

Structure d'une population subalpine de Lézards vivipares (*Lacerta vivipara* Jacquin, 1787)

L Cavin

Revue Suisse De Zoologie 100:357-371 (1993) <http://biostor.org/reference/115052>



Page images from the Biodiversity Heritage Library, <http://www.biodiversitylibrary.org/>, made available under a Creative Commons Attribution-Noncommercial License <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/>

Structure d'une population subalpine de Lézards vivipares (*Lacerta vivipara* Jacquin, 1787)

Lionel CAVIN

Institut de Zoologie / Case postale 2 / CH-2007 Neuchâtel / Suisse

Structure of a subalpine *Lacerta vivipara* (Jacquin, 1787) population -

The population of *Lacerta vivipara* under study was situated at an approximate altitude of 1430 m in the Berne Foralps. In 1990 and 1991 density was estimated by the capture-recapture method and by visual countings. Between 300 to 500 adults and subadults per hectare were present on a large parts of the area under investigation wich was covered by the Graminae *Calamagrosis varia* but there were less than 100 individuals per hectare on more open area and less than 30 individuals per hectare in a forest.

Mean fecundity was 6.0 for females kept in open air vivaria but this parameter is perhaps less for all the females under natural conditions.

Mean clutch size, mean clutch mass and mean relative clutch mass were related to females'length. Age structure and demographical structure were established by squelettochronological analysis of phalanxes.

Growth of individuals was estimated by analysis of the evolution of the age structure during time.

Key-words: Reptilia - Lacertidae - *Lacerta vivipara* - Ecology - Population

INTRODUCTION

L'aire de répartition très vaste et la grande variabilité des milieux occupés par *Lacerta vivipara* (HEULIN, 1985) font de cette espèce un matériel intéressant pour étudier les variations intraspécifiques des profils démographiques. Les nombreuses études populationnelles du lézard vivipare en Europe (AVERY, 1975a; VAN DAMME *et al.*, 1989, 1990; BAUWENS & VERHEYEN, 1987; STRIJBOSCH & CREEMERS, 1988; PILORGE, 1981; HEULIN, 1985; CLOBERT *et al.*, 1990) rendent possible ces comparaisons. Les résultats présentés ici s'inscrivent dans ce cadre et devraient permettre de confronter les paramètres déterminant la structure d'une population subalpine (densités, reproduction, profil démographique) avec ceux de populations placées dans des

conditions différentes. Nous avons joint à ces résultats des données concernant la croissance des lézards.

On connaît actuellement l'importance de la pression de prédation sur la dynamique des populations de proies et sur leur stratégie adaptative (BARBAULT, 1987). La situation présente offre un exemple d'une population de lézards soumise à une forte pression de prédation exercée notamment par *Vipera aspis* et *V. berus* (MONNEY, sous presse). Il sera tenu compte de cette caractéristique pour proposer une conclusion provisoire à ce travail.

TERRAIN D'ÉTUDE

La zone choisie est située dans l'Oberland bernois (46° N, 7° E) à une altitude comprise entre 1400 et 1600 m. Il s'agit d'un flanc exposé au S-E caractérisé par une succession de pâturages gras (Cynosurion), de prairies humides (Molinion), de coulées d'avalanches et de torrents, de forêts d'épicéas (*Picea abies*) et de bosquets de feuillus (*Alnus incana*, *A. viridis*, *Acer pseudoplatanus*, *Salix sp.* entre autres).

Le site étudié de manière plus intensive (1 ha) couvre un cône de déjection torrentiel. Il est couvert d'une plantation de jeunes épicéas parsemée de nombreuses souches, de petits pierriers et de bosquets. La strate herbacée est dominée par la graminée *Calamagrostis varia*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. DENSITÉ

Nous avons utilisé deux méthodes pour estimer la densité des lézards (BARBAULT, 1981). Les lézards, capturés à la main, sont marqués lors de leur première capture par amputation de phalanges. De plus, la longueur museau-anus (LMA) et le poids sont relevés.

Pour le calcul des densités, la formule de SCHUMACHER & ESCHMEYER (1943) a été utilisée. Elle s'applique à une série d'opérations de captures-recaptures. Cette méthode nous a fourni des valeurs absolues pour la surface homogène de 1 ha.

Les densités dans les autres habitats ont été estimées par la méthode de comptage visuel le long d'un parcours de 3300 mètres et d'une dénivellation de 160 mètres. Il comprend 8 milieux distincts caractérisés par leur faciès floristique:

- 1 - Zone à *Calamagrostis varia*.
- 2 - Zone à *C. varia*.
- 3 - Aulnaie dense et zone à *C. varia*.
- 4 - Molinion et zone à *C. varia*.
- 5 - Zone à *C. varia*.
- 6 - Zone à *C. varia* et *Vaccinium myrtillus* sur sol rocheux.
- 7 - Péciaire.
- 8 - Pâturage envahi d'arbustes et murgiers.

Le parcours de comptage visuel traverse la surface définie pour la méthode de captures-marquages-recaptures (milieu 1), ce qui nous permet de comparer directement les deux types de résultats. La position des observations est reportée sur une carte.

Le circuit complet est parcouru dans une même journée (à l'exception du milieu 8) à une vitesse égale. L'ensemble des tournées couvre toute la période d'activité journalière et saisonnière. Ces tournées nous fournissent des indices d'abondances (nombre d'observations par milieu ramené à un nombre théorique que l'on obtiendrait sur une distance égale à celle du premier milieu). Nous avons ensuite comparé deux à deux tous les milieux pour le test de Mann-Whitney.

2. REPRODUCTION

Des femelles capturées peu avant la parturition sont maintenues séparément et pour quelques jours dans des enclos de plein-air jusqu'à la naissance des juvéniles. Ceci nous permet de déterminer la fécondité moyenne des femelles, l'effort de reproduction (quotient de la perte de poids lors de la parturition par le poids de la femelle post-parturiente (PILORGE, 1981)), la taille et le poids des nouveaux-nés, ainsi que leur sexe suivant le nombre de rangées transversales d'écaillés ventrales (BAUWENS & THOEN, 1982; LECOMTE *et al.*, 1992). Nous avons également cherché à voir s'il existait une corrélation entre le nombre de jeunes (taille de la portée) et la taille (LMA) de la femelle, ainsi qu'entre le poids de la portée et la LMA de la femelle.

3. PROFIL DÉMOGRAPHIQUE

La structure d'âge et la valeur de la sex-ratio au sein de chaque cohorte permet de déterminer le profil démographique d'une population (PILORGE, 1981).

Le dimorphisme sexuel des adultes est bien marqué. Par contre, il est nécessaire de compter le nombre de rangées d'écaillés ventrales des lézards pour déterminer le sexe des juvéniles et des jeunes subadultes (BAUWENS & THOEN, 1982).

Nous avons estimé l'âge des lézards selon deux méthodes:

– Les recaptures et le suivi des subadultes en 1991 nous ont fourni des limites supérieures de taille pour ce groupe juste avant l'hibernation. Cette taille est reprise pour le début de l'année comme limite entre les individus de 2 et 3 ans.

– La squelettochronologie nous a permis d'établir une relation âge-taille pour cette population à un moment donné. Pour une synthèse historique et les applications de cette méthode, on consultera CASTANET (1985, 1986).

Durant les mois d'août et septembre 1990, nous avons prélevé chez 30 individus adultes et subadultes le doigt III de la patte arrière droite pour les coupes histologiques.

La préparation des coupes a été faite selon les techniques classiques de microscopie optique en tenant compte des particularités propres à ce matériel (CASTANET, 1985).

Pour l'application de ces deux méthodes, nous devons poser comme hypothèse que la structure d'âge de la population est stationnaire d'une année à l'autre.

Les taux de natalité âge-spécifique (m_x) pour les femelles de différentes classes d'âge correspondent au nombre moyen de femelles produites par femelles appartenant au groupe d'âge x (BARBAULT, 1981). En considérant une sex-ratio de 1 à la naissance, les taux de natalité âge-spécifique sont égaux aux taux de fécondité âge-spécifique divisé par 2.

Le taux net de reproduction (R_0) est égal à la somme des produits des effectifs par classe d'âge en partant d'un effectif de départ de 1000 (1_x) par les taux de natalité âge-spécifique (m_x). Si la population moyenne est stationnaire, le taux net de reproduction est égal à 1000 (BARBAULT, 1981; PILORGE, 1981).

4. CROISSANCE

Pour calculer les taux de croissance par classe d'âge et par sexe nous avons utilisé la corrélation entre le temps et la taille des individus d'une cohorte donnée. Cette relation exprime l'accroissement de la taille des lézards au cours de la saison d'activité.

RÉSULTATS

1. DENSITÉS

Les opérations de captures-marquages-recaptures ont été effectuées de juillet à septembre 1990 et de mai à septembre 1991 (tableau I). Les différentes périodes considérées pour le calcul des densités ont été fixées en tenant compte des caractéristiques propres à cette méthode (BARBAULT, 1981).

TABLEAU I

Densités obtenues par la méthode de captures-marquages-recaptures.

Sous-populations	Périodes	densités [ind/ha]	limites de confiance à 95% [ind/ha]
subad. + adultes	juil.-sept. 90	297	193-645
subadultes	mars-sept. 91	206	145-361
adultes	mars-mai 91	264	166-644
adultes	juin-sept. 91	198	144-318

Durant les années 1990 et 1991, le parcours complet à l'exception du milieu 8 a été effectué 36 fois. Le milieu 8 a été parcouru 15 fois en 1991. Les tournées se répartissent sur l'ensemble de la saison d'activité et sur l'ensemble de la période d'activité journalière afin de masquer l'influence des éventuelles variations des rythmes d'activité.

Le nombre d'observations et l'indice d'abondance par milieu sont présentés dans le tableau II. Nous obtenons une différence hautement significative entre les indices d'abondances des différents milieux (test de Kruskal-Wallis, $p=0.001$).

TABLEAU II

Nombre d'observations, indice d'abondance et comparaisons des densités entre les milieux 1 à 8 pris deux à deux.

Nombre d'observations	74	85	32	44	69	28	10	21
Indice d'abondance	1	0.71	0.59	0.81	0.59	0.38	0.07	0.22
Numéro du milieu	1	2	3	4	5	6	7	8
1		0.1939	0.0243	0.3285	0.0552	0.0039	0.0001*	0.0008*
2			0.4103	0.5716	0.768	0.0019*	0.0001*	0.0037
3				0.2333	0.1207	0.1487	0.0004*	0.291
4					0.9182	0.009	0.0001*	0.0323
5						0.0062	0.0001*	0.0192
6							0.0057	0.9826
7								0.0005*

*: différence significative (Correction de Bonferroni).

Il ressort de la comparaison entre les milieux pris deux à deux que la densité relative des lézards dans le milieu 7 est significativement différente de celle de tous les autres milieux, à l'exception du milieu 6.

A part cela, seuls les milieux 2 et 6 ainsi que 1 et 8 montrent des indices d'abondances significativement différents.

2. REPRODUCTION

Vingt six femelles gestantes ont été gardées en semi-captivité du 29 juillet au 29 août 1991. Toutes proviennent des environs immédiats du terrain d'étude. Ces femelles ont donné naissance à 148 jeunes dont 4 prématurés sont morts. Pour deux femelles, le nombre exact de jeunes n'est pas connu à la suite d'une évasion.

Dans nos enclos, les femelles gravides perdent généralement du poids avant la mise bas. Pour minimiser ces pertes (moy=1.21% par jour), les cages sont régulièrement arrosées. Vingt-sept pour-cent des femelles ont mué pendant leur captivité, généralement juste avant la parturition. Le poids moyen des femelles juste avant la parturition est de 5.66 g (s=1.63, n=26). Elles sont significativement plus lourdes que l'ensemble des femelles adultes capturées, dont le poids moyen est de 3.67 g (s=0.99, n=136)(p=0.001, t-test). La LMA moyenne est de 61.2 mm (s=4.6, n=21) et est significativement supérieure à la LMA moyenne de l'ensemble des femelles adultes capturées en août 1991 (56.30 mm, s=3.82, n=23)(p=0.001, t-test).

Les nouveaux-nés pèsent 0.2 ± 0.05 g et mesurent entre 19 et 21 mm (LMA). Le nombre de rangées transversales d'écaillés ventrales est non discriminant pour distinguer les mâles adultes des femelles adultes dans 7.8% des cas. En appliquant ce caractère aux juvéniles (les individus dont le sexe n'est pas déterminable sont exclus), la sex-ratio est de 1.13. Elle n'est pas significativement différente de 1 (t-test)(CAVIN, en préparation).

La fécondité moyenne est de 6.0 jeunes par femelle ($s=2.3$, $n=24$; $\text{min}=3$, $\text{max}=11$).

Il y a une corrélation positive entre la taille des femelles et le nombre de leurs descendants (figure 1).

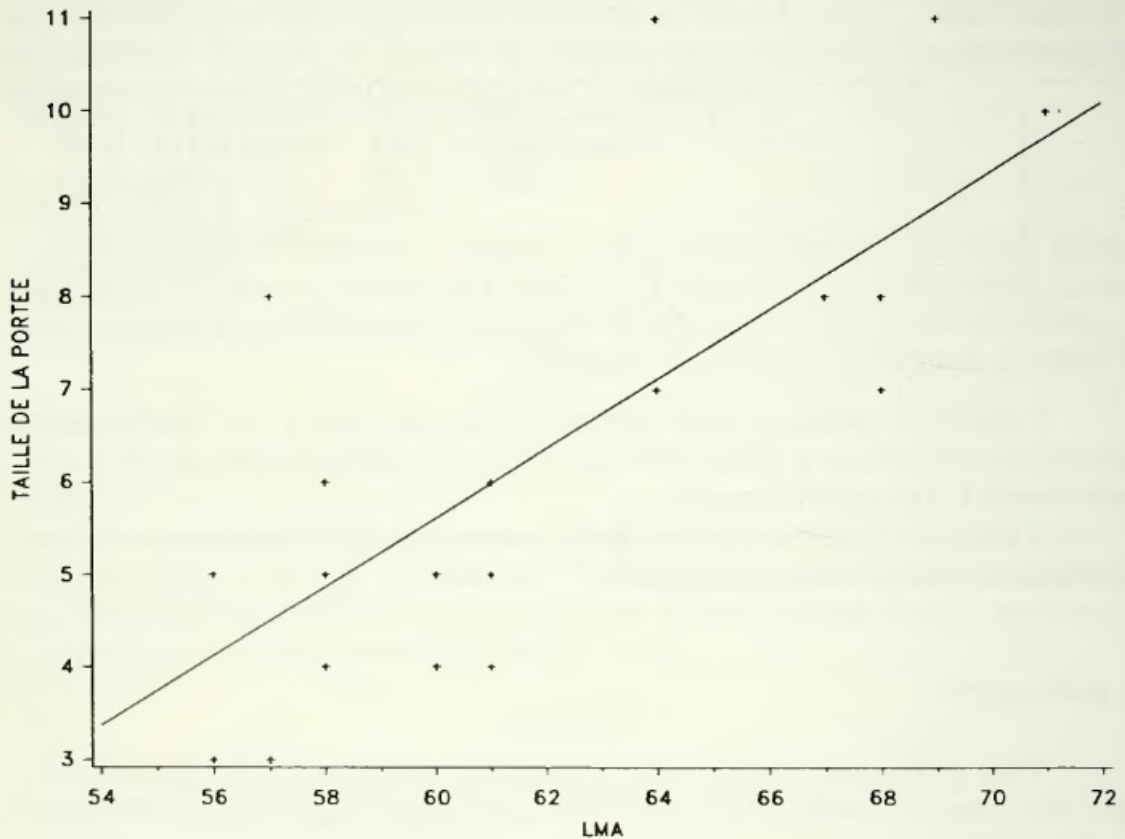


FIG. 1

Régression linéaire de la longueur des femelles en millimètres (LMA) en fonction de la taille des portées en nombre de jeunes. $TP = 0.37 * LMA - 16.80$ ($r = 0.750$, $n = 24$)

En moyenne, le poids de la portée représente 48.97% de la perte totale de poids par la femelle ($n=23$). Il est égal en moyenne à 1.187g ($s=0.43$, $n=23$).

Il existe une corrélation positive entre la longueur des femelles et le poids de leurs portées ($r=0.737$).

L'effort de reproduction moyen est de 70.6% ($n=21$). La corrélation entre l'effort de reproduction et la taille des femelles existe ($r=0.595$) uniquement si l'on retire de l'échantillon les individus dont la queue est manquante.

3. PROFIL DÉMOGRAPHIQUE

La lecture des coupes de phalanges nous a permis de distinguer uniquement deux classes d'âge chez les adultes: les individus âgés de deux ans (2) et ceux âgés de trois ans et plus (3+).

Les limites de taille entre ces deux classes d'âge se situe à la fin du mois d'août et au début du mois de septembre 1990 entre 51 et 53 mm pour les mâles et entre 55 et 58 mm pour les femelles.

Les LMA maximales pour les subadultes capturés sur le terrain avant l'hibernation en 1991 sont de 45 mm pour les mâles et de 48 mm pour les femelles (figures 2 et 3).

Le profil démographique (Figure 4) est basé sur les données de 1991. La proportion d'adultes de 2 et 3+ ans pour chacun des sexes a été établie en comptant le nombre d'individus de part et d'autre du triangle d'incertitude des figures 2 et 3. Les deux femelles capturées très tôt dans la saison d'activité (figure 3) semblent être des sorties particulièrement précoces pour 1991 (certainement pour des raisons climatiques particulières) et n'ont pas été prises en compte.

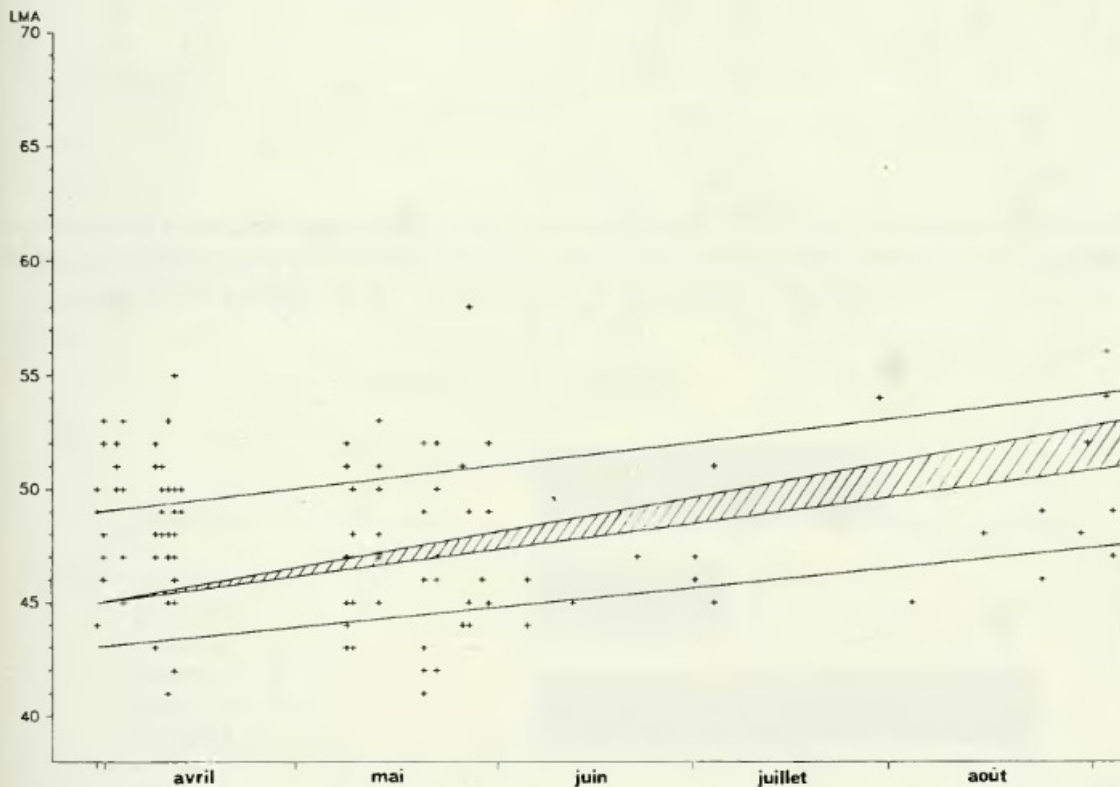


FIG. 2

Longueur museau-anus (LMA) en fonction de la date de capture en 1991 pour les mâles adultes. Distinction des individus de 2 et 3+ ans. La zone hachurée correspond à l'incertitude dans la délimitation de l'âge. Droites de régression au sein de chaque classe d'âge.

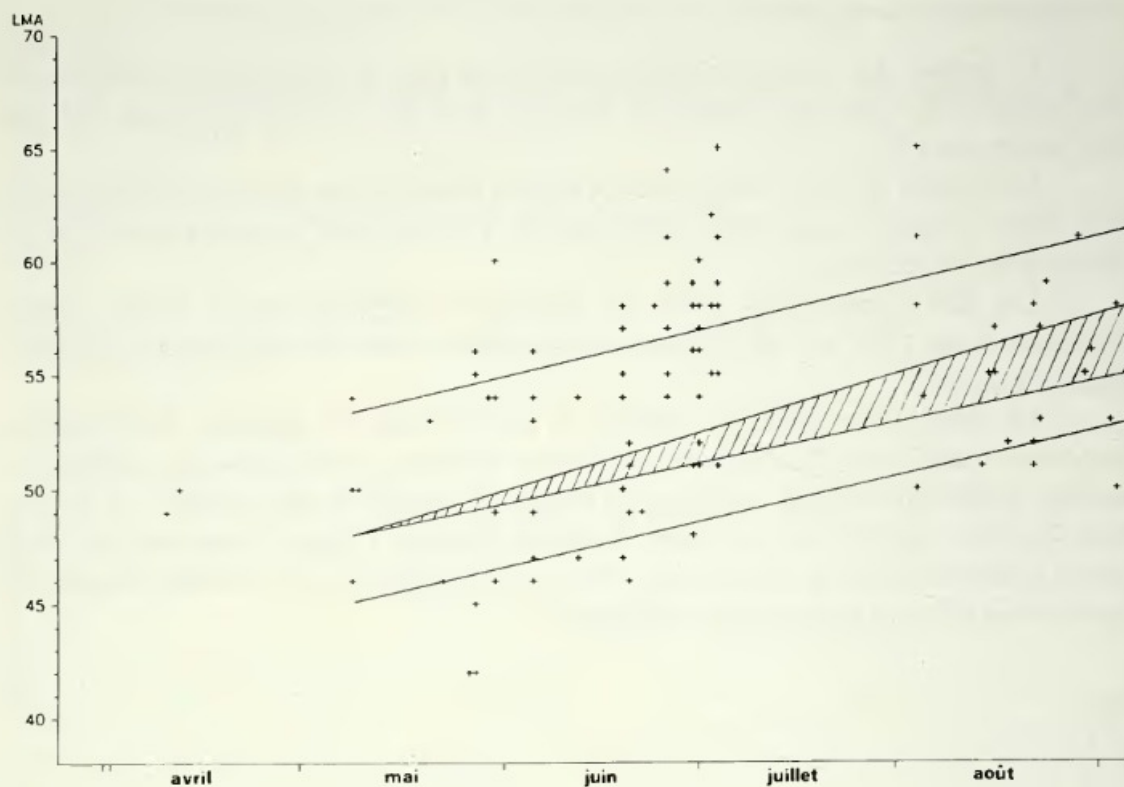


FIG. 3

Longueur museau-anus (LMA) en fonction de la date de capture en 1991 pour les femelles adultes. Distinction des individus de 2 et 3+ ans. La zone hachurée correspond à l'incertitude dans la délimitation de l'âge. Droites de régression au sein de chaque classe d'âge.

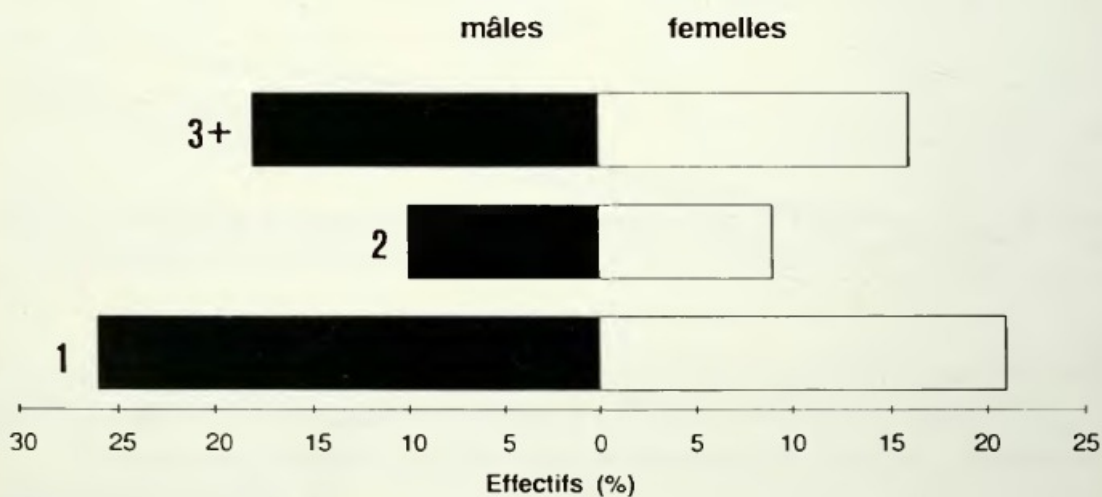


FIG. 4

Profil démographique moyen pour 1991 de la population adulte et subadulte.

La densité considérée est la moyenne des deux valeurs calculées pour 1991 pour les adultes, soit 231 ind/ha. Pour les subadultes, nous utilisons la valeur de la sex-ratio établie pour cette classe d'âge, soit 1.3, et la densité de 206 ind/ha calculée pour l'ensemble de la saison.

A partir du profil démographique et des données sur la reproduction, nous proposons une table de survie transversale (BARBAULT, 1981) et une table de fécondité pour la parcelle étudiée (tableau III).

TABLEAU III

Table de survie et de fécondité.

x: âge - nx: nombre d'individus survivant à l'âge x - lx: nombre d'individus survivant à l'âge x pour 1000 à x0 - dx: nombre d'individus disparus entre x et x+1 - qx: quotient de mortalité entre x et x+1 ou taux de mortalité âge spécifique - ex: espérance moyenne de vie à l'âge x - mx: taux de natalité âge-spécifique - lmx: produit de lx par mx - Ro: taux net de reproduction.

x	Mâles					Femelles						
	nx	lx	dx	qx	ex	nx	lx	dx	qx	ex	mx	lmx
0	241	1000	523	0.523	1.48	212	1000	571	0.571	1.45	0	0
1	115	477	362	0.759	1.55	91	429	245	0.571	1.71	0	0
2	42	174			2.39	39	184			2.32	1.125	207
3+	79	327				71	335				2.57	861

Ro= 1070

Les taux de fécondité âge-spécifique (double des taux de natalité âge-spécifique) sont calculés à partir de la relation établie entre la taille des femelles et la taille de leur portée (figure 1). Pour la parcelle étudiée, le taux net de reproduction (R_0) est égal à 1070.

TABLEAU IV

Taux instantané de croissance.

Catégories	Taux instantané de croissance [mm/jour]
juvéniles	0.109 +/- 0.034
subadultes	0.148 +/- 0.025
mâles de 2 ans	0.028 +/- 0.009
femelles de 2 ans	0.065 +/- 0.017
mâles de 3+ ans	0.032 +/- 0.016
femelles de 3+ ans	0.065 +/- 0.02

4. CROISSANCE

Les figures 2 et 3 établies lors de la recherche du profil démographique montrent la répartition par taille des animaux capturés en 1991 en fonction du temps. Pour

chaque sexe, en cherchant les droites de régression à l'intérieur des deux classes d'âge, on peut estimer des taux instantanés de croissance en calculant la pente de ces droites.

La même opération a été effectuée chez les juvéniles et les subadultes, sans distinction de sexe. Pour chaque sexe et chaque classe d'âge, il y a une corrélation significative entre la longueur et le temps. Le tableau IV donne les valeurs des taux instantanés de croissance. Les valeurs limites sont calculées en multipliant l'erreur standard par la variable de Student pour $p=0.05$.

DISCUSSION

Les densités de subadultes et d'adultes obtenues sur la parcelle de 1 hectare sont de 297 ind/ha pour la saison 1990, de 470 ind/ha pour mars à fin mai 1991 et de 404 ind/ha pour juin à septembre 1991. Ces estimations semblent à première vue très importantes. Cependant, chez les petits sauriens, des densités de cet ordre de grandeur ne sont pas rares (STRIJBOSCH *et al.* 1989). Pour *Lacerta vivipara*, les densités peuvent également être très élevées. Dans le Massif Central, plusieurs stations ont été étudiées (PILORGE, 1981). Il s'agit de landes à Callune où les densités d'adultes et de subadultes varient entre 226 et 1000 ind/ha.

Les densités dans les milieux 1 à 6 sont d'un même ordre de grandeur que pour la parcelle où les densités absolues ont été estimées, soit entre environ 300 et 500 ind/ha.

Le milieu 7, couvert de forêts d'épicéas plus ou moins denses, présente un indice d'abondance significativement plus bas que tous les autres milieux à l'exception du milieu 6. La forêt présente des microhabitats beaucoup moins favorables aux lézards, en particulier pour des raisons de thermorégulation. Comme aucun marquage n'a été effectué dans ce milieu, il est impossible de dire si les animaux observés ont leur domaine vital dans ce milieu ou si ce sont des individus en migration. STRIJBOSCH (1988) a montré que des lézards vivipares pouvaient traverser des milieux où ils sont généralement absents, même à pleine eau. Le nombre d'observations dans le milieu forestier est près de 15 fois inférieur au milieu 1 si l'on ramène les deux parcours à une même distance. La densité réelle est donc certainement inférieure à 30 ind/ha.

Le milieu 8 est le seul parcours dans une zone pâturée qui a été échantillonné. Cet habitat est plus sec, plus ouvert et l'hétérogénéité spatiale moins élevée que dans les autres milieux. L'indice d'abondance indique une densité 5 fois plus faible que dans le milieu 1. La densité absolue pourrait être inférieure à 100 ind/ha mais reste cependant plus importante que dans le milieu 7.

HEULIN (1985) observe dans une tourbière bretonne que la densité de lézards vivipares augmente le long d'un gradient d'hygrophilie. Il pense que cette préférence pour les milieux humides est liée à des causes écophysiologiques (éviter pertes hydriques par respiration et évapotranspiration).

Le milieu 4 apparaît ici de manière évidente comme le milieu le plus humide. Son indice d'abondance n'est cependant pas significativement différent des autres milieux. Il est même plus faible que pour le milieu 1. Les milieux hygrophiles de la région étudiée sont donc fréquentés par *Lacerta vivipara* mais apparemment pas de

manière plus intensive que les milieux plus secs, tels que les zones à *Calamagrostis varia*.

Dans les régions montagnardes, l'exposition des milieux et leurs structures plus ou moins hétérogènes jouent certainement un rôle plus important dans la répartition du lézard vivipare que le degré d'hygrophilie.

La perte de poids des femelles avant la parturition a déjà été observée par BAUWENS & VERHEYEN (1985). Ces auteurs expliquent la diminution par la faible quantité de nourriture ingérée durant cette période. Nous pouvons en conclure que la perte de poids observée en semi-captivité n'est pas due aux conditions d'élevage.

Pour le mois d'août, selon la figure 3, aucune des femelles en semi-captivité ne semble avec certitude avoir 2 ans.

BAUWENS & VERHEYEN (1987) soulignent que la maturité sexuelle des femelles ne dépend pas de l'âge mais de la taille corporelle. Selon les années, certaines femelles de 2 ans n'ont pas atteint cette taille limite et ne se reproduisent donc pas. A l'opposé, HEULIN (1985) montre que dans la station qu'il étudie, 0 à 55% des femelles âgées de 1 an, selon les années, ont une taille suffisante pour être gestantes.

Dans notre station, il nous semble très peu probable que des femelles de 1 an puissent être gestantes (caractères sexuels secondaires absents et taille trop petite). Par contre, les femelles de deux ans n'ont pas forcément toutes atteint une taille suffisante pour se reproduire.

Comme la taille moyenne des femelles en semi-captivité semble l'indiquer, la fécondité moyenne calculée sur cet échantillon est certainement surestimée par rapport à la fécondité moyenne de l'ensemble des femelles reproductrices. La fécondité globale des femelles de 2 et 3+ ans serait, selon la relation entre la taille des femelles et la taille des portées (figure 1), proche de 4.0. Elle est donc nettement plus faible que celle des femelles gardées en semi-captivité (6.0).

A partir des taux de fécondité âge-spécifique et des effectifs des femelles de 2 et 3+ ans sur la parcelle de 1 hectare, nous obtenons une production de 453 juvéniles si toutes les femelles adultes sont gestantes. Ces naissances font à peu près doubler le nombre de lézards sur la parcelle. L'effectif total se situe alors entre 800 et 900 ind/ha durant le mois de septembre.

Sur notre terrain, la fécondité moyenne des femelles en semi-captivité est assez semblable à celle d'autres populations européennes. Ces valeurs varient entre 7.74 (AVERY, 1975 b) et 5.6 (STRIJBOSCH & CREEMERS, 1988). La fécondité corrigée à la taille moyenne de notre station (4.0) est comparativement beaucoup plus faible mais reste cependant supérieure à la valeur trouvée à Kalmthout (Belgique) (BAUWENS *et al.* 1980) qui est de 3.3.

L'effort de reproduction de 70.6% obtenu dans les Préalpes bernoises s'inscrit également dans la moyenne des autres populations. Cet effort de reproduction peut passablement varier d'un endroit à l'autre puisqu'il est seulement de 40.6% dans une population bretonne et atteint 102.0% dans une population du Massif Central (PILORGE, 1981).

Cet auteur a déjà montré la grande variabilité des caractéristiques reproductives de l'espèce, même lorsque les conditions climatiques sont apparemment très proches.

De plus, BAUWENS & VERHEYEN (1987) soulignent que les comparaisons entre populations sont équivoques tant que les réponses aux conditions environnementales ne sont pas connues aussi bien au niveau de l'individu que de la population.

La figure 4 montre une structure pyramidale dont le sommet s'élargit. Cette proportion importante d'individus 3+ ans peut s'expliquer en admettant que la classe d'âge 3+ ans est composée d'un nombre relativement important d'individus âgés de 4 ans et plus. En effet, d'une part le nombre d'individus (mâles et femelles) en début et en fin de saison d'activité dont la LMA est supérieure à la limite fixée entre les classes 2 et 3+ à la fin de la même saison (figures 2 et 3) est non négligeable. Ces animaux sont donc âgés de 4 ans et plus. D'autre part, les structures démographiques établies dans d'autres populations (PILORGE, 1981; HEULIN, 1985) indiquent qu'il existe des lézards âgés de 4 ans, voire 5 ans. Ces classes d'âge ont été mises en évidence à l'aide de la squelettochronologie sur fémur et sur la durée relativement longue des études.

Cependant, il se peut également que les variations dans la structure démographique d'une année à l'autre soient responsables de la forte proportion d'individus de 3+ ans en 1991.

La table de survie que nous avons établie comporte d'importantes lacunes qui ont pour origine l'impossibilité de partager la classe d'âge 3+ en deux ou trois classes distinctes.

Le taux net de reproduction calculé à partir de la table de fécondité est très proche de 1000. La population moyenne peut donc être considérée comme stationnaire. Si, comme nous le soupçonnons, une partie des femelles âgées de 2 ans sont d'une taille trop faible pour participer à la reproduction, le taux net de reproduction est modifié. Cependant, l'influence de cette classe d'âge sur la dynamique populationnelle reste faible. En admettant, par exemple, que seulement 50% environ des femelles de cette classe d'âge soient gestantes, le taux net de reproduction passe de 1070 à 1180.

Le taux de mortalité âge-spécifique pour les mâles augmente entre les juvéniles et les subadultes. Pour les femelles, ce taux reste constant pour les deux premières classes d'âge.

PILORGE (1981) obtient une diminution du taux de mortalité entre les juvéniles et les subadultes qui passe de 0.602 à 0.585 (deux sexes confondus). STRIBOSCH & CREEMERS (1988) obtiennent un taux de mortalité âge-spécifique entre juvéniles et subadultes qui décroît chez les femelles alors qu'il croît chez les mâles. HEULIN (1985) observe dans une population de basse altitude un taux de mortalité chez les juvéniles extrêmement élevé (0.89) qui chute ensuite chez les subadultes (0.1) et les animaux âgés de 2 ans pour augmenter à partir de la troisième année. Pour cette population, le taux net de reproduction est de 652 mais une faible réduction du taux de disparition des juvéniles ramènerait rapidement la population à un état stationnaire (HEULIN, 1985). Dans le travail de PILORGE (1981), le taux net de reproduction est très proche de 1000.

Dans notre population, le caractère permettant la distinction des sexes chez les juvéniles n'étant pas discriminant dans tous les cas, le taux de mortalité que nous calculons pour cette classe d'âge manque de précision et l'interprétation de ces valeurs devient hasardeuse. Cependant, les comparaisons entre différentes stations montrent à quel point le profil démographique et la dynamique des populations peut varier au sein

de la même espèce. On peut voir dans cette "souplesse adaptative" un facteur déterminant dans la capacité de *Lacerta vivipara* à coloniser des milieux très différents.

Les taux instantanés de croissance augmentent fortement entre les juvéniles et les subadultes pour ensuite redescendre la deuxième année et se stabiliser durant la troisième. Le taux instantané de croissance est à peu près le double chez les femelles adultes que chez les mâles adultes.

Dans la dernière classe d'âge considérée, le taux est légèrement faussé par la présence d'individus âgés de plus de trois ans. Cependant, ce biais est certainement peu important en raison du nombre sans doute faible d'animaux de plus de 3 ans et d'un taux instantané de croissance certainement très bas dans ces classes d'âge.

Dans notre station, il ne semble pas y avoir de cohortes à croissance différées chez les juvéniles et les subadultes comme cela a été signalé dans d'autres populations (PILORGE, 1981).

Les valeurs calculées par PILORGE (1981) pour les adultes sont assez proches de celles que nous avons obtenues. Il obtient des taux instantanés variant entre 0.02 et 0.03 mm/j pour les mâles et entre 0.03 et 0.05 mm/j pour les femelles selon les années.

CONCLUSION

Les densités de 300 à 500 ind/ha obtenues sur une grande partie de la zone étudiée représente une biomasse relativement importante et pourrait constituer un pôle d'attraction pour les prédateurs des lézards vivipares. Les lézards entrent dans une part importante du régime alimentaire des jeunes vipères aspic et péliade (>50%) mais également chez les adultes de ces deux espèces (entre 20 et 40%, MONNEY, sous presse). Cette prédation influence certainement le profil démographique de la population de lézards. Le taux de mortalité relativement élevé des subadultes semble indiquer que la prédation se porte aussi bien sur les lézards juvéniles que sur ceux de grande taille. Cependant, cette forte pression de prédation, indice d'une stratégie démographique de type-r (BARBAULT, 1976), ne se traduit pas ici par une fécondité particulièrement élevée.

ZUSAMMENFASSUNG

Die studierte Bevölkerung von *Lacerta vivipara* befand sich im Berner Oberalp, in ungefähr 1430 Meter Höhe. Während 1990 und 1991, wurde die Populationsdichte durch die Fang-Wiederaufnahme Methode und visuelle Zählung geschätzt. Auf dem grössten Teil der untersuchten Zone, bedeckt mit der Graminae *Calamagrostis varia*, wurden zwischen 300 und 500 Erwachsene und Subadulte pro Hektar gefunden, jedoch weniger als 100 Individuen pro Hektar auf eine offeneren Zone und weniger als 30 Individuen pro Hektar in einem Wald. Die durchschnittliche Fruchtbarkeit betrug 6.0 für Weibchen in Gefangenschaft, aber der Durchschnitt für Weibchen in natürlichen Konditionen könnte geringer sein.

Durchschnittsfruchtbarkeit, Durchschnittswurfgewichte und relatives Durchschnittswurfgewicht waren mit den Körperlängen der Weibchen korreliert.

Die Altersstruktur und demografische Struktur wurden durch skelettchronologische Analysen der Phalangen bestimmt.

Das durchschnittliche Längenwachstum wurde durch Analyse der Entwicklung des Körperlängen innerhalb einer Saison für die verschiedenen Altersklassen bestimmt.

REMERCIEMENTS

Nous remercions J.-C. Monney pour son aide sur le terrain et lors de la rédaction du manuscrit, ainsi que le prof. C. Mermod et le Dr J.-M. Weber pour leur soutien et leurs relectures du manuscrit.

REFERENCES

- AVERY, R.A. 1975 a. Age structure and longevity of *Lacerta vivipara* populations. *J. Zool. Lond.* 176: 555-558.
- 1975 b. Clutch size and reproductive effort in *Lacerta vivipara*. *Oecologia. (Berl.)* 19: 165-170.
- BARBAULT, R. 1981. Ecologie des populations et des peuplements. *Masson*. pp. 200.
- 1987. Peut-on encore parler de sélection-r et de sélection-K.? *Acta Oecologica, Oecol. Gener.* 8 (1): 63-70.
- BAUWENS, D. & THOEN, C. 1982. On the determination of sex in juvenile *Lacerta vivipara* (Sauria, Lacertidae). *Amphibia-Reptilia* 2: 381-384.
- BAUWENS, D. & VERHEYEN, R.F. 1980. Aantalsfluctuaties en demografische karakteristieken van een populatie van de levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*). *Rapport nr. 11 van het Veldbiologisch Station Kalmthout*.
- 1985. The timing of reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*: differences between individual females. *J. Herpetol.* 19 (3): 353-364.
- 1987. Variation of reproductive traits in a population of the lizard *Lacerta vivipara*. *Holarctic ecology* 10 (2): 120-127.
- CASTANET, J. 1985. La squelettochronologie chez les reptiles. I: Résultats expérimentaux sur la signification des marques de croissance squelettiques chez les lézards et les tortues. *An. Sci. Nat. Zool. Paris* 7: 23-40.
- 1986. La squelettochronologie chez les reptiles. III. Application. *An. Sci. Nat. Zool. Paris* 8: 157-172.
- CLOBERT, J., MASSOT, M., PILORGE, T., LECOMTE, J. 1990. Recherche sur la dynamique et la répartition des populations de *Lacerta vivipara* et *Lacerta agilis* dans le Parc National des Cévennes. *Rapport de recherche E.G.P.N.* Paris, pp. 45.
- HEULIN, B. 1985. Démographie d'une population de *Lacerta vivipara* de basse altitude. *Acta Oecologia. Oecol. Gener.* 6 (3): 261-280.
- LECOMTE, J., CLOBERT, J., MASSOT, M. 1992. Sex identification in juveniles of *Lacerta vivipara*. *Amphibia-Reptilia* 13: 21-25.
- PILORGE, T. 1981. Structure et dynamique d'une population du lézard vivipare. Signification adaptative de la viviparité chez les lézards. *Publication de l'E.N.S. Laboratoire de zoologie*. Paris, pp. 152.

- SCHUMACHER, F.X. & ESCHMEYER, R.W. 1943. The estimation of fish populations in lakes and ponds. *J. Tennessee acad. Sci.* 18: 228-249.
- STRIJBOSCH, H. 1988. Habitat selection of *Lacerta vivipara* in a Lowland environment. *J. Herpetol.* 1: 207-210.
- STRIJBOSCH, H. & CREEMERS, R.C.M. 1988. Comparative demography of sympatric populations of *Lacerta vivipara* and *Lacerta agilis*. *Oecologica* 76: 20-26.
- STRIJBOSCH, H., HELMER, W., SCHOLTE, P.T. 1989. Distribution and ecology of lizards in the Greek province of Evros. *Amphibia-Reptilia* 10: 151-174.
- VAN DAMME, R., BAUWENS, D., VERHEYEN, R.F. 1989. Effect of relative clutch mass on sprint speed in the lizard *Lacerta vivipara*. *J. Herpetol.* 23 (4): 459-461.
- 1990. Evolutionary rigidity of thermal physiology: the case of the cool temperate lizard *Lacerta vivipara*. *Oikos* 57: 61-67.