

COMPOSITION ET VARIATION SAISONNIÈRE DU RÉGIME ALIMENTAIRE
DU LÉZARD OCELLÉ *TIMON LEPIDUS* SUR L'ÎLE D'OLÉRON (FRANCE)
À PARTIR DES FÈCES.

Jean-Marc THIRION¹, Pierre GRILLET^{1,2} & Marc CHEYLAN²

SUMMARY.— *Composition and seasonal variation of the diet of the Ocellated Lizard Timon lepidus on Oleron Island (France) through scat analysis.*— The diet of the Ocellated Lizard was studied by analysis of scats collected during an annual activity cycle in the population of Oleron Island (Charente-Maritime, France). Scats were collected after ten days from April to October 2002. The study was carried out on a sample of 102 scats. We identified 927 prey items which consisted for more than 60 % of insects, 20 % fruit and 11 % molluscs. Temporal variations consisted in 3 main periods : one at the beginning of spring (April) dominated by the consumption of Coleoptera and arachnids, the second in the middle of summer (July and August) characterized by the consumption of *Ephedra* fruit and Hymenoptera, and a third (May, June, September and October) which is characterized by the consumption of Coleoptera, Hymenoptera and molluscs. The alimentary intake diversity was highest in two periods of the year (April and August-September) and low in the beginning (March), the middle (June-July) and end (October) of the activity period. Not very mobile prey such as molluscs, Coleoptera and spiders, were preferred. Diet composition is compared to a series of analyses carried out through the species distribution range. This comparison shows that insular populations have a tendency to develop a vegetarian diet, the same as in other lizard species.

RÉSUMÉ.— Le régime alimentaire du Léopard ocellé a été étudié à partir d'analyses de fèces récoltées durant un cycle annuel d'activité dans la population insulaire d'Oléron en Charente-Maritime (France). L'étude porte sur 102 fèces récoltées par décennie du mois d'avril à octobre 2002. Elle a permis d'identifier 927 proies composées à plus de 60 % d'insectes, 20 % de fruits et 11 % de mollusques. Les variations temporelles mettent en évidence trois ensembles : un ensemble de début de printemps (avril) dominé par la consommation de coléoptères et d'araignées, un ensemble de milieu d'été (juillet et août) caractérisé par la consommation de fruits d'Ephédre et d'hyménoptères et un ensemble regroupant les mois de mai, juin, septembre et octobre caractérisé par la consommation de coléoptères, d'hyménoptères et de mollusques. La diversité des prises alimentaires est maximale à deux périodes de l'année : avril et août-septembre et faible en début (mars), milieu (juin-juillet) et fin de saison d'activité (octobre). Les proies peu mobiles sont privilégiées : mollusques, coléoptères, araignées. La composition du régime alimentaire est comparée à un ensemble d'analyses effectuées dans toute l'aire de distribution de l'espèce. Cette comparaison montre que les populations insulaires ont tendance à développer un régime alimentaire végétarien, ce qui rejoint des constatations faites pour d'autres espèces de lézards.

Le Léopard ocellé *Timon lepidus* peuple l'essentiel de la péninsule Ibérique, le sud de la France et l'extrême nord-ouest de l'Italie (Mateo & Cheylan, 1997). En France, on le rencontre

¹ Objectifs BiodiversitéS, 22 rue du docteur Gilbert. F-17250 Pont l'Abbé d'Arnoult. E-mail : objectifs-biodiversites@tele2.fr

² Laboratoire d'Écologie et Biogéographie des Vertébrés, UMR 5175, CEFÉ-CNRS- EPHE, 1919 route de Mende. F-34293 Montpellier cedex 5. E-mail : marc.cheylan@cefe.cnrs.fr

principalement dans la zone méditerranéenne et sur la façade atlantique, jusqu'en Charente-Maritime où l'île d'Oléron constitue sa limite nord de répartition (Cheylan & Grillet, 2005). Le régime alimentaire de l'espèce est relativement bien connu, notamment en péninsule Ibérique où il a fait l'objet de nombreuses études (e.g., Bischoff *et al.*, 1984 ; Mateo, 1988 ; Vicente, 1989 ; Vicente *et al.*, 1995 ; Pérez-Mellado, 1998 ; Pleguezuelos *et al.*, 1999). Mateo (1988) a notamment comparé le régime alimentaire de 22 populations ibériques, dont une insulaire située sur l'île de Palomas sur la côte de Murcie. Vicente *et al.* (1995) ont étudié quant à eux l'écologie trophique de l'espèce sur l'île de Berlenga au Portugal, en relation avec la niche alimentaire d'un autre Lacertidé : *Podarcis bocagei berlengensis*. Très peu d'informations sont disponibles en revanche pour les populations françaises, si l'on excepte les données publiées par Bischoff *et al.* (1984). De même, peu d'études ont porté sur les variations du régime au cours du cycle annuel et sur l'influence que pouvait jouer l'insularité sur les choix alimentaires de l'espèce. Concernant ce dernier point, les études réalisées dans différentes régions du monde ont montré un élargissement du spectre alimentaire des lézards en condition insulaire, et une évolution du régime vers l'herbivorie (Whitaker *et al.*, 1987a,b ; Valido & Nogales, 1994 ; Saez & Traveset, 1995 ; Van Damme, 1999 ; Olson *et al.*, 2000 ; Olesen & Valido, 2003) ; évolution qui peut dans certains cas se manifester sur des pas de temps extrêmement courts comme en témoigne l'étude de Herrel *et al.* (2008) menée sur une population récemment introduite de *Podarcis sicula* sur une île de Croatie. Cet élargissement du régime en direction des végétaux pourrait s'inscrire dans la théorie du relâchement écologique en condition insulaire, proposée par MacArthur & Wilson (1967). Chez le Lézard ocellé, qui est une espèce très majoritairement insectivore, une telle tendance a été constatée par Mateo (1988) sur les îles Cíes en Galice et sur l'île de Palomas (Murcie) en Espagne. Il nous est donc apparu intéressant de voir si une telle tendance apparaissait également sur l'île d'Oléron, malgré la constitution très récente de cette île (2000 à 3000 ans selon Brochard, 1998).

Les objectifs de ce travail sont donc (1) d'analyser les variations du régime alimentaire au cours d'un cycle annuel complet ce qui n'était pas connu jusqu'à aujourd'hui ; (2) de voir dans quelle mesure l'insularité influe sur la composition de ce régime (augmentation de l'herbivorie ?) et (3) de comparer nos résultats aux études conduites précédemment sur le sujet.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITE D'ÉTUDE

L'étude s'est déroulée sur l'île d'Oléron (département de la Charente-Maritime) qui est la plus grande île française de la côte atlantique (175 km²). L'île héberge une population de Lézard ocellé estimée entre 500 et 1200 individus (Cheylan & Grillet, 2004). Elle est distante du continent de moins d'un kilomètre. Son insularisation serait assez récente (entre 2000 et 3000 B.P) (Brochard, 1998).

La population étudiée occupe, au sud-ouest de l'île (Fig. 1), une bande dunaire de 8 kilomètres de long pour une largeur comprise entre 30 et 450 m. L'habitat utilisé correspond à la dune fixée qui se caractérise par une végétation muscinale assez développée, une strate herbacée en général assez basse (de type pelouses) et par la présence éparse de quelques arbres anémomorphosés (en général des Pins maritimes). Les plantes caractéristiques sont *Koeleria glauca*, *Crepis bulbosa*, *Ephedra distachya*, et l'espèce la plus abondante est *Helichrysum stoechas*. Cette dune est parsemée de garennes de *Oryctolagus cuniculus* qui servent de gîtes au Lézard ocellé.

MÉTHODOLOGIE

La collecte des fèces a été effectuée sur un parcours fixe de 250 m traversant 5 garennes d'importance inégale occupées par le Lézard ocellé. Ce parcours a été réalisé tous les 10 jours entre mars et octobre 2002, soit 22 passages ; l'ensemble des fèces étant collectées à chaque fois. Les fèces ont été trouvées principalement à proximité des terriers. L'analyse a porté sur un échantillon de 5 fèces choisies au hasard par décade soit un total de 102 crottes. La détermination taxinomique des proies s'est le plus souvent arrêtée à l'ordre ou à la famille. Dans certains cas, nous avons cependant pu préciser le genre ou l'espèce. La richesse taxinomique (R) a été évaluée à partir des familles. La diversité mensuelle du régime alimentaire a été mesurée avec l'indice de diversité taxinomique de Shannon-Wiener ($H' = \sum (p_i)(\log_2 p_i)$) modifié par MacArthur (1965) (Krebs, 1999). Pour calculer l'équitabilité (E_{var}), nous avons utilisé la formule de Smith & Wilson (1996). L'équitabilité tend vers 0 lorsqu'un taxon domine largement le peuplement et elle est égale à 1 lorsque tous les taxons ont la même abondance (Dajoz, 1996). La diversité taxinomique et l'équitabilité de Smith &

Wilson (1996) ont été calculé à l'aide du logiciel *Ecological Methodology* 5.2 (© Krebs, 2000). La structure du régime alimentaire est analysée par la méthode de classification hiérarchique ascendante et par « nuées dynamiques » avec le logiciel STATISTICA 6.1 (© Statsoft, Inc. 1984-2004). Des tests non paramétriques ont été utilisés en raison de la non normalité des données. Les résultats sont fournis avec leur probabilité unilatérale.

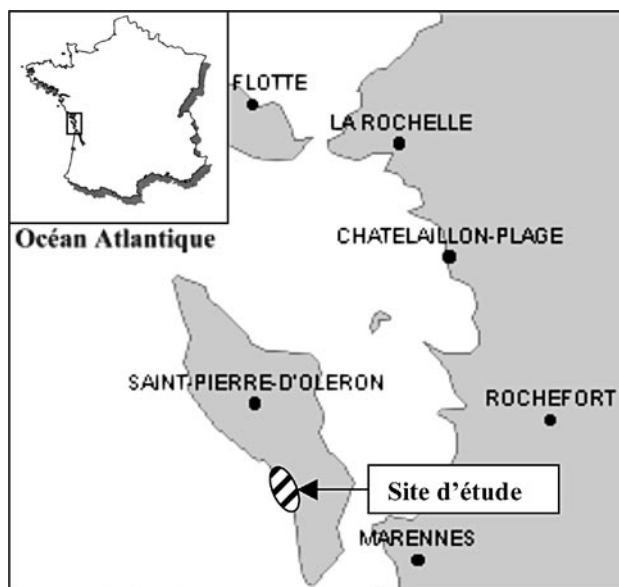


Figure 1.— Localisation du site d'étude. *Location of the study area.*

RÉSULTATS

COMPOSITION DU RÉGIME ALIMENTAIRE

927 proies ont été identifiées sur l'ensemble de l'échantillon (n = 102 fèces).

Pour l'ensemble de la période d'activité, le régime alimentaire se compose de 38 taxons, identifiés à différents niveaux systématiques. Les insectes représentent plus de 60 % des proies, les fruits 20 % et les mollusques 11 % (Fig. 2). Au sein des insectes, deux ordres sont fortement consommés : les Coléoptères (36 % de l'ensemble des proies) et les Hyménoptères (22 % de l'ensemble des proies). Pour les Coléoptères, la majeure partie des proies appartiennent à deux familles : les *Coccinellidae* (14 % des coléoptères) tout particulièrement *Coccinella septempunctata* et les *Curculionidae* (18 % des coléoptères), notamment *Philopodon plagiatus* qui est une espèce très répandue dans le milieu dunaire. Les autres familles identifiées de cet ordre sont les *Staphylinidae*, les *Scarabaeoidae* dont *Polyphylla fullo*, les *Tenebrionidae*, les *Elateridae*, les *Carabidae* dont *Cicendela campestris*, les *Chrysomelidae*, les *Histeridae* et les *Cerambycidae*.

Chez les Hyménoptères, la famille la mieux représentée est celle des *Apidae* qui contient des taxons de grandes tailles. Dans cet ordre, la majorité des individus appartient au genre *Bombus* et dans une moindre mesure au genre *Vespa*. Les hyménoptères sont attrapés à proximité des plantes à nectar et tout particulièrement d'*Echium vulgare* où le Lézard ocellé se saisit de sa proie en vol après un petit bond. Quelques *Formicoidea* ont pu être notés dans certaines crottes mais restent des proies ponctuelles.

Dans les hétéroptères, une punaise de la famille des *Pentatomidae* a été trouvée à plusieurs reprises. Des mandibules de larves de *Myrmeleonidae* (Fourmilions) ont été découvertes dans une fèces du mois d'avril.

La consommation de fruits ne concerne que les baies rouges d'Ephédre *Ephedra distachya* qui est une plante typique des dunes grises anciennes.

Les mollusques sont capturés quant à eux sur les tiges des plantes où ils ont tendance à se regrouper en période estivale. Ceux-ci sont consommés à une taille qui varie entre 8 et 25 mm de diamètre. Ce sont tous à des gastéropodes terrestres xériques de la famille des *Helicoidea*, le plus consommé étant *Theba pisana*. On note également d'autres taxons : *Cermeuella* sp. ou *Cochlicella acuta*.

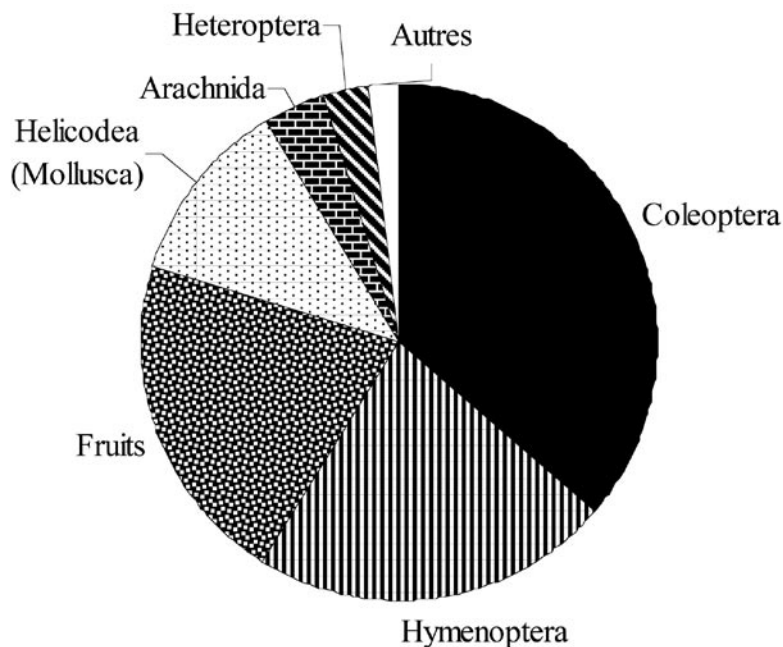


Figure 2.— Fréquence d'occurrence des groupes taxonomiques identifiés dans le régime alimentaire du Lézard ocellé *Timon lepidus* sur l'île d'Oléron. *Frequency of occurrence of taxonomical groups identified in the diet of the Ocellated Lizard Timon lepidus on Oléron Island.*

Dans les Arachnides, nous avons trouvé un nombre important d'*Eresus cinnaberinus* qui est une espèce d'Aranéide *Eresidae* méridionale, rare en Charente-Maritime, connue seulement de Saint-Trojan sur l'île d'Oléron. À deux reprises, nous avons noté une espèce d'Opilion, *Phalangium opilio* et à plusieurs reprises au printemps, des restes de *Diplopoda* (myriapode). Une seule des fèces contenait en revanche des poils de mammifère, de type petit *Muridae* (souris ou mulot).

VARIATION MENSUELLE DU RÉGIME

Les groupes taxinomiques consommés varient significativement en fonction du mois (test exact de Fisher, $\chi^2 = 434,95$; ddl = 24 ; $p < 0,05$) (Tab. I).

TABLEAU I

Évolution mensuelle des préférences alimentaires du Lézard ocellé *Timon lepidus* sur l'île d'Oléron exprimée en trois catégories par la méthode de classification des nuées dynamiques. Fréquent : fréquence du groupe taxinomique > 35 % ; assez fréquent : fréquence du groupe taxinomique de 35 % à 5 % ; peu fréquent : fréquence du groupe taxinomique < 5%. *Monthly change in the dietary preferences of the Ocellated Lizard on Oléron Island (k-means clustering ; frequent = frequency of the taxonomical group > 35 % ; quite frequent = frequency of the taxonomical group between 35 % and 5 % ; unfrequent = frequency of the taxonomical group < 5%).*

| Mois | Fréquent | Groupe taxinomique Assez fréquent | Peu fréquent |
|-------|------------|--------------------------------------|-----------------------|
| Avril | Coleoptera | Hymenoptera | Nevroptera |
| | | Heteroptera | Diplopoda (Myriapoda) |
| | | Arachnida | |
| | | Helicodea (Mollusca) | |

| Mois | Fréquent | Groupe taxinomique Assez fréquent | Peu fréquent |
|-----------|---|--------------------------------------|--|
| Mai | Coleoptera | Hymenoptera Helicodea (Mollusca) | Heteroptera Arachnida Diplopoda (Myriapoda) Muridae (Mammalia) |
| Juin | Hymenoptera | Coleoptera Helicodea (Mollusca) | Heteroptera Arachnida |
| Juillet | Ephedraceae (Fruit) | Coleoptera Hymenoptera | Orthoptera Helicodea (Mollusca) Isopoda (Crustacea) |
| Août | Ephedraceae (Fruit) | Coleoptera Hymenoptera | Orthoptera Heteroptera Diptera Arachnida Helicodea (Mollusca) Diplopoda (Myriapoda) |
| Septembre | Helicodea (Mollusca) Ephedraceae (Fruit) | Coleoptera Hymenoptera | Orthoptera Heteroptera Diplopoda (Myriapoda) |
| Octobre | Coleoptera | Hymenoptera Helicodea (Mollusca) | Orthoptera Ephedraceae (Fruit) |

En début et en fin de saison, les coléoptères représentent le groupe taxinomique le plus consommé. Au mois d'avril, en complément des coléoptères, on observe un certain nombre d'arachnides dans le régime alimentaire (Fig. 3). En juin, le Lézard ocellé attrape de nombreux insectes volants comme les hyménoptères et complète son régime avec des coléoptères et des mollusques. En saison estivale, il recherche principalement les fruits d'Ephèdre avec comme compléments des coléoptères et hyménoptères. Au mois de septembre, il ajoute à son régime frugivore des mollusques et des hyménoptères. Sur l'ensemble de la période d'activité alimentaire, les coléoptères, les hyménoptères et les mollusques sont les plus régulièrement consommés (Fig. 3).

À partir des régimes alimentaires mensuels, nous pouvons regrouper les mois qui présentent le plus de similarité (Fig. 4). Ceux-ci s'ordonnent selon trois ensembles : un ensemble de début de printemps (avril) dominé par la consommation de coléoptères et d'arachnides, un ensemble de milieu d'été (juillet et août) caractérisé par la consommation de fruits d'Ephèdre et d'hyménoptères, et un ensemble composé des mois de mai, juin, septembre et octobre caractérisé par la consommation de coléoptères, d'hyménoptères et de mollusques.

La richesse spécifique des proies consommées fluctue fortement au cours de la saison d'activité (Fig. 5A). Elle est faible en tout début et en fin de saison, maximale au mois d'avril ($R_{\text{avril}} = 24$ taxons) et assez constante le reste de l'année avec en moyenne 13,2 taxons.

La diversité spécifique suit un schéma à peu près similaire (Fig. 5B), sauf en août et en septembre pour lesquels on observe une inversion entre la richesse et la diversité ce qui s'explique par l'augmentation du nombre de taxons rares (effectifs faibles) et la diminution de taxons communs (effectifs abondants) dans le régime alimentaire de l'espèce. La courbe de l'indice d'équitabilité (Fig. 5C) suit un schéma globalement inverse : en début (mars) et en fin de période d'activité (octobre), elle est à son maximum ce qui indique que la plupart des taxons consommés ont la même abondance ($E_{\text{mars}} = 0,641$; $E_{\text{septembre}} = 0,441$; $E_{\text{octobre}} = 0,513$) tandis que, durant la période estivale, l'espèce a tendance à se « spécialiser » dans la consommation de quelques taxons ($E_{\text{juillet}} = 0,227$; $E_{\text{août}} = 0,365$).

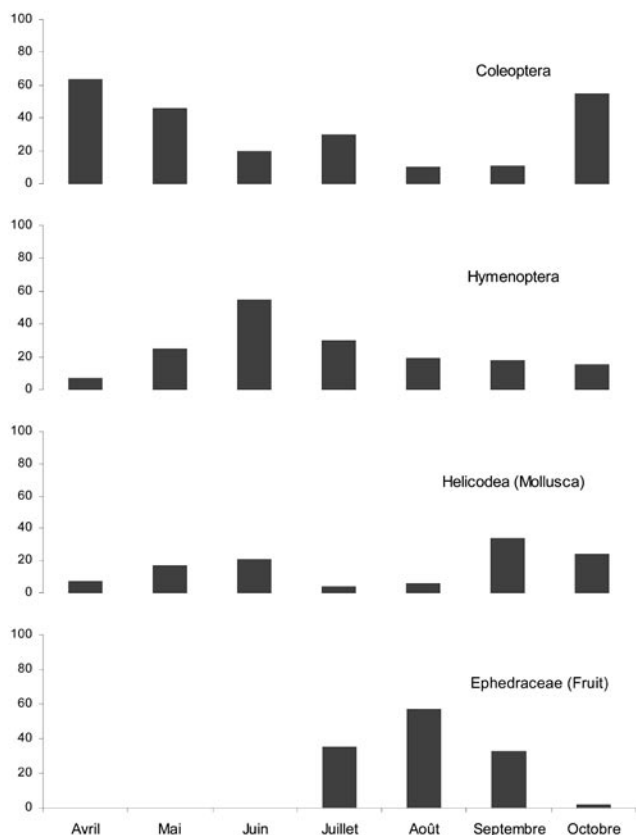


Figure 3. — Fréquence mensuelle des 5 principaux groupes taxinomiques mis en évidence dans le régime alimentaire du Lézard ocellé *Timon lepidus* sur l'île d'Oléron. *Monthly frequency of the five dominant taxa in the diet of the Ocellated Lizard on Oléron Island.*

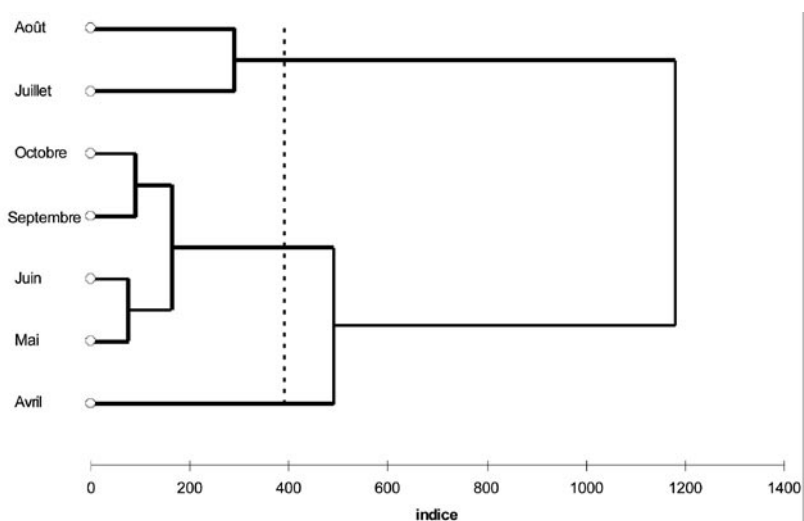


Figure 4. — Regroupement des régimes alimentaires mensuels du Lézard ocellé *Timon lepidus* sur l'île d'Oléron à partir d'une classification hiérarchique ascendante (technique d'agrégation de Ward). *Hierarchical ascending classification (Ward's criterion) of the monthly diets of the Ocellated Lizard on Oléron Island.*

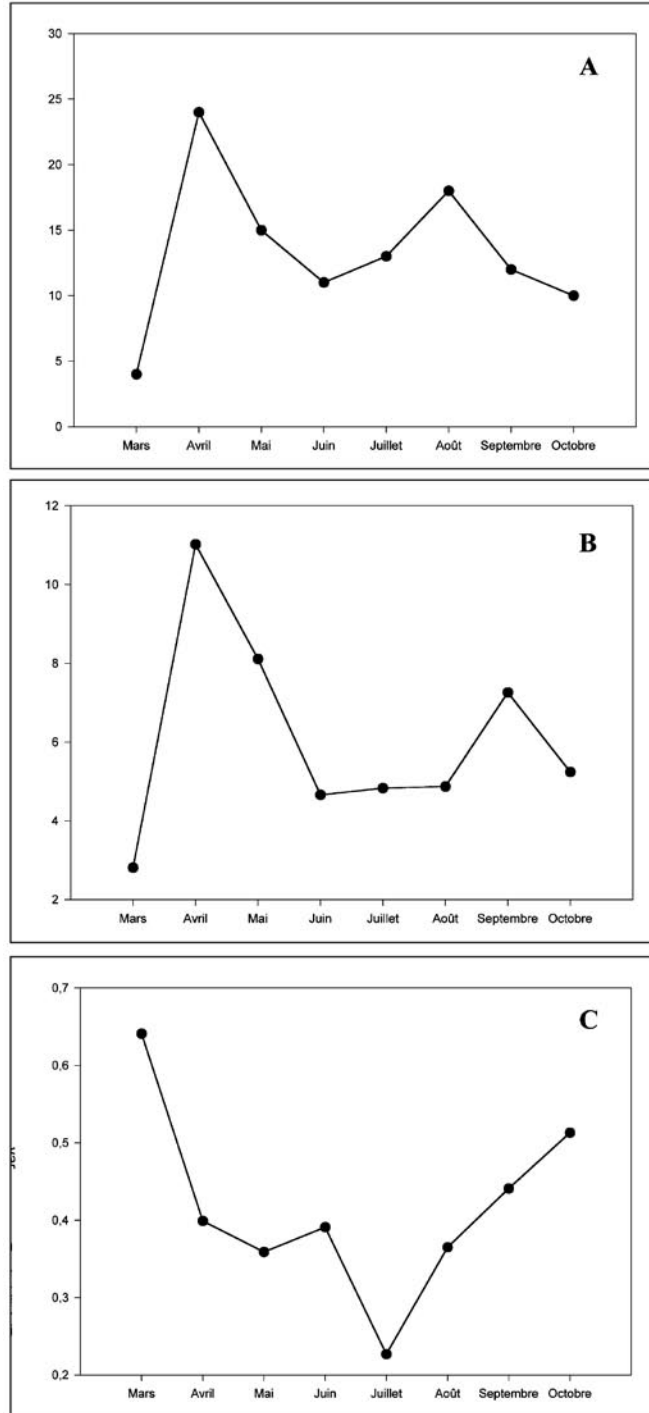


Figure 5.— Évolution de la structure du régime alimentaire du Lézard ocellé au cours du cycle annuel sur l'île d'Oléron : A = richesse taxinomique, B = diversité taxinomique, C = équitabilité. *Changes in the structure of the diet of the Ocellated Lizard during an annual cycle on Oléron Island : A = taxonomical richness, B = taxonomical diversity, C = equitability.*

DISCUSSION

Sur le plan qualitatif, le régime alimentaire du Lézard ocellé sur l'île d'Oléron se compose pour 1/3 de coléoptères, 1/5 d'hyménoptères et 1/5 de fruits et, pour le restant, de mollusques, arachnides et autres invertébrés. Les coléoptères sont surtout consommés en début et en fin de saison, les hyménoptères en juin et les fruits en fin d'été. De fortes variations apparaissent donc au cours du cycle annuel, avec une diversité forte du régime au printemps (avril), et une diversité faible en début d'été (juin, juillet) et en automne (octobre). Le Lézard ocellé tend ainsi à resserrer son spectre trophique durant la saison estivale (juin, juillet et dans une moindre mesure août).

Ceci traduit un régime alimentaire assez éclectique et malléable dans le temps. Les proies sont avant tout capturées au sol, prises sur une tige ou attrapées au vol lorsqu'elles butinent. Il est intéressant de noter que le Lézard ocellé ne capture quasiment pas les insectes à forte mobilité comme les orthoptères ou les diptères, bien que ceux-ci représentent une part importante de la biomasse dans les biotopes qu'il occupe. On notera également l'extrême rareté (0,2 %) des vertébrés dans cette analyse, ce qui rejoint le constat de Mateo (1988) et de Pérez-Mellado (1998) en Espagne qui indiquent des fréquences comprises entre 0 et 2,18 % (Tab. II).

L'étude confirme également la prédominance des insectes et plus particulièrement des coléoptères dans le régime alimentaire du Lézard ocellé (Bischoff *et al.*, 1984 ; Mateo, 1988 ; Castilla *in* Mateo, 1988 ; Vicente, 1989 ; Pérez-Mellado, 1998). La part relativement importante de fruits (20 %) est en revanche originale. Elle n'est comparable qu'avec la population des îles de Galice (Mateo, 1988) où elle atteint 25,2 %. Dans les analyses faites en péninsule Ibérique, la consommation des fruits est généralement faible à nulle, si l'on excepte l'analyse effectuée à Almería où les fruits représentent 12,2 % du régime (Valverde, 1967). On remarque d'autre part que le pourcentage de coléoptères consommés est relativement faible (36 %) au regard d'autres populations. Ainsi, sur les 25 populations analysées, seules les populations des côtes de Galice, des îles Palomas et des îles de Galice présentent des pourcentages sensiblement équivalents ou inférieurs aux nôtres (Tab. II.).

L'ordination, à partir d'une AFC, des 25 analyses réalisées en France, Espagne et Portugal permet de voir que la composition du régime alimentaire est significativement liée à la localisation géographique ($\chi^2 = 2417,2$; $p < 0,001$) (Fig. 6). Dans cette analyse, l'axe F1 discrimine essentiellement les régimes riches en fruits tandis que l'axe F2 oppose les régimes riches en isopodes et gastéropodes (partie inférieure du graphe) aux régimes composés pour l'essentiel de coléoptères (partie supérieure du graphe). Comme on peut le voir, les populations insulaires, situées à droite de l'axe 1, se distinguent assez nettement des populations continentales, toutes regroupées le long de l'axe 2, dans la partie gauche du graphe. Seule l'île de Berlenga (BE) n'entre pas dans ce schéma, du fait de la faible fréquence des végétaux et des gastéropodes. Ceci pourrait être un artefact dû au fait que l'analyse porte essentiellement sur la période printanière (139 crottes analysées au printemps contre 22 crottes en été), généralement pauvre en fruits et en mollusques comme l'ont montré les résultats obtenus sur Oléron et dans d'autres populations.

Concernant les variations saisonnières, les comparaisons sont plus difficiles à établir étant donné le petit nombre d'études réalisées sur un cycle annuel. Seules deux études (Vicente, 1989 ; Vicente *et al.*, 1995) menées sur l'île de Berlenga au Portugal à partir de lots de crottes récoltés au printemps et en été permettent d'aborder cet aspect. D'après ces auteurs, les coléoptères sont consommés au printemps comme en été, avec toutefois une forte sélection des coléoptères et des hyménoptères au cours du printemps et des mollusques au cours de l'été.

Pour d'autres populations, Rosales *et al.* (1992) et Hodar *et al.* (1996) signalent une plus grande frugivorie en fin d'été, lorsque la disponibilité en insectes est moins importante.

Sous réserve que les comparaisons ne soient pas biaisées par les variations interannuelles ou saisonnières, les populations insulaires semblent donc se caractériser par une consommation accrue de fruits et de végétaux et, dans une moindre mesure, de mollusques. Cette tendance vers un régime plus végétarien en condition insulaire est intéressante à souligner car il s'agit d'un phénomène souvent relevé dans les populations de lézards insulaires (Ouboter,

TABLEAU II

Synthèse des données bibliographiques sur le régime alimentaire du Lézard ocellé *Timon lepidus*. Synthesis of published data on the diet of the Ocellated Lizard *Timon lepidus*.
 COL = Coleoptera ; HYM = Hymenoptera ; GAS = Gastropoda ; ORT = Orthoptera ; FRU = Fruits ; VER = Vertebrata ; HEM = Hemiptera ; MIR = Myriapoda ; DIP = Diptera ;
 ARA = Arachnida ; ISO = Isopoda ; LAR = Lepidoptera (larva) ; LEP = Lepidoptera (imago) ; N = nombre d'items identifiés – number of prey items identified. [Valverde, 1967 (1) ;
 Mellado et al., 1975 (2) ; Pérez-Mellado, 1981 (4) ; Escarré & Vericad, 1981 (5) ; Biscoff et al., 1984 (5) ; Mateo, 1988 (6) ; Vicente, 1989 (7) ; Castilla et al., 1991 (8)].

| Sites | Code site | COL | HYM | GAS | ORT | FRU | VER | HEM | MIR | DIP | ARA | ISO | LAR | LEP | Autre | N |
|-----------------------|-----------|-------|-------|-------|------|-------|------|-------|------|------|------|------|-------|------|-------|------|
| Alicante (4) | ALI | 47,6 | 10,8 | 14,5 | 3 | 10 | 0,5 | 1,9 | 0,5 | 1,3 | 0,8 | 5,1 | 2,4 | 0 | 1,6 | 372 |
| Almeria (1) | ALM | 41,88 | 17,8 | 4,71 | 6,8 | 5,18 | 0 | 0 | 2,09 | 0,52 | 1,04 | 7,85 | 11,51 | 0 | 0 | 191 |
| Asturias (6) | AS | 41,3 | 7,69 | 7,69 | 2,1 | 6,99 | 0 | 2,1 | 0 | 1,4 | 0 | 2,8 | 19,6 | 0 | 8,33 | 143 |
| Banyuls-sur-mer (6) | BA | 38,2 | 2,94 | 26,5 | 17,6 | 0 | 0 | 2,94 | 0 | 2,94 | 0 | 2,94 | 0 | 0 | 5,94 | 34 |
| Berlenga (7) | BE | 69,16 | 14,06 | 5,78 | 0,79 | 0 | 0 | 1,81 | 0,91 | 3,4 | 0,68 | 0 | 2,04 | 0,57 | 0,79 | ? |
| Caurel (6) | CA | 61,8 | 11,8 | 2,94 | 0 | 0 | 0 | 5,88 | 5,88 | 0 | 5,88 | 0 | 2,94 | 0 | 2,94 | 34 |
| Caceres (6) | CAC | 70,9 | 5,75 | 0 | 5,64 | 0 | 2,18 | 0,52 | 0,24 | 0,46 | 0 | 0 | 0,31 | 0 | 1,4 | ? |
| Côte de Galice (6) | CG | 32,3 | 12,9 | 15,8 | 6,58 | 1,47 | 1,17 | 2,35 | 1,47 | 2,93 | 1,17 | 8,8 | 12,6 | 0 | 0,88 | 341 |
| Ciudad Real (6) | CR | 63,8 | 10,1 | 0,04 | 7,21 | 0 | 0,16 | 0,97 | 0,9 | 0,69 | 0 | 0 | 15,9 | 0 | 0,18 | ? |
| Espagne centre (8) | EC | 73,81 | 8,61 | 0 | 4,65 | 0 | 0,59 | 1,65 | 0,6 | 0,7 | 0,85 | 0 | 0 | 7,73 | 0,78 | 9600 |
| Îles de Galice (6) | IG | 14,3 | 21,9 | 14,3 | 2,32 | 25,2 | 0 | 2,52 | 0,84 | 0 | 0,84 | 4,2 | 9,24 | 0 | 3,36 | 131 |
| Île de Palomas (6) | IP | 6,12 | 8,16 | 2,04 | 1,02 | 79,6 | 1,02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2,04 | 98 |
| Monroy (6) | MO | 77,1 | 4,89 | 0,28 | 2 | 0 | 0,28 | 2,57 | 0 | 1,71 | 1,14 | 0,28 | 7,14 | 0 | 2,57 | 370 |
| Oléron | OL | 36,46 | 22,43 | 11,75 | 0,75 | 20,71 | 0,21 | 2,69 | 0,75 | 0,21 | 3,88 | 0 | 0,1 | 0 | 0,06 | 927 |
| Punta del Sabinal (1) | PS | 85,2 | 0 | 0,51 | 0,51 | 12,2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1,53 | 0 | 0 | 196 |
| Ramblla Tartala (6) | RA | 40,4 | 20,2 | 4,66 | 7,25 | 5,18 | 0 | 0 | 1,04 | 0,52 | 1,04 | 8,29 | 11,4 | 0 | 0 | 203 |
| Saladar (6) | SA | 87,4 | 2,74 | 1,92 | 5,49 | 0 | 0 | 1,09 | 0,27 | 0 | 0,27 | 0,54 | 0,27 | 0 | 0 | 364 |
| Sud de Almeria (6) | SAL | 40,2 | 10,9 | 3,8 | 10,3 | 4,99 | 1,09 | 1,09 | 1,63 | 0,54 | 4,38 | 9,24 | 10,9 | 0 | 0,54 | 239 |
| Système central (3) | SC | 49,91 | 5,1 | 0 | 3,66 | 0 | 0,15 | 0,62 | 0,47 | 2,07 | 2,38 | 0 | 7,01 | 0,63 | 28 | 672 |
| Sierra Cazorla (1) | SCA | 41,05 | 9,47 | 7,36 | 2,1 | 0 | 0 | 5,26 | 0 | 1,05 | 0 | 1,05 | 32,63 | 0 | 0 | 95 |
| Sud France (5) | SF | 57,04 | 4,69 | 2,68 | 12,8 | 0,67 | 0 | 4,02 | 1,34 | 1,34 | 2,01 | 2,01 | 5,36 | 0 | 6,04 | 149 |
| Sierra Morena (2) | SM | 68,42 | 2,4 | 1,12 | 1,77 | 1,5 | 0,25 | 0,36 | 0,42 | 0,98 | 1,85 | 0,47 | 14,36 | 0,03 | 6,14 | ? |
| Tolède (6) | TO | 80,2 | 6,32 | 0,07 | 6,98 | 0 | 1,22 | 1,28 | 0,31 | 0,28 | 0 | 0 | 2,43 | 0 | 0,13 | ? |
| Valladolid (1) | VA | 70,27 | 0 | 2,7 | 1,35 | 0 | 0 | 12,16 | 0 | 6,75 | 0 | 0 | 6,75 | 0 | 0 | 74 |

1981 ; Whitaker *et al.*, 1987a,b ; Pérez Mellado & Corti, 1993 ; Valido & Nogales, 1994 ; Saez & Traveset, 1995 ; Van Damme, 1999 ; Olson *et al.*, 2000 ; Olesen & Valido, 2003). À l'échelle mondiale, seulement 3 % des espèces de lézards consomment de façon plus ou moins importante des végétaux, et ces espèces sont en grande majorité insulaires (King 1996). Les cas les plus poussés de glissement vers un régime végétarien se rencontrent chez les espèces endémiques des îles océaniques (Olesen & Valido 2003). C'est notamment le cas des lézards des Canaries du genre *Gallotia*, qui ont été bien étudiés de ce point de vue (Pérez-Mellado *et al.*, 1997 ; Valido *et al.*, 2003 ; Carretero *et al.*, 2006). Les populations insulaires du Lézard ocellé que nous avons étudiées étant d'âge très récent (quelques milliers d'années), on serait donc dans les premiers stades d'une adaptation insulaire pouvant conduire à terme à des modifications plus profondes sur le plan anatomique et éco-physiologique.

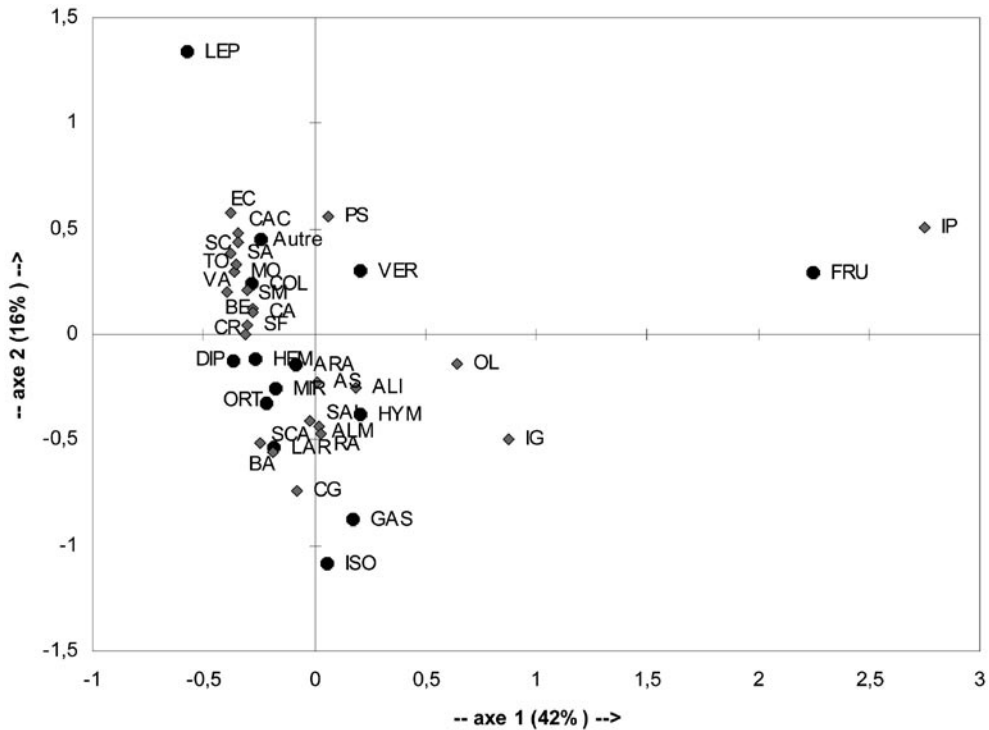


Figure 6.— Position sur le plan factoriel F1 x F2 d'une AFC des populations de Lézard ocellé *Timon lepidus* étudiées, sur le plan du régime alimentaire, en France et en péninsule Ibérique. Les codes concernant les sites (losanges gris) et les types de proies (ronds noirs) renvoient au tableau II. *Correspondence analysis ordination of Ocellated Lizard populations from France and the Iberian Peninsula based on their diet. The codes concerning sites (grey diamonds) or prey types (black circles) refer to table II.*

REMERCIEMENTS

Nous aimerions remercier tout particulièrement Frédéric Beau pour sa participation active dans cette étude. Nous exprimons notre gratitude à Patrick Bayle pour une relecture attentive du manuscrit et pour la traduction du résumé en anglais. Ce travail a bénéficié d'un soutien financier de l'Office National des Forêts, de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes (programme PPF « populations fragmentées et insulaires) et du programme ANR Biodiversité 2005 « A-BI-ME ».

RÉFÉRENCES

- BISCHOFF, W., CHEYLAN, M. & BÖHME, W. (1984).— *Lacerta lepida* Daudin, 1802. Pp 181-210 In : W. Böhme (ed.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Vol. 2 (1). Aula-Verlag, Wiesbaden.
- BROCHARD, T. (1998).— *Evolution du littoral charentais entre Sèvre niortaise et Seudre depuis 10000 ans*. TER de Géographie, Université Bordeaux III.
- CARRETERO, M.A., ROCA, V., MARTIN, J.E., LLORENTE, G.A., MONTORI, A., SANTOS, X. & MATEOS, J. (2006).— Diet and helminth parasites in the Gran Canaria giant lizard, *Galloita stehlini*. *Rev. Esp. Herp.*, 20 : 105-117.
- CASTILLA, A. M., BAUWENS, D. & LLORENTE, G.A. (1991).— Diet composition of the lizard *Lacerta lepida* in central Spain. *J. Herpet.*, 25 : 30-36.
- CHEYLAN, M. & GRILLET, P. (2004).— *Le Lézard ocellé*. Éveil Nature, Belin, Paris.
- CHEYLAN, M. & GRILLET, P. (2005).— Statut passé et actuel du Lézard ocellé (*Lacerta lepida*, Sauriens, Lacertidés) en France. Implication en termes de conservation. *Vie et Milieu*, 55 : 15-30.
- DAJOZ, R. (1996).— *Précis d'écologie*. 6^{ème} édition, Dunod, Paris.
- ESCARRÉ, A. & VERICAD, J.R. (1981).— Fauna alicantina. I. Saurios y Ofidios. *Cuadernos de la fauna alicantina. Publicaciones del Instituto de Estudios Alicantinos*, serie II, 15 : 1-101.
- HERREL, A., HUYGHE, K., VANHOODONCK, B., BACKELJAU, T., BREUGELMANS, K., GRBAC, I., VAN DAMME, R. & IRSCHICK, D.J. (2008).— Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource. *PNAS (USA)*, xxx : 1-4.
- HÓDAR, J.A., CAMPOS, F. & ROSALES, B.A. (1996).— Trophic ecology of the Ocellated Lizard *Lacerta lepida* in an arid zone of southern Spain : relationships with availability and daily activity of prey. *J. Arid Envir.*, 33 : 95-107.
- KING, G. (1996).— *Reptiles and herbivory*. Chapman & Hall, London.
- KREBS, C.J. (1999).— *Ecological methodology*. Second edition, Benjamin-Cummings, Menlo Park.
- KREBS, C.J. (2000).— *Programs for Ecological Methodology*. Version 5.2, Dept. of Zoology, University of British Columbia, Vancouver.
- MACARTHUR, R.H. (1965).— Patterns of species diversity. *Biological Reviews*, 40 : 510-533.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967) — *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- MATEO, J.A. (1988).— *Estudio sistematico y zoogeografico de los Lagartos ocellados, Lacerta lepida Daudin, 1802 y Lacerta pater (Lataste, 1880)*. Thèse de doctorat, Université de Séville.
- MATEO, J.A. & CHEYLAN, M. (1997).— *Lacerta lepida* Daudin, 1802. Pp 246-247 in : J.-P. Gasc, A. Cabela, J. Crnobrnja-Izailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher, P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J.P. Martinez Rica, H. Maurin, M.E. Oliveira, T.S. Sofianidou, M. Veith & A. Zuiderwijk (eds). *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Societas Europaea Herpetologica & Muséum National d'Histoire Naturelle (IEGB/SPN), Paris.
- MELLADO, J., AMORES, F., PARREÑO, F. & HIRALDO, F. (1975).— The structure of a Mediterranean lizard community. *Doñana Acta Vert.*, 2 : 145-160.
- OLESEN, J.M. & VALIDO, A. (2003).— Lizards as pollinators and seed dispersers : an island phenomenon. *TREE*, 18 : 177-181.
- OLSSON, M., SHINE, R. & BA'K-OLSSON, E. (2000).— Lizards as a plant's 'hired help' : letting pollinators in and seeds out. *Biol. J. Linnean Soc.*, 71 : 191-202.
- OUBOTER, P.E. (1981).— The ecology of the island lizard *Podarcis sicula salfi*. Correlation of microdistribution with vegetation coverage, thermal environment and food-size. *Amphibia-Reptilia*, 2 : 243-257.
- PÉREZ-MELLADO, V. (1981).— *Los Lacertidae del Oeste del Sistema Central Ser*. Thèse doctorale, Université de Salamanque.
- PÉREZ-MELLADO, V. (1998).— *Lacerta lepida* Daudin, 1802. Pp. 198-207 in : A. Salvador, (coord.). *Reptiles. Fauna Iberica, Vol. 10*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigación Científicas, Madrid.
- PÉREZ-MELLADO, V. & CORTI, C. (1993).— Dietary adaptation and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia : Sauria). *Bonn. Zool. Beitr.*, 44 : 193-220.
- PLEGUEZUELOS, J.M., HONRUBIA, S. & MATEO, J.A. (1999).— *Lacerta lepida* (Ocellated Lizard) Necrophagia and oophagia. *Herpetol. Rev.*, 30 : 42.
- ROSALLES, B., CAMPOS, F., HÓDAR, J.A. & CAMACHO, I. (1992).— La alimentación de *Lacerta lepida* en una zona semiárida del sureste peninsular. *Resúmenes del II Congreso Luso- Español de Herpetología, Granada* : 78
- SAEZ, E. & TRAVESSET, A. (1995).— fruit and nectar feeding by *Podarcis lilfordi* (Lacertidae) on Cabrera Archipelago (Balearic Island). *Herpetol. Rev.*, 26 : 121-123.
- SMITH, B. & WILSON, J.B. (1996).— A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*, 76 : 70-82.
- VALIDO, A., NOGALES, M. & MEDINA, F.M. (2003).— Fleshy fruits in the diet of Canarian lizards *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the island of Tenerife. *J. Herpetol.*, 37 : 741-747.
- VALIDO, A. & NOGALES, M. (1994).— Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in xeric habitat of the Canary Island. *Oikos*, 70 : 403-411.
- VALVERDE, J.A. (1967).— *Estructura de una comunidad mediterranea de vertebrados terrestres*. C.S.I.C., Madrid.
- VAN DAMME, R. (1999).— Evolution of herbivory in Lacertid lizards : effets of insularity and body size. *J. Herpetol.*, 33 : 663-674.

- VICENTE, L.A. (1989).— *Sobre a historia natural dos repteis da ilha Berlenga, sindrome de insularidade*. Dissertação de Doutoramento, Faculdade de Ciencias, Universidade de Lisboa.
- VICENTE, L.A., ARAÚJO, P.R. & BARBAULT, R. (1995).— Trophic ecology of *Podarcis bocagei berlengensis* and *Lacerta lepida* (Sauria, Lacertidae) on Berlenga Island (Portugal). *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 50 : 317-351.
- WHITAKER, A.H. (1987a).— The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies. *N. Zeal. J. Bot.*, 25 : 315-328.
- WHITAKER, A.H. (1987b).— Of herbs and herps. The possible roles of lizards in plant reproduction. *Forest Bird*, 18 : 20-22.