de 32) : *Lacerta pater* et *Psammodromus algirus* ; *Ophisops occidentalis*, *Mesalina olivieri* et *Acanthodactylus maculatus*. Nous verrons ci-dessous que les deux premières sont d'affinités paléarctiques et les trois autres, saharo-sindiennes. À l'opposé, les deux espèces ayant les valences pluviothermiques les plus étroites sont *A. longipes*, espèce saharienne restreinte aux sables vifs et *A. mechriguensis* endémique de Tunisie dans l'extrême-nord.

Le dendrogramme des affinités bioclimatiques des 14 espèces (fig. 4) isole *A. mechriguensis*, inféodé à l'humide supérieur à hivers chauds, des autres taxons scindés en deux ensembles :

- le premier est constitué d'espèces méditerranéennes liées à un climat froid, frais ou doux. Bien que sa répartition s'étende jusqu'au sud tunisien, *Ophisops occidentalis* se rattache clairement à celui-ci ;

- le second regroupe les taxons plus xérophiles parmi lesquels *Acanthodactylus*

longipes, inféodé au bioclimat saharien et de répartition géographique saharienne, est nettement isolé. Le lot restant se scinde lui même en deux branches : (1) l'une formée de trois espèces ubiquistes, *A. boskianus*, *A. maculatus* et *Mesalina olivieri*, qui s'adaptent aussi bien au climat méditerranéen qu'aux conditions régnant dans les zones arides et subsahariennes. Vis-à-vis du climat, ces taxons peuvent être qualifiés de saharo-méditerranéens ; (2) l'autre regroupe les espèces plus désertiques voire franchement sahariennes, inféodées à un climat aride, chaud et sec (*M. guttulata*, *Acanthodactylus scutellatus* et *A. dumerili*).

B. Mise en place du peuplement

Les informations rassemblées sur la structure spatiale du peuplement des Lacertidés en Tunisie permettent d'apporter, compte tenu de leur aire de distribution globale actuelle, quelques précisions sur les modalités de leur mise en place au cours du temps dans ce pays.

Le tableau II, récapitulatif de la distribution globale des 14 espèces de Lacertidés représentées en Tunisie, met en évidence quatre composantes majeures :

- les taxons méditerranéens occidentaux (MOC) à distribution chorologique : France méridionale, Péninsule ibérique et Maghreb : 2 espèces (soit 14% du peuplement) ;
- les taxons méditerranéens endémiques du Maghreb (MEM) : 5 espèces (36%) ;
- les taxons sud-méditerranéens et moyen-orientaux (SMO) : 1 espèce (7%) ;
- les taxons sud-méditerranéens et sahariens (SMS) : 6 espèces (43%).

Un schéma hypothétique de la mise en place du peuplement peut donc être proposé : les genres *Lacerta*, *Podarcis* et *Psammodromus* sont d'origine européenne. Les quatre espèces, *L. pater*, *Podarcis hispanica*, *Psammodromus blanci* et *P. algirus*, réparties au Maroc et en Algérie sont limitées au flanc nord-ouest de la Dorsale tunisienne. Les limites de leurs aires géographiques corroborent l'hypothèse d'une colonisation de l'Afrique du Nord par le détroit de Gibraltar et non par la voie siculo-tunisienne.

Les échanges faunistiques à travers le détroit de Gibraltar ont depuis longtemps été évoqués dans plusieurs groupes (Bons 1967 1973, Busack 1977 1986 1987), bénéficiant de l'existence, il y a 9 MA (Pomerol 1973), au Miocène supérieur, d'un pont terrestre bético-rifain qui persista durant 1 MA environ. Ainsi :

- Une branche ancestrale de *Lacerta lepida* aurait colonisé l'Afrique du Nord et se serait différenciée ultérieurement en *L. pater*.
- *Podarcis hispanica* aurait traversé dans le même sens le détroit de Gibraltar au cours

Tableau I : Distribution des Lacertidés dans les différentes variantes climatiques de Tunisie. Code des espèces, voir texte.

Table I: Lacertid distribution in the climatic variants of Tunisia. Species coding, see text.

Étage	ss. étage	hivers	<i>P. b</i>	<i>P. h</i>	<i>L. p</i>	<i>P. a</i>	<i>A. me</i>	<i>O. o</i>	<i>A. bl</i>	<i>M. o</i>	<i>A. ma</i>	<i>A. bs</i>	<i>M. g</i>	<i>A. s</i>	<i>A. d</i>	<i>A. l</i>	Richesse spécifique			
Humide	supérieur	tempérés d'alt.	*	*	*	*											4	4	5	
		tempérés		*	*															2
		doux			*															1
	inférieur	tempérés	*	*	*	*												4		5
		doux		*	*	*												3		
		chauds			*	*	*											3		
Subhumide		frais d'altitude				*											1	6	6	
		tempérés			*	*			*											3
		doux			*				*											2
		chauds			*	*		*	*	*	*									6
Semi-aride	supérieur	frais d'altitude	*	*	*	*		*	*	*	*	*						9	9	9
		tempérés		*	*	*		*										4		
		doux	*	*	*	*		*	*									6		
		chauds				*		*	*	*								4		
	moyen	frais d'altitude	*	*	*	*		*	*	*	*	*						9	9	
		frais			*	*		*										3		
		tempérés						*										1		
		doux				*		*										2		
	inférieur	frais d'altitude			*	*		*	*	*	*	*						7	8	
		frais		*	*	*		*		*	*							6		
		tempérés						*										1		
		doux						*		*		*						3		
Aride	supérieur	frais						*		*	*	*	*	*	*	*	7	7		
		tempérés						*		*	*	*	*	*	*	*	7			
		doux									*						1			
		chauds								*	*						2			
	inférieur	frais								*	*	*	*	*	*	*	6		7	
		tempérés								*	*	*	*	*	*	*	6			
Saharien	supérieur	frais								*	*	*	*	*	*	*	7	7		
		tempérés								*	*	*	*	*	*	*	6			
	inférieur	frais									*			*	*	3	3			
Nombre de variantes bioclimatiques			5	9	16	16	1	17	6	15	15	11	7	7	8	2	Total = 32			

de deux dispersions aléatoires au moins (Harris *et al.* 2002) et ses populations locales donné la forme *P. h. vaucheri*.

- Le taxon *Psammodromus* pose en revanche plus de problèmes. Si tous les auteurs sont d'accord sur l'origine européenne de ce genre et sur sa très ancienne différenciation par rapport à tous les autres Lacertidés (Bons 1973, Busack 1986, Böhme & Corti 1993), celle de

Tableau II : Répartition géographique globale des Lacertidés en Tunisie. Code des espèces et des aires d'extension globales, voir texte.

Table II: Lacertid geographic repartition in Tunisia. Species coding and area, see text.

	<i>P.h</i>	<i>P.a</i>	<i>L.p</i>	<i>P.b</i>	<i>A.ma</i>	<i>M.o</i>	<i>A.d</i>	<i>A.l</i>	<i>M.g</i>	<i>O.o</i>	<i>A.bs</i>	<i>A.bl</i>	<i>A.s</i>	<i>A.me</i>
France	*	*												
Pén. ibérique	*	*												
Maroc	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
Algérie	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
Tunisie	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Libye					*	*		*	*	*	*		*	
Egypte						*		*	*		*		*	
Moyen-Orient						*		*	*		*		*	
Pén. arabique									*		*		*	
Asie centrale									*					
Mauritanie							*	*	*		*			
Sénégal							*							
Mali								*			*		*	
Niger											*			
Tchad								*			*		*	
Soudan										*	*			
Éthiopie										*	*			
Somalie									*	*	*			
Distribution	MOC	MOC	MEM	MEM	MEM	SMO	SMS	SMS	SMS	SMS	SMS	MEM	SMS	MEM

l'espèce *P. algirus* reste très confuse. Cette espèce montre (1) une grande stabilité dans ses caractères morphologiques sur l'ensemble de son aire géographique, car seules les populations du Galiton et de la Fauchelle (archipel de la Galite) se sont différenciées en une forme endémique, *P. a. doriae*, (2) de très faibles distances génétiques estimées entre ses populations nord-africaines et ibériques (Böhme & Corti 1993) et (3) une large extension en Afrique du Nord mais une distribution restreinte au sud de l'Europe. Ces arguments laissent penser que *P. algirus* pourrait être d'origine nord-africaine et sa présence au sud de l'Europe s'expliquerait par une introduction récente, peut-être d'origine humaine. Dans ce cas, la branche ancestrale arrivant d'Europe à travers le détroit de Gibraltar n'aurait permis la mise en place en Tunisie que de *P. blanci*. L'espèce *P. algirus* se serait différenciée plus tard, à partir de *P. blanci* ou de *P. microdactylus* présent au Maroc. Elle aurait colonisé ensuite la totalité du secteur septentrional de l'Afrique du Nord en s'adaptant mieux que ses congénères aux conditions locales. Cependant, Böhme et Corti (1993) avancent l'hypothèse de la différenciation de *P. algirus* à partir de *P. hispanicus* endémique de la Péninsule ibérique et ceci

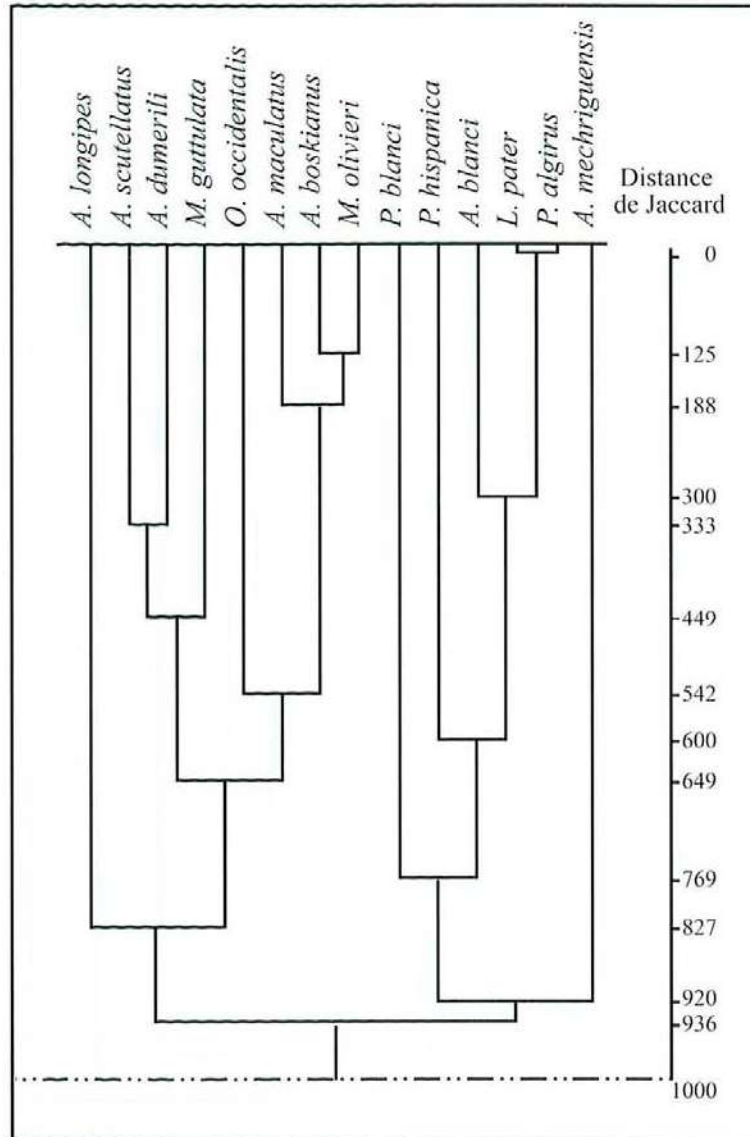


Figure 3 : Dendrogramme des affinités des 14 espèces de Lacertidés d’après leur distribution dans les 25 secteurs correspondant aux 25 régions naturelles de Tunisie.

Figure 3: Affinity dendrogramme of Lacertid species (n = 14) according to their distribution in the 25 sectors to be compared to the 25 natural regions of Tunisia.

avant la fermeture du détroit de Gibraltar. Dans cette situation, *P. algirus* serait, au même titre que ses congénères, d’origine européenne. Ces auteurs n’excluent pas, toutefois, la possibilité d’une émigration récente de l’espèce vers l’Espagne.

La mise en place des populations de ces quatre espèces, en Tunisie, est certainement tardive par rapport à l’époque de leur arrivée au Maroc. Actuellement, leurs distributions géographiques locales sont différentes. Celles de *P. algirus* et de *Lacerta pater* sont continues et couvrent la totalité des secteurs localisés au nord de la Dorsale, confirmant l’adaptation de

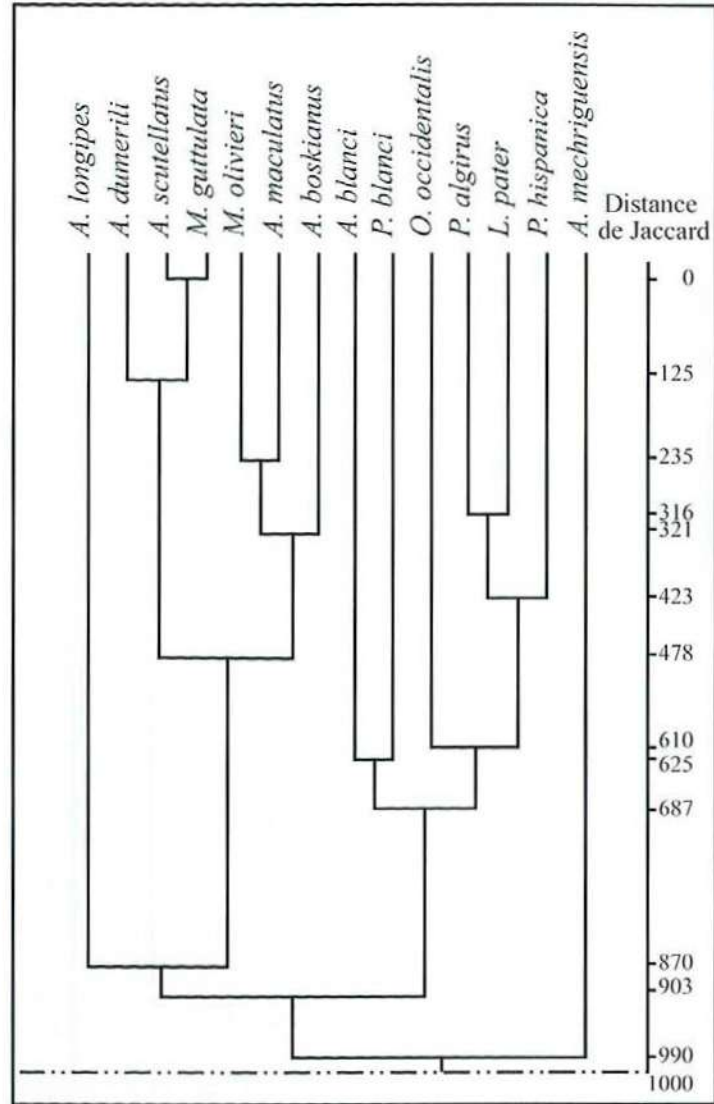


Figure 4 : Dendrogramme des affinités des 14 espèces de Lacertidés d'après leur distribution bioclimatique en Tunisie.

Figure 4: Affinity dendrogramme of Lacertid species (n = 14) according to their bioclimatic distribution in Tunisia.

ces deux taxons au climat méditerranéen propre à l'Afrique du Nord où elles se seraient différenciées.

En revanche, l'aire de répartition de *Podarcis hispanica* et, plus encore, celle de *Psammodromus blanci* sont disjointes (Blanc 1978-a, b). Les populations de ces deux espèces, nettement plus hygrophiles, sont confinées actuellement dans les zones humides et sur les sommets. Lorsqu'elles colonisèrent la Tunisie, le climat était certainement plus frais et plus favorable à l'installation et à la prolifération de leurs populations. Le réchauffement récent du climat, aurait eu pour conséquences de réduire et de fragmenter l'aire de distribution de

Podarcis hispanica et d'isoler les populations de *Psammodromus blanci* sur la partie sommitale des reliefs.

Les genres *Mesalina*, *Ophisops* et *Acanthodactylus* sont d'affinités saharo-sindienne et d'origine asiatique. Leur phylogénie montre qu'ils dérivent d'un même rameau évolutif (Harris *et al.* 1998). Les branches ancestrales de ces trois taxons ont colonisé l'Afrique par l'isthme de Suez lors de sa formation, probablement, au cours du Pliocène (Bons 1973). Elles ont atteint l'Afrique du Nord par la voie désertique, soit avant l'extension du Sahara, soit pendant les différentes phases humides qui ont séparé, notamment au cours des temps préhistoriques, les épisodes de désertifications successives (Alimen 1978, Burollet *et al.* 1992). Les variations des limites du Sahara, en contribuant à la dislocation des aires géographiques, ont dû favoriser la différenciation de plusieurs espèces.

L'analyse de l'extension géographique globale des dix espèces de ce groupe permet de distinguer trois sous-groupes : les espèces méditerranéennes propres à l'Afrique du Nord (*Acanthodactylus blanci*, *A. maculatus*, *A. mechriguensis* et *Ophisops occidentalis*), les espèces saharo-sindiennes (*Mesalina olivieri*, *M. guttulata*, *Acanthodactylus boskianus* et *A. scutellatus*) et les espèces strictement sahariennes (*A. dumerili* et *A. longipes*). En fonction de ces affinités spécifiques, les hypothèses suivantes, relatives aux modalités susceptibles d'avoir présidé à la mise en place de chaque espèce, peuvent être proposées :

- Le foyer de spéciation du taxon *Mesalina*, proche du genre asiatique *Eremias*, est principalement nord-africain. *Mesalina olivieri*, plus archaïque que *M. guttulata* (Blanc 1980-a) aurait colonisé les milieux steppiques et subdésertiques de l'Afrique du Nord et du Moyen-Orient. Plus tard, l'apparition de *M. guttulata* et l'extension progressive du Sahara ont refoulé ses populations en différentes directions en bordure du désert, par exclusion compétitive et sous l'action de facteurs édaphiques (Nouira & Blanc 2003). Le réchauffement actuel du climat, la désertisation en cours, et la dégradation des milieux, jouent en faveur de *M. guttulata*, espèce plus compétitive, plus adaptée à un climat sec et à des biotopes rocaillieux et fortement dégradés et les populations de *M. olivieri* sont ainsi repoussées vers le Nord.

- *Ophisops occidentalis* est une espèce méditerranéenne, propre à l'Afrique du Nord, nettement moins xérophile que *Mesalina olivieri*. Ses populations ne débordent dans l'aride supérieur que dans les variantes à hivers frais et tempérés. La plus méridionale est piégée dans l'enclave climatique de la région de Béni Khédache. Au nord, la vallée de la Medjerda semble jouer le rôle de barrière à son extension.

- Les Acanthodactyles présents en Tunisie se répartissent en trois catégories d'espèces d'affinités zoogéographiques différentes, ce qui suggère que leur mise en place s'est effectuée en plusieurs étapes :

- Les deux espèces *Acanthodactylus boskianus* et *A. blanci*, plus proches de la forme ancestrale, auraient été les premières à coloniser l'Afrique du Nord. Sur les côtes de Tunisie, les populations de ces deux taxons sont parapatriques : *A. blanci* est plus adapté à un climat frais qu'*A. boskianus* dont la grande extension géographique aurait favorisé la divergence de ses populations en deux sous-espèces : *A. b. pater* en Afrique du Nord et *A. b. boskianus* plus à l'est. La lignée évolutive dont dérive *A. blanci* a, par contre, subi une différenciation plus accentuée en Afrique du Nord. Elle a donné naissance à trois espèces jumelles : *A. blanci* en Tunisie et dans l'Aurès (Chirio & Blanc 1993), *A. savignyi* endémique d'Algérie et *A. erythrurus* largement répartie en Algérie et au Maroc et différenciée en trois formes dont l'une, propre à l'Espagne, aurait atteint le continent européen par le détroit de Gibraltar au cours de la crise Messinienne. Ceci traduit l'ancienne séparation de ce groupe d'espèces à partir d'une branche ancestrale dont il est difficile de situer la position par rapport à *A. boskianus* et *A. maculatus*.

- L'espèce *A. maculatus* se serait différenciée en Afrique du Nord, au nord-ouest des Chotts, zone à partir de laquelle se seraient dispersées, dans différentes directions, des populations dont les plus excentriques auraient engendré *A. busacki* au Maroc et *A. mechriguensis* dans l'extrême-nord de la Tunisie.

- Les Acanthodactyles méridionaux ont une histoire intimement liée à celle du Sahara et aux vicissitudes climatiques qui en ont modifié les limites : début de la formation du grand erg occidental vers - 40 000 ans (Alimen 1978), périodes humide (de - 40 000 à - 18 000 ans) et aride (de - 18 000 à - 9 000 ans) pendant le Pléistocène supérieur, puis de nouveau une phase humide au cours de l'Holocène (de - 9 000 à environ - 4 000 ans) suivie de l'aridité et du réchauffement actuels (Alimen 1978, Burollet *et al.* 1992). La branche ancestrale des trois Acanthodactyles méridionaux aurait donc subi une différenciation récente en liaison avec le gradient édaphique et des conditions climatiques de plus en plus rigoureuses de la périphérie vers le centre du Sahara : *A. scutellatus* colonise les milieux désertiques limitrophes du Sahara proprement dit, *A. dumerili*, plus spécialisé, occupe les biotopes sableux des champs de barkhanes tandis que *A. longipes*, hautement spécialisé, est limité aux substrats à sables vifs, de type erg.

En résumé, le peuplement de Lacertidés est constitué de trois composantes faunistiques d'origines européenne, nord-africaine et asiatique ; il est, par conséquent, d'affinités biogéographiques paléarctique, méditerranéenne et saharo-sindienne. Nous remarquerons l'absence d'élément tropical dans ce groupe de Sauriens.

C. Organisation biogéographique du peuplement

1. À l'échelle nationale

Les aires de distribution locale des espèces permettent de distinguer :

- 6 espèces restreintes au nord de la Dorsale (secteurs A à H et L), dont 4 sont d'affinités paléarctiques (*Lacerta pater*, *Psammodromus algirus*, *Podarcis hispanicus*, *Psammodromus blanci*) et 2 d'affinités saharo-sindiennes (*Acanthodactylus blanci* et *A. mechriguensis*). Dans le premier groupe, on observe une opposition entre, d'une part, les deux espèces *Lacerta pater* et *Psammodromus algirus*, toujours associées, présentes dans tous les secteurs et, d'autre part, les deux suivantes, *Podarcis hispanicus* et *Psammodromus blanci*, à distribution fragmentée, qui coexistent dans les secteurs montagneux B et I, la première étant seule présente dans les secteurs A, D, H et L. *Acanthodactylus blanci* a une large distribution à l'exception des reliefs de Kroumirie (B) et des Mogods (A) ainsi que de la région de Zaghouan (H). *A. mechriguensis* est limité à la côte nord (secteurs A et E).

Parmi ces 6 espèces, 2 ont une distribution méditerranéenne occidentale (MOC) et les 4 autres sont endémiques du Maghreb (MEM).

- 3 espèces restreintes aux domaines méridional et saharien (secteurs O et Q à Y) :

Acanthodactylus scutellatus en occupe la frange nord : secteurs O, R à W. *A. longipes* et *A. dumerili* ne coexistent que dans la partie subterminale de la Tunisie (W et X) ; *A. longipes* est seul présent dans la région occidentale des Chotts (O et Q) et *A. dumerili* est sympatrique avec *A. scutellatus* dans les secteurs R à V. Toutes ont une distribution sud-méditerranéenne et saharienne (SMS).

- 5 espèces dont la distribution occupe une large partie centrale de la Tunisie :

La plus méditerranéenne est *Ophisops occidentalis* qui atteint la vallée de la Medjerda, le golfe de Tunis et dépasse très largement la Dorsale vers le sud dans les Basses Plaines centrales et la Djeffara septentrionale, avec une enclave bioclimatique sur les Dhahars centraux.

La limite septentrionale des 3 taxons d'affinités saharo-sindiennes, *Acanthodactylus boskianus*, *A. maculatus* et *Mesalina olivieri* atteint les confins de la Tunisie du Nord (sec-

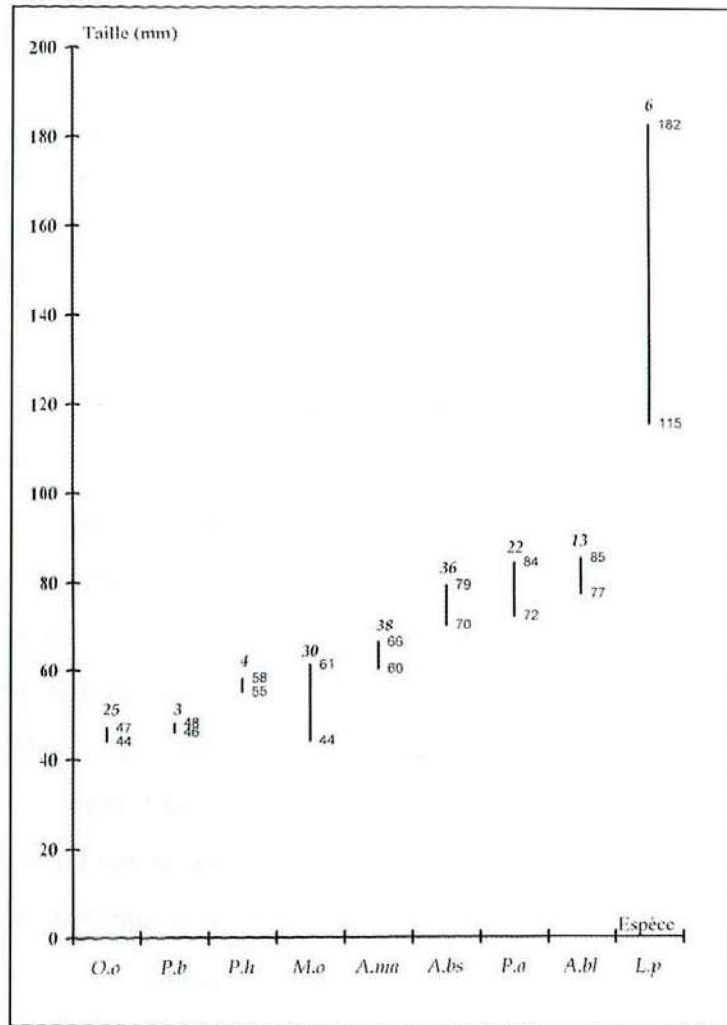


Figure 5 : Amplitude des tailles corporelles des espèces de Lacertidés présentes dans le secteur I. Pour chaque espèce, les valeurs maximale et minimale des tailles du plus grand décile sont portées à droite du graphe correspondant et son effectif en individus au-dessus. Code des espèces : voir texte.

Figure 5: Range of body length of Lacertids observed in sector I. For each species, min and max values of the body length of largest decile are presented on the right of corresponding graph (number of individuals above). Species coding, see text.

teurs I, J et K), avec une extension pour les deux derniers dans le Cap-Bon. Leur distribution méridionale exclut l'extrême-sud : X, Y et W pour *M. olivieri* ainsi que, pour *A. maculatus*, la zone sablonneuse des Chotts (Q et R).

L'espèce la plus méridionale de ce groupe, *Mesalina guttulata*, a une distribution en arc de cercle en Tunisie du Sud (secteurs O à W), excluant la zone des chotts (secteurs Q et R) trop sablonneuse.

Parmi ces 5 espèces, 3 ont une distribution sud-méditerranéenne et saharienne (SMS), 1

est sud-méditerranéenne et moyen-orientale (SMO) et 1 est méditerranéenne endémique du Maghreb (MEM).

2. À l'échelle des régions naturelles

La région la plus riche (I), aux alentours de Tajérouine, compte 9 espèces de Lacertidés, soit 64% du peuplement total. Les 6 genres y sont représentés (voir fig. 1). Cette diversité taxonomique s'explique par la superposition de 4 espèces d'affinités paléarctiques, dont 2 MOC et 2 MEM et de 5 espèces d'affinités saharo-sindiennes, dont 2 SMS, 1 SMO et 2 MEM.

Cette diversité maximale s'explique (1) par sa localisation dans les sous-étages bioclimatiques semi-aride moyen et inférieur et (2) par sa situation géographique sur le flanc nord-ouest de la Dorsale favorable à la présence des formes d'origine paléarctique grâce à une topographie accidentée. Les massifs dépassent 1 400 m d'altitude au Djebel Bireno et sont riches en habitats diversifiés induits par un gradient bioclimatique allant du semi-aride au sub-humide. De plus, cette région peu peuplée est relativement épargnée d'impacts anthropiques anciens et ses biotopes naturels sont assez bien conservés.

L'organisation fonctionnelle de cette riche biocénose de prédateurs diurnes, essentiellement insectivores, est corrélative :

- d'une diversification de la taille des proies consommées que reflète la gradation des tailles corporelles des lézards (fig. 5, afin de minimiser le biais introduit par les variations individuelles, nous avons pris en compte pour chaque espèce représentée le plus grand décile de notre échantillon total),

- d'adaptations éco-éthologiques à ses biotopes : nous avons signalé la distribution disjointe, réduite à des refuges sommitaux de *Podarcis hispanica* et *Psammodromus blanci*. Le couvert végétal plus ou moins dense et discontinu (pinèdes, broussailles, touffes herbacées...) offre un large éventail d'habitats auxquels sont inféodés les Lacertidés (Nouira & Blanc 2003).

À l'extrémité sud-ouest de la Dorsale, caractérisée par les reliefs les plus élevés de Tunisie (culminant à 1 545 m), l'organisation taxonomique et fonctionnelle du peuplement du secteur L ne diffère du cas précédent que par l'absence, en raison de ses exigences climatiques hydrophiles, de *Psammodromus blanci*.

Les Dhahars septentrionaux et centraux (S et T) hébergent 7 espèces, si l'on néglige la

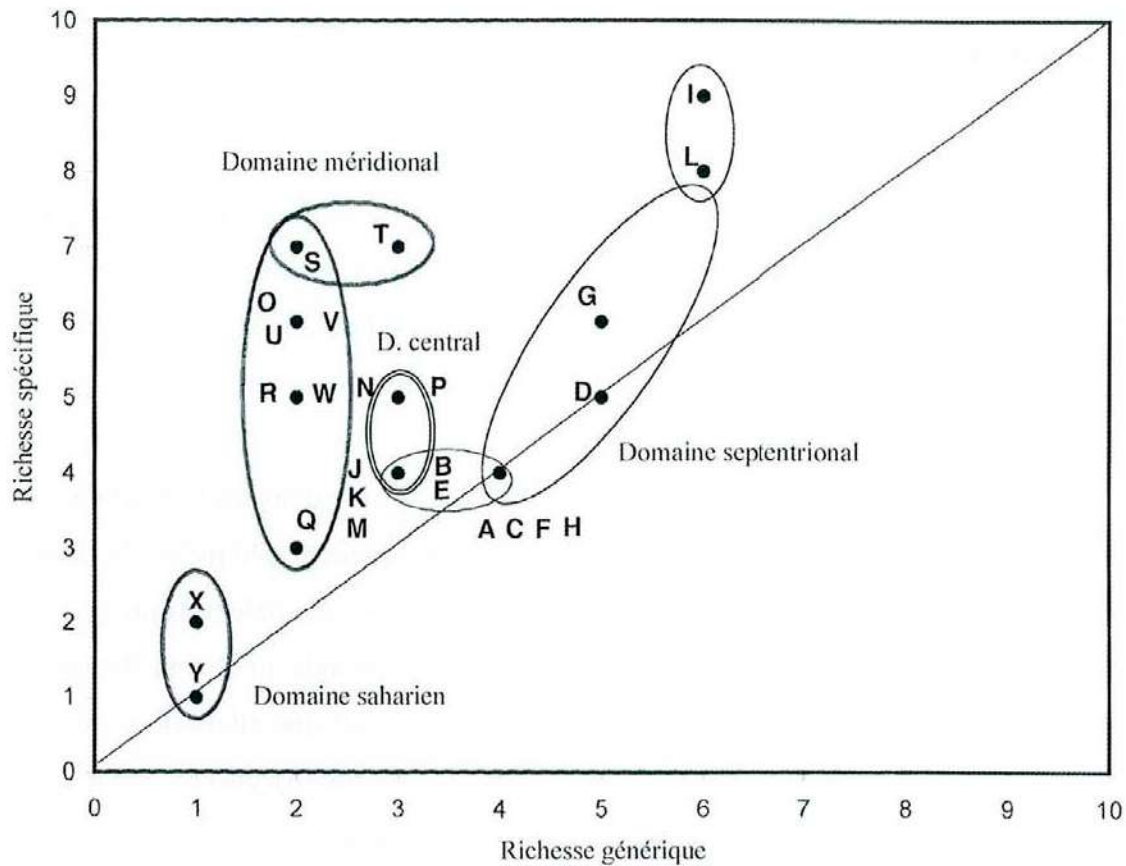


Figure 6 : Relation richesses spécifiques/richesses génériques dans les 25 secteurs. A-Y: voir fig. 1.

Figure 6: Relation Species/Generic richness in the 25 sectors. A-Y see fig. 1.

présence d'*Ophisops occidentalis* dans une enclave bioclimatique du secteur T. Les deux seuls genres présents, *Mesalina* et *Acanthodactylus*, comptent respectivement 2 et 4 ou 5 espèces. Dans ce cas encore, la richesse spécifique apparaît corrélative de la présence de reliefs atteignant 600 à 700 m.

L'organisation fonctionnelle de cette biocénose est, comme dans le cas du secteur I (voir fig. 5), illustrée par la diversité des tailles corporelles, donc des proies accessibles, et par des adaptations éco-éthologiques, notamment édaphiques. Ainsi, *Mesalina guttulata* se réserve les dalles rocheuses et les sols pierreux ; *M. olivieri* se cantonne aux sols moins indurés et, dans le secteur S, *Acanthodactylus longipes* colonise les zones de sables vifs.

Quatre régions possèdent 6 espèces de Lacertidés : le Cap-Bon (G), les Basses Plaines méridionales occidentales (O), la Djefara méridionale (U) et l'Ouâara (V). La composition de la faune des trois dernières est identique à celle des Dhahars centraux, à l'exception d'*Ophisops occidentalis* dont nous avons vu qu'il est limité sur l'un de ceux-ci à une popula-

tion relictuelle enclavée. Cette identité, malgré l'éloignement du secteur O, traduit l'importance, d'une part, des reliefs (900 m près de Tamerza) et, d'autre part, des conditions climatiques arides.

La biocénose des Lacertidés du Cap-Bon est bien différente avec la répartition de ses 6 espèces en 5 genres. Trois d'entre elles ont une distribution limitée au nord de la Tunisie ; les trois autres trouvent dans le Cap-Bon la limite septentrionale de leur vaste extension dans la partie centrale du pays. L'existence de reliefs de plus de 400 m apparaît, ici encore, un facteur favorable au maintien de cette diversité.

On notera, en particulier, l'absence d'effet de péninsule puisque le Cap-Bon constitue, au contraire, un îlot de biodiversité élevée attendant à la région des Djebels Ressas et Zaghouan, encore plus accidentée donc, a priori, plus propice à l'établissement d'une riche communauté.

La réduction de la richesse spécifique des autres communautés est due, au nord, à l'absence des taxons à distribution centre et sud tunisiens et au sud-est de la Dorsale à l'absence des taxons d'affinités paléarctiques.

La pauvreté taxonomique des zones côtières de Tunisie du Nord, du Sahel, de Sfax et dans le Kairouanais s'explique davantage par les limites d'extension des composantes de la faune des Lacertidés que par une faiblesse des reliefs (près de 300 m sur la côte nord) ou par une homogénéité ou une dégradation anthropique, assortie d'une fragmentation plus intense des habitats.

Les régions du Chott El Rharsa et l'extrême-Sud représentent, avec 3, 2, puis 1 seule espèce, les étapes ultimes de l'appauvrissement en Lacertidés, lié à l'homogénéité des substrats et à la péjoration du bioclimat saharien inférieur, corrélative de la raréfaction des ressources trophiques.

IV. DISCUSSION

L'ensemble des données exposées ci-dessus permettent de préciser la nature des facteurs à même d'expliquer les variations de la biodiversité spécifique des Lacertidés.

A. Facteurs de variation de la diversité spécifique

Analysée à l'échelle des 25 régions naturelles, la biodiversité en Lacertidés de la Tunisie s'explique par l'action conjuguée de facteurs variés parmi lesquels, notamment, les facteurs climatiques et les facteurs adaptatifs biologiques et éco-éthologiques.

Le rôle des facteurs climatiques est particulièrement net pour expliquer l'existence d'enclaves bioclimatiques : enclaves du sub-humide dans le semi-aride inférieur et l'aride supérieur sur les hauts sommets de la Dorsale pour *Psammodromus blanci* et *Podarcis hispanica* ; enclave de l'aride supérieur dans l'aride inférieur près de Beni-Khédache pour *Ophisops occidentalis*. Ces enclaves traduisent les réajustements d'aires de distribution en relation avec les variations climatiques passées. Le climat drastique de l'extrême-sud réduit la biodiversité à 1 ou 2 espèces sahariennes spécialisées.

La présence d'accidents orographiques induit des gradients bioclimatiques liés aux dénivellations et nous avons vu que les régions les plus riches offrent des reliefs accusés. Cependant, concernant les Lacertidés, il est remarquable que l'axe des biodiversités élevées ne suive pas la Dorsale, de direction SSE-ONO : il lui est approximativement orthogonal. Néanmoins, son extrémité nord, près de la frontière algérienne, qui accuse avec 8 et 9 espèces la biodiversité maximale, englobe la partie la plus haute de cette Dorsale.

Les facteurs adaptatifs à l'environnement climatique tiennent à l'origine et à l'évolution phylogénétique des composantes de la faune. Globalement, la faune des Lacertidés est plus diversifiée dans le semi-aride, en particulier dans les sous-étages supérieur et moyen. Cette richesse tient à la superposition des taxons d'origine paléarctique limités dans leur extension vers le sud aux variantes à hivers frais, notamment d'altitude, du semi-aride inférieur (voir tab. I) et de taxons d'origine saharo-sindienne dont 3 espèces atteignent le sub-humide à hivers chauds et doux. À ces taxons d'origine exogène s'ajoutent des espèces endémiques qui se sont différenciées soit en Tunisie (*A. mechriguensis*) soit au Maghreb (espèces MEM).

Le rapport $r = R_s/R_g$ entre les richesses spécifiques (R_s) et génériques (R_g) augmente sensiblement (fig. 6) du domaine septentrional ($r = 1,2$) au domaine central ($r = 1,5$) puis au domaine méridional ($r = 2,6$). Cette augmentation traduit à la fois une sélection des taxons de rang générique et une cladogenèse active dans ceux qui sont les plus adaptés à l'aridité. Ainsi, dans le genre *Acanthodactylus*, des espèces nombreuses se sont-elles différenciées sous l'effet de conditions contraignantes du milieu. On constate en effet que, à l'opposé des trois autres, le domaine septentrional est caractérisé par une dispersion élevée des richesses spécifiques et surtout génériques de ses secteurs A à L malgré la faiblesse de leurs rapports r visualisable par la distance à la diagonale [(0 ; 0) - (7 ; 7)] des points A-L. Ensuite, dans le domaine saharien ($r = 1,5$), on assiste à une sélection des espèces les plus spécialisées aux conditions extrêmes du saharien inférieur.

Le rôle des facteurs adaptatifs à l'environnement édaphique est mis en évidence par l'exclusion compétitive pour l'habitat. Dans le sud, *A. longipes* est la seule espèce à peupler les vastes étendues de sables vifs dans lesquels elle s'abrite, sans édifier de terrier dans ce substrat dépourvu de cohésion. De même, tout au long des plages de Tunisie méridionale, centrale et septentrionale, on observe une succession, liée à leur exclusion compétitive, de 4 espèces d'Acanthodactyles, respectivement : *Acanthodactylus maculatus*, *A. boskianus*, *A. blanci*, puis *A. mechriguensis*.

En revanche, une exclusion compétitive n'est pas toujours perceptible à une échelle régionale : nous avons rapporté ci-dessus le cas des deux espèces allotopiques du g. *Mesalina*, *M. olivieri* inféodé aux substrats assez meubles et *M. guttulata* aux sols pierreux, lorsque, sur une large partie de leur aire, elles sont sympatriques.

V. CONCLUSION

L'étude de l'organisation spatiale et des modalités de la mise en place du peuplement en Lacertidés de la Tunisie permet une analyse critique des facteurs environnementaux susceptibles d'affecter à court et moyen terme la biodiversité de cette composante faunistique.

L'installation puis l'extension du Sahara a repoussé les populations de Lacertidés dans les zones subdésertiques limitrophes. L'ensablement progressif de plusieurs régions de Tunisie méridionale, notamment sous l'effet de l'action éolienne, constitue une réelle menace pour diverses espèces (*Acanthodactylus boskianus*, *Mesalina guttulata*, ...) par modification édaphique du milieu. Les oasis constituent, toutefois, des lieux de refuge pour les populations méridionales de diverses espèces.

Les deux espèces les plus menacées, aussi bien par le réchauffement global de la planète que par la dégradation de leurs biotopes naturels, sont *Podarcis hispanica* et surtout *Psammotromus blanci* qui est particulièrement vulnérable car il est le plus inféodé aux variantes bioclimatiques à hivers tempérés et frais d'altitude. Ses populations tunisiennes sont vouées à l'extinction, vraisemblablement, avant toute autre espèce de lézard de ce pays.

VI. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Alimen H. 1978 - Évolution du climat et des civilisations depuis 40 000 ans au nord et au sud du Sahara occidental. (Premières conceptions confrontées aux données récentes). *Bull. Assoc. fr. Etud. Quat.*, 4 : 215-227.

- Blanc Ch. P. 1978-a - Notes sur les Reptiles de Tunisie : I. Contribution à l'étude des genres *Ophisops* Mén., 1832 et *Psammodromus* Fitz., 1826 (Reptilia : Lacertidae). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103 (2) : 143-154.
- Blanc Ch. P. 1978-b - Observations sur *Lacerta hispanica* et *L. lepida* en Tunisie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103 (4) : 504-506.
- Blanc Ch. P. 1980-a - Notes sur les Reptiles de Tunisie : IV. Observations sur la morphologie et les biotopes des *Mesalina* (Reptilia : Lacertidae). *C. R. Soc. Biogéogr.*, Paris, 56 (491) : 53-61.
- Blanc Ch. P. 1980-b - Studies of the *Acanthodactylus* of Tunisia. IV. Geographic distribution and habitats. *J. Herpetol.*, 14 (4) : 391-398.
- Chirio L. & Blanc Ch. P. 1993 - Existence in parapatry of two species of *Ophisops* in Algeria (Aurès): Zoogeographical implications. *Amphibia-Reptilia*, 14 : 341-347.
- Böhme W. & Corti C. 1993 - Zoogeography of the lacertid lizards of the western Mediterranean basin. In: Lacertids of the Mediterranean region, Valakos E. *et al.* (ed.). Hellenic Zoological Society, p. 17-33.
- Bons J. 1967 - Recherches sur la biogéographie et la biologie des Amphibiens et Reptiles du Maroc. Thèse Doc. État, Fac. Sci. Montpellier, 321 p.
- Bons J. 1973 - Herpétologie marocaine. II. Origine, évolution et particularités du peuplement du Maroc. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 53 : 62-110.
- Burollet P. F., Petit-Maire N., Ballais J. L., Fontugne M., Rosso J. C. & Lazaar A. 1992 - Évolution du Sahara tunisien au pléistocène récent et à l'holocène. Actes du 116^e congrès national des sociétés savantes, Déserts : passé, présent, futur. Éditions CTHS, Paris : 23-29.
- Busack S. D. 1977 - Zoogeography of Amphibians and Reptiles in Cadiz province, Spain. *Ann. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 46 : 285-316.
- Busack S. D. 1986 - Biogeographic analysis of the herpetofauna separated of the formation of the strait of Gibraltar. *Natl Geogr. Res.*, 2 (1) : 17-36.
- Busack S. D. 1987 - Morphological and biochemical differentiation in Spanish and Moroccan populations of the lizard, *Lacerta lepida*. *J. Herpetol.*, 21 (4) : 277-284.
- Gounot M., Le Houérou H.N. & Le Floc'h E. 1990 - Carte bioclimatique de la Tunisie (1/100 000). CEPE Montpellier & Labo. Biol. Vég. Fac. Sci. Tunis.
- Harris D.J., Arnold E.N. & Thomas R.H. 1998 - Relationships of lacertid lizards (Reptilia : Lacertidae) estimated from mitochondrial DNA sequences and morphology. *Proc. R. Soc. Lond.*, B 265 : 1939-1948.
- Harris D.J., Carranza S., Arnold E.N., Pinho C. & Ferrand N. 2002 - Complex biogeographical distribution of genetic variation within *Podarcis* wall lizards across the Strait of Gibraltar. *J. Biogeogr.*, 29 : 1257-1262.
- Le Houérou H. N. 1989 - Carte des régions naturelles de la Tunisie. In: Essai de synthèse sur la végétation et la phyto-écologie tunisiennes. I. Éléments de botanique et phytoécologie. Nabli M.A. (ed.). Publ. Fac. Sci., Tunis.
- Nouira S. 1996 - Systématique, écologie et biogéographie évolutive des Lacertidae (Reptilia, Sauria). Importance dans l'herpétofaune tunisienne. Thèse Doc. État, Fac. Sci. Tunis, 345 p.
- Nouira S. & Blanc Ch. P. 2003. - Distribution spatiale des Lacertidae (Sauria, Reptilia) en Tunisie ; caractéristiques des biotopes et rôle des facteurs écologiques. *Écol. Mediterr.*, 29 (1) : 71-86.
- Oliverio M., Bologna M.A. & Mariottini, P. 2000 - Molecular biogeography of the Mediterranean

lizards *Podarcis* Wagler, 1830 and *Teira* Gray, 1838 (Reptilia, Lacertidae). *J. Biogeogr.*, 27 : 1403-1420.

Olmo E., Odierna G. & Capriglione T. 1993 - The karyology of Mediterranean lacertid lizards. *In: Lacertids of the Mediterranean region*, Valakos E. *et al.* (ed.). Hellenic Zoological Society, p. 61-84.

Pomerol Ch. 1973 - Stratigraphie et Paléogéographie. Ère cénozoïque. Doin, Paris.

Schleich H.H., Kastle W. & Kabisch K. 1996 - Amphibians and reptiles of North-Africa. Koeltz, Koenigstein, 630 p.

Sqalli Houssaini H. 1991 - Systématique et biogéographie évolutive du complexe *Acanthodactylus erythrurus* (Reptilia, Lacertidae). Thèse Doc. NR, Univ. Marseille I, 191 p.

Valakos E.D., Böhme W., Perez-Mellado V. & Maragou P. 1993 - Lacertids of the Mediterranean region. *Hell. Zool. Soc. Athens*, 281 p.

Veith M., Mayer C., Samraoui B., Donaire Barroso D. & Bogaerts S. 2004 - From Europe to Africa and vice-versa: Evidence for multiple intercontinental dispersal in ribbed salamanders (Genus *Pleurodeles*). *J. Biogeogr.*, 31 : 159-171.

manuscrit accepté le 21 janvier 2004

Annexe 1 : Liste et localisation géographique des stations de capture des Lacertidés.

Appendix 1: List and location of Lacertid catching stations.

N°	Toponyme	Latitude Nord	Longitude Est
1	Oued M'hibess	37° 15'	9° 24'
2	Cap-Serrat	37° 13'	9° 12'
3	Sidi Mechrig	37° 09'	9° 05'
4	Sejnane	37° 02'	9° 15'
5	Dj. Tabouna	36° 58'	9° 16'
6	Ouechtata	36° 57'	9° 02'
7	Oued Béja	36° 43'	9° 13'
8	Oued El Kébir N. Babouche	36° 56'	8° 44'
9	Aïn Draham - Col des Ruines	36° 47'	8° 41'
10	Hammam Bourguiba	36° 50'	8° 42'
11	Dj. Rorra	36° 36'	8° 23'
12	Aïn Soltane	36° 33'	8° 25'
13	Ghar Dimaou	36° 27'	8° 26'
14	Oued Mellègue N. Nebbeur	36° 22'	8° 46'
15	Sakit Sidi Youssef	36° 13'	8° 21'
16	Oued Ermal	36° 07'	8° 39'
17	3 km S.E. du Kef	36° 09'	8° 44'
18	El Krib	36° 20'	9° 08'
19	Dougga	36° 25'	9° 13'
20	Dj. Chetlou	36° 24'	9° 22'
21	Testour	36° 33'	9° 27'

N°	Toponyme	Latitude Nord	Longitude Est
22	Dj. Srina, 10 km N.O. Mejez El Bab	36° 42'	9° 32'
23	Dj. Lansarine	36° 49'	9° 43'
24	Ichkeul	37° 08'	9° 40'
25	Plage Errimel, Bizerte	37° 16'	9° 53'
26	Rafraf	37° 12'	10° 12'
27	Ghar El Melh	37° 10'	10° 11'
28	Oued Mabtough	37° 03'	10° 03'
29	Plage Raoued	36° 57'	10° 15'
30	Gammarth	36° 55'	10° 18'
31	Piémont E. du Dj. Nahli, Ariana	36° 54'	10° 11'
32	La Goulette	36° 49'	10° 18'
33	Campus Universitaire, Tunis Belvédère	36° 49'	10° 11'
34	Tunis Dj. Jeloud	36° 46'	10° 12'
35	Mégrine	36° 46'	10° 14'
36	Zembra	37° 07'	10° 48'
37	Zembretta	37° 06'	10° 52'
38	El Haouaria	37° 03'	11° 00'
39	Plage El Mansoura, Kélibia	36° 51'	11° 07'
40	Tazerka	36° 53'	10° 51'
41	Nabeul	36° 27'	10° 44'
42	Dj. Korbous	36° 48'	10° 35'
43	Oued Bézérig	36° 44'	10° 34'
44	Menzel Bouzalfa	36° 41'	10° 36'
45	Grambalia	36° 36'	10° 30'
46	Dj. Ressay	36° 37'	10° 21'
47	Dj. Zit	36° 28'	10° 19'
48	Oudna	36° 37'	10° 11'
49	Aqueduc romain route El Fahs	36° 34'	10° 06'
50	Dj. El Oust	36° 33'	10° 04'
51	Bir M'chargua	36° 30'	9° 57'
52	Oued Méliane	36° 28'	9° 59'
53	Dj. Zaghouane	36° 22'	10° 07'
54	Plage Salloum, E. Bouficha	36° 18'	10° 30'
55	Saouaf	36° 12'	10° 09'
56	El Fahs	36° 23'	9° 54'
57	Dj. Mansour	36° 14'	9° 42'
58	Oum Labouab	36° 10'	9° 46'
59	Dj. Bargou	36° 03'	9° 37'
60	Séliana	36° 05'	9° 22'
61	Kesra	35° 48'	9° 21'
62	Dj. Souk El Jomaa, N.O. Makthar	35° 52'	9° 05'
63	5 km S. Makthar	35° 48'	9° 13'

N°	Toponyme	Latitude Nord	Longitude Est
64	Tajerouine	35° 53'	8° 33'
65	Djerissa	35° 50'	8° 38'
66	Kalâat Sénane	35° 45'	8° 20'
67	Table de Jugurtha	35° 44'	8° 23'
68	Haïdra	35° 34'	8° 27'
69	Dj. Lajred	35° 28'	8° 33'
70	Dj. Bérimo	35° 27'	8° 39'
71	Rouhia	35° 39'	9° 03'
72	Jedeliène	35° 34'	9° 04'
73	Plaine et Dj. Oum Djeddour	35° 34'	9° 03'
74	Sbiba	35° 42'	9° 05'
75	Kef Soltane	35° 33'	8° 59'
76	Dj. Tioucha	35° 27'	9° 02'
77	Sousse Erriyadh	35° 49'	10° 38'
78	Zaouiet-Sousse	35° 47'	10° 37'
79	Sebkhet El Kalbia	35° 52'	10° 14'
80	16 km N. O. Kairouan	35° 46'	10° 00'
81	5 km N. Kairouan	35° 48'	10° 07'
82	Sidi Amor El Knani	35° 36'	10° 05'
83	Dj. Oueslett	35° 48'	9° 42'
84	Oued Merguellil	35° 38'	10° 05'
85	Oued Zéroud	35° 33'	10° 04'
86	Nasrallah	35° 21'	9° 49'
87	Dj. Echrahil	35° 23'	9° 50'
88	Sebkha El Bahira N. Sidi Khlif	35° 12'	9° 46'
89	Dj. Sidi Khlif	35° 07'	9° 42'
90	Dj. Nara	35° 17'	9° 42'
91	Oued El Foul	35° 23'	9° 31'
92	Hajeb El Ayoun	35° 24'	9° 33'
93	PK 36 Hajeb - Sbeitla	35° 22'	9° 26'
94	PK 25 Hajeb - Sbeitla	35° 20'	9° 18'
95	Sbeitla	35° 14'	9° 07'
96	Jelma	35° 16'	9° 25'
97	15 km N.O. Sidi Bouzid	35° 08'	9° 22'
98	Plaine et Dj. Semmama	35° 19'	8° 47'
99	Garâat Lâatach	35° 15'	9° 52'
100	Kasserine	35° 10'	8° 49'
101	Dj. Châambi	35° 11'	8° 42'
102	Aïn Bouderiès	35° 19'	8° 29'
103	Sahraoui	35° 11'	8° 27'
104	Henchir Kousset	35° 08'	8° 26'
105	Bouchebka	35° 10'	8° 26'

N°	Toponyme	Latitude Nord	Longitude Est
106	Darneia - Dj. Tamismida	35° 07'	8° 31'
107	Kcham El Kalb	35° 06'	8° 38'
108	Télépte	35° 59'	8° 36'
109	Henchir Touil	34° 57'	8° 41'
110	Henchir El Gourbaj	34° 57'	8° 48'
111	Henchir El Kanon	34° 57'	8° 54'
112	Henchir Aïn Lalla	34° 46'	8° 51'
113	Dj. Sidi Aïch	34° 47'	8° 52'
114	Plaine de Sidi Aïch	34° 43'	8° 47'
115	Majen Bel Abbès	34° 45'	8° 32'
116	Oum Leksab	34° 44'	8° 19'
117	Kerkennah	34° 43'	11° 14'
118	Agareb	34° 44'	10° 31'
119	Plage Chaffar - Mahrès	34° 31'	10° 30'
120	10 km S.O. Mahrès, piste Graïba	34° 30'	10° 24'
121	Mi-chemin Graïba - Chaâl	34° 30'	10° 16'
122	Graïba	34° 30'	10° 13'
123	Hachichina	34° 25'	10° 10'
124	3 km N. Skhira	34° 16'	10° 05'
125	Oued Leben, N. Meknassy	34° 38'	9° 37'
126	Dj. Bouhedma	34° 29'	9° 37'
127	Henchir Souatir	34° 31'	8° 22'
128	Moularès	34° 28'	8° 16'
129	Mi-chemin Tamerza - Moularès	34° 27'	8° 08'
130	Tamerza	34° 22'	7° 57'
131	Midès	34° 23'	7° 55'
132	Chébika	34° 19'	7° 55'
133	15 km E. Tamerza, route Redeyef	34° 25'	8° 05'
134	Redeyef	34° 23'	8° 09'
135	Ras El Aïn	34° 19'	8° 20'
136	Gorges de l'Oued Thèlja	34° 18'	8° 21'
137	Thèlja	34° 17'	8° 21'
138	Métlaoui	34° 19'	8° 24'
139	Kef Echfaïr	34° 23'	8° 28'
140	Dj. Stah	34° 26'	8° 33'
141	Oued El Magroun	34° 19'	8° 37'
142	10 km S.O. Gafsa, route de Tozeur	34° 22'	8° 11'
143	Entrée Gafsa, route de Tunis	34° 25'	8° 47'
144	Oued Sned 19 km E. Gafsa, vers Meknassy	34° 28'	9° 16'
145	Dj. Orbata	34° 22'	9° 03'
146	7 km S.E. El Guettar	34° 16'	9° 01'
147	PK 49 Gabès - Gafsa, flanc S. Dj. El Kir	34° 17'	9° 29'

N°	Toponyme	Latitude Nord	Longitude Est
148	El Fejej	34° 03'	9° 44'
149	Dj. Tebaga-Fetnassa	34° 05'	9° 52'
150	Entrée Gabès, route de Tunis	33° 52'	10° 07'
151	7 km O. Gabès	33° 53'	10° 01'
152	15 km O. Gabès	33° 53'	9° 56'
153	Chénini de Gabès	33° 52'	10° 04'
154	Dj. Zemlet	33° 49'	9° 56'
155	Téboulbou	33° 51'	10° 07'
156	5 km S. Téoulbou	33° 48'	10° 10'
157	Kettana	33° 46'	10° 12'
158	Mareth	33° 38'	10° 18'
159	Oued Zitoun, S. Mareth	33° 36'	10° 19'
160	Djerba	33° 48'	10° 53'
161	Pont de Gouifla, oued El Malah	34° 09'	8° 17'
162	Kriz	34° 04'	8° 15'
163	Dégache	33° 59'	8° 13'
164	5 km N. Tozeur	33° 58'	8° 09'
165	Oasis Tozeur	33° 55'	8° 07'
166	12 km N.E. Nefta	33° 48'	8° 02'
167	10 km S.O. Nefta	33° 52'	7° 46'
168	Hazoua	33° 48'	7° 35'
169	5 km S.E. Hazoua	33° 45'	7° 37'
170	10 km S.E. Hazoua	33° 42'	7° 40'
171	Bir Roumia	33° 25'	7° 54'
172	Garaât El Alia	33° 33'	8° 04'
173	Réjim Maâtoug	33° 19'	8° 02'
174	Bir El Halma	33° 14'	7° 58'
175	Margueb Mohamed	33° 13'	7° 58'
176	Bir Zouita	33° 19'	8° 08'
177	2 km N. Shane El Mahdess	33° 10'	8° 28'
178	Bir El Aïn, chott Sif Ouknass	33° 08'	8° 32'
179	Shane El Mahdess	33° 08'	8° 28'
180	Bir Touilet Ben Hasna	33° 04'	8° 32'
181	Débabcha-Fetnassa	33° 46'	8° 45'
182	Negga-Tombar	33° 44'	8° 52'
183	Kébili - Bazma	33° 41'	9° 01'
184	Jemna	33° 34'	9° 00'
185	Oued Dzou	33° 34'	9° 10'
186	Bir Agreb	33° 37'	9° 16'
187	Dj. Tebaga - S. Saïdane	33° 40'	9° 28'
188	Dj. Aziza	33° 47'	9° 39'
189	Tamezret	33° 33'	9° 52'

N°	Toponyme	Latitude Nord	Longitude Est
190	Bir Rhézène	33° 31'	9° 28'
191	Mazouzia Garâat Ettbal	33° 29'	9° 29'
192	5 km N. Douz	33° 30'	9° 02'
193	Zâafrane	33° 26'	8° 55'
194	Rdima	33° 26'	8° 50'
195	Sabria	33° 21'	8° 45'
196	Bir Miizil	33° 24'	9° 12'
197	El Berga	33° 12'	9° 07'
198	Dharet El Gaïed	33° 08'	9° 03'
199	Kcham El Maâgal	33° 08'	9° 10'
200	El Naïma, 76 km S. Kébili	33° 06'	9° 05'
201	Dj. Jebil - Sih Lakbach	33° 08'	9° 08'
202	Bir Belhbale - Bir Zoumil	33° 29'	9° 37'
203	Bir Soltane	33° 17'	9° 43'
204	Oued El Hallouf près Ksar Tarcine	33° 13'	9° 47'
205	Ksar Ghilane	33° 00'	9° 37'
206	5 km S. Ksar Ghilane	32° 58'	9° 39'
207	23 km S. Ksar Ghilane	32° 48'	9° 42'
208	Beni Khédache	33° 16'	10° 11'
209	Oued El Krecheb, 7 km de Bénini	33° 08'	10° 09'
210	Falaises Mednine - Beni Khédache	33° 16'	10° 17'
211	9 km S. Mednine	33° 17'	10° 29'
212	Chahbaniya	33° 16'	10° 50'
213	Ksar Hedada	33° 07'	10° 16'
214	Ghomrassen	33° 03'	10° 20'
215	Cheraf, S. Ghomrassen	33° 01'	10° 21'
216	Guermassa	32° 58'	10° 15'
217	Tlallet	32° 59'	10° 22'
218	5 km N.E. Tatahouine	32° 58'	10° 28'
219	Entrée de Tatahouine	32° 57'	10° 26'
220	Chénini de Tatahouine	32° 55'	10° 16'
221	Dj. Rehach, 9 km S. Kirchaou	32° 57'	10° 47'
222	Taguelmit	32° 58'	11° 24'
223	7 km O. Beni Mehri	32° 52'	10° 47'
224	3 km O. Beni Mehri	32° 52'	10° 48'
225	Croisement des pistes : Ksars Ouled Aoun, Cherchara et El Morra	32° 52'	10° 59'
226	6 km de Ksar Ouled Aoun et 14 km O. Ksar El Morra	32° 51'	10° 57'
227	S.E. Sebkhel El Krialate direction Bir Oum El Hebel	32° 44'	10° 58'
228	PK 65 Tatahouine-Remada	32° 50'	10° 27'

N°	Toponyme	Latitude Nord	Longitude Est
229	4 km S. Douiret	32° 51'	10° 17'
230	16 km S. Douiret	32° 50'	10° 15'
231	Croisement des pistes de Ksar Ghilane, Guermassa et Bir Chehaba	32° 52'	10° 04'
232	Bir El Rey	32° 39'	10° 28'
233	Oued Dekouk	32° 37'	10° 18'
234	1 à 5 km sur la piste de Bir Amir	32° 36'	10° 11'
235	20 km S.O. Bir Amir	32° 32'	9° 59'
236	Erg El Miit	32° 27'	10° 40'
237	PK 23 Tatahouine - Remada	32° 28'	10° 16'
238	15 km N. Remada	32° 27'	10° 17'
239	Oued Semna	32° 23'	10° 29'
240	Dj. Nador - Oum Sedir	32° 17'	10° 14'
241	Oued Oum Souigh, 18 km E. Remada	32° 16'	10° 36'
242	Oum Souigh	32° 17'	10° 34'
243	Oued Nekrif	32° 17'	10° 30'
244	Dj. Nekrif	32° 13'	10° 25'
245	PK 13 Remada-Dhibet	32° 11'	10° 30'
246	Bir Maghni	32° 12'	10° 42'
247	5 km N. Dhibet	32° 02'	10° 40'
248	Dj. Zougar	31° 56'	10° 17'
249	Borj Bourguiba	32° 12'	10° 02'
250	Krechem Erramla	32° 22'	9° 29'
251	Oued Guecira, 34 km O. Borj Bourguiba	32° 16'	9° 43'
252	Ras El Abiod, 16 km S. Borj Bourguiba	32° 10'	10° 03'
253	Oued Tfourent, 20 km S. Borj Bourguiba	32° 02'	10° 02'
254	Alou Essyour	31° 57'	9° 40'
255	Erg Jenein	31° 43'	9° 56'
256	Garaât El Khil	31° 41'	9° 52'
257	Oued Jenein	31° 34'	9° 35'
258	El Borma	31° 40'	9° 07'
259	Erg El Borma	31° 33'	9° 16'
260	Tiaret	30° 53'	10° 10'
261	Oued Mechiguig	30° 49'	10° 08'
262	Aïn Tiaret	30° 48'	10° 07'
263	Guelb El Anz	30° 34'	10° 01'
264	Bab El Azel	30° 28'	9° 54'
265	7 km N. Borj El Khadra	29° 47'	9° 40'

Abréviations : Dj. : Djebel ; N., S., E., O. : points cardinaux.

Les coordonnées géographiques ont été déterminées à partir de la carte routière au 1/500 000 en 3 feuilles du ministère de l'Équipement de Tunisie (1974). Leurs valeurs sont arrondies à la minute la plus proche en prenant en compte nos données de collecte ou d'observation ; à défaut, les coordonnées indiquées sont celles du point culminant des montagnes ou du centre de la région dans le cas des plaines et des plateaux.

Annexe 2 : Regroupement des stations et liste des espèces de Lacertidés par secteur.

Appendix 2: Grouping of stations and Lacertid species list by sector.

Secteur	Stations associées	Espèces présentes
A	1-6	<i>L.p</i> ; <i>P.h</i> ; <i>P.a</i> ; <i>A. me</i>
B	8-12	<i>L.p</i> ; <i>P.h</i> ; <i>P.a</i> ; <i>P.b</i>
C	1-17	<i>L.p</i> ; <i>P.a</i> ; <i>A.bl</i> ; <i>O.o</i>
D	7 et 18-23	<i>L.p</i> ; <i>P.h</i> ; <i>P.a</i> ; <i>A.bl</i> ; <i>O.o</i>
E	24-28	<i>L.p</i> ; <i>P.a</i> ; <i>A.bl</i> ; <i>A. me</i>
F	29-35	<i>L.p</i> ; <i>P.a</i> ; <i>A.bl</i> ; <i>O.o</i>
G	36-45	<i>L.p</i> ; <i>P.a</i> ; <i>A.bl</i> ; <i>O.o</i> ; <i>M.o</i> ; <i>A. ma</i>
H	46-53 et 55-60	<i>L.p</i> ; <i>P.h</i> ; <i>P.a</i> ; <i>O.o</i>
I	61-76	<i>L.p</i> ; <i>P.h</i> ; <i>P.a</i> ; <i>P.b</i> ; <i>O.o</i> ; <i>A.bl</i> ; <i>M.o</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.ma</i>
J	54 et 77-79	<i>M.o</i> ; <i>O.o</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.ma</i>
K	80-97	<i>M.o</i> ; <i>O.o</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.ma</i>
L	98-116	<i>L.p</i> ; <i>P.h</i> ; <i>P.a</i> ; <i>M.o</i> ; <i>O.o</i> ; <i>A.bl</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.ma</i>
M	117-124	<i>M.o</i> ; <i>O.o</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.ma</i>
N	125, 126 et 145-149	<i>M.o</i> ; <i>M.g</i> ; <i>O.o</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.ma</i>
O	127-144	<i>M.o</i> ; <i>M.g</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.ma</i> ; <i>A.d</i> ; <i>A.s</i>
P	150-160	<i>M.o</i> ; <i>M.g</i> ; <i>O.o</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.ma</i>
Q	161-170	<i>M.o</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.d</i>
R	171-185 et 192-201	<i>M.o</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.d</i> ; <i>A.s</i> ; <i>A.l</i>
S	186-191 et 202-207	<i>M.o</i> ; <i>M.g</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.ma</i> ; <i>A.d</i> ; <i>A.s</i> ; <i>A.l</i>
T	208-211 ; 213-220 et 228-235	<i>M.o</i> ; <i>M.g</i> ; <i>O.o</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.ma</i> ; <i>A.d</i> ; <i>A.s</i>
U	212 et 221-227	<i>M.o</i> ; <i>M.g</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.ma</i> ; <i>A.d</i> ; <i>A.s</i>
V	236-248	<i>M.o</i> ; <i>M.g</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.ma</i> ; <i>A.d</i> ; <i>A.s</i>
W	249-259	<i>M.g</i> ; <i>A.bs</i> ; <i>A.ma</i> ; <i>A.d</i> ; <i>A.l</i>
X	260-263	<i>A.d</i> ; <i>A.l</i>
Y	264 et 265	<i>A.l</i>

R.g : richesse générique ; R.s : richesse spécifique.

Code des secteurs : A : Nefza et Mogod ; B : Khémir ; C : Haut Tell septentrional ; D : Amdoun et Béjaoua ; E : Région de Bizerte ; F : Golfe de Tunis ; G : Cap-Bon ; H : Dorsale centrale : région de Zaghuan ; I : Haut Tell méridional et Dorsale occidentale septentrionale ; J : Sahel ; K : Plaine de Kairouan et Basses steppes ; L : Dorsale occidentale méridionale et Hautes steppes ; M : Région de Sfax ; N : Basses plaines méridionales orientales ; O : Basses plaines méridionales occidentales ; P : Djefara septentrionale ; Q : Djérid ; R : Ghérib et Nefzaoua ; S : Dhahars septentrionaux ; T : Monts de Matmata et Dhahars centraux ; U : Djefara méridionale ; V : Ouâara ; W : Grand Erg Oriental ; X : Dhahars méridionaux et Y : Extrême-sud.

Code des espèces : voir texte.