

LE PEUPELEMENT HERPETOLOGIQUE
D'UN MASSIF DU HAUT-LANGUEDOC
II. INFLUENCE DE QUELQUES FACTEURS
SUR LA REPARTITION DES REPTILES

F. LIVET

*Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés
Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier (1)*

L'étude de l'herpétofaune de la Montagne Noire (Espinouze) a été abordée dans un travail antérieur (Livet et Bons, 1981). Nous y avons établi la liste des espèces présentes et précisé la répartition altitudinale de chacune d'elles.

Si les Amphibiens sont peu facilement accessibles dans la région, les Sauriens et Ophidiens en revanche sont observés de façon relativement aisée. Il était donc intéressant d'essayer de préciser quelques-unes des dimensions de la niche écologique des espèces les plus abondantes.

**METHODES : ESTIMATION DE DENSITE,
PARAMETRES DESCRIPTIFS DU MILIEU**

Le problème majeur lorsqu'on s'intéresse à l'écologie des Reptiles *in natura*, est celui des estimations de densité. Ces animaux sont, en France, relativement difficiles à trouver ; il est donc malaisé d'avoir une bonne idée des effectifs de chaque espèce.

Nous avons supposé qu'un observateur attentif, parcourant lentement à pied un milieu estimé par lui « homogène », observait une quantité de Reptiles proportionnelle à leur densité dans ce même milieu pour une distance parcourue donnée : cette quantité observée n'est donc qu'un indice de densité (dl). Il est bien évident que :

— L'échantillonnage doit tenir compte de la poecilothermie des Reptiles : aussi n'avons-nous réalisé ces comptages que par beau temps (soleil présent).

(1) Adresse : Place Eugène-Bataillon, F. 34060 Montpellier.

— Cela suppose qu'un pourcentage fixé () la population de Reptiles sorte des abris au moment de l'échantillonnage (sans pour cela forcément s'exposer au soleil, car de toute manière, la fuite des espèces permet de les identifier). Ce postulat ne correspond pas forcément à la réalité en été, lorsque l'exposition au soleil ou les sorties ne sont quelquefois plus nécessaires à la thermo-régulation. Les Ophidiens peuvent être en chasse, ou en repos dans des galeries ou des abris par exemple.

— Le milieu estimé « homogène » ne l'est en fait qu'au niveau de la « formation végétale », de la présence des espèces végétales dominantes, de l'aspect du sol ou de la présence d'eau ; mais il se peut fort bien qu'il soit en fait hétérogène par la perception qu'en ont les Reptiles. Le pourcentage d'abris, de places d'exposition solaire, de galeries de Rongeurs et d'autres facteurs, peut varier sans que cela affecte l'homogénéité du milieu perçue à l'échelle humaine.

On considérera donc ces indices de densité en étant conscient de leurs limites de validité. Un échantillon comporte 125 m de parcours, l'indice dI est calculé sur 1 000 m, soit huit échantillons.

L'exposition des stations est notée : il s'agit de la micro-exposition de l'endroit où est observé le Reptile, car tous les échantillonnages concernent des versants d'exposition sud. La force et la direction du vent, ainsi que l'étendue de la couverture nuageuse, sont les autres paramètres climatiques utilisés ici.

La description des formations végétales a été abordée. Ce terme évoque la physionomie d'un ensemble de végétaux. Nous nous sommes référés au travail de M. Godron et al. (1968) que nous avons adapté aux caractéristiques des espèces étudiées. Les termes de pelouses, prairies, landes ouvertes, fermées ou boisées, futaies ouvertes et fermées, etc., permettent de décrire le milieu en tenant compte de la disposition des strates de végétation. Les principales espèces végétales qui contribuent de façon majoritaire à la constitution de la formation sont relevées, car elles sont témoins, à la fois des conditions climatiques précises et d'autres facteurs importants pour des prédateurs poecilothermes que sont les Reptiles (épaisseur du sol, abris entre les racines, etc.).

Dans cette description des milieux, il ne faut pas oublier certains d'entre eux qui sont liés à des conditions anthropiques : châtaigneraies, prairies, murettes de soutènement, plans d'eau artificiels, ou édaphiques (tourbières, pierriers et chaos rocheux).

I. — LES FACTEURS CLIMATIQUES

L'étude des descripteurs suivants concerne les Ophidiens. L'exposition la plus fréquemment relevée reste le sud comme on pouvait s'y attendre, et ceci reste valable pour chacune des espèces prise séparément. La nécessité d'une thermorégulation efficace

est déterminante car les Reptiles qui cherchent la chaleur du soleil sont plus facilement visibles que ceux qui chassent ou se déplacent sous le couvert.

En calculant un indice de présence qui tient compte du nombre d'échantillonnages effectués dans les différentes conditions en ce qui concerne la force du vent, on remarque que les observations d'Ophidiens sont plus nombreuses lorsque ce paramètre a une valeur faible ou nulle. Seules les vipères aspics sortent quelquefois lorsque le vent est violent (ce qui se traduit par une agitation des arbres).

Pour ce qui est de la couverture nuageuse, elle s'estime en huitièmes du total de la surface de la voûte céleste, donc de 0 à 8.

Regroupons les données relatives aux couvertures nuageuses 0,1 et 4 d'une part, 5, 6, 7 et 8 d'autre part (2 et 3 ne correspondent pas à un assez grand nombre d'échantillonnages). Ces données sont présentées sous forme d'indice de présence, égal au pourcentage du nombre d'observations de Reptiles par rapport au nombre d'échantillonnages effectués sous une valeur donnée de la couverture nuageuse et dans des biotopes où l'espèce est présente.

TABLEAU I

Indices de présence en fonction de la couverture nuageuse.

(Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'échantillonnages correspondant.)

Couverture nuageuse .	0, 1, 4	5, 6, 7, 8
Vipères	9,97 (411)	7,46 (67)
Couleuvres	5,1 (640)	22,2 (117)

L'hypothèse selon laquelle les vipères n'auraient pas de comportement différent sous ciel clair ou couvert, ne peut être écartée ($t = 0,011$). Par contre les couleuvres sortent significativement plus souvent par ciel couvert.

On peut aussi calculer le barycentre de la distribution des indices de présence en affectant chaque classe du facteur « couverture nuageuse » d'un coefficient (de 1 à 7). Le barycentre est de 3,1 pour la Vipère et de 4,2 pour l'ensemble des Ophidiens.

Le fait que les couleuvres sortent plus souvent par ciel couvert est à mettre en corrélation avec la direction des vents : en effet, les vipères se distinguent encore des autres serpents, puisque leurs sorties semblent se produire surtout par vent du nord et nord-ouest. Les couleuvres sont plus souvent visibles par vent du sud et du sud-est.

Existe-t-il un lien entre la direction du vent et la couverture nuageuse, deux descripteurs qui séparent la Vipère des couleuvres ? En fait, les vents du sud et sud-est s'accompagnent toujours de nuages abondants et de températures douces. Au contraire, les vents du nord, plus froids, éclaircissent généralement le ciel. La Vipère est localisée aux moyennes et hautes altitudes et les grandes couleuvres de même répartition (*Coluber viridiflavus* surtout) n'ont pas été assez souvent rencontrées pour donner lieu à des conclusions valables.

Il se trouve donc que les couleuvres de répartition plus méridionale (*Natrix maura*, *Elaphe scalaris* et *Malpolon monspessulanus*) sortent souvent par vent du sud et temps nuageux lorsque la température est douce (temps souvent orageux).

Les vipères, elles, auraient une thermorégulation plus efficace (elles seraient mieux adaptées aux conditions climatiques plus rigoureuses), ce qui leur permettrait de sortir même par vent violent du nord-ouest (tramontane), lorsque le soleil est présent.

Les facteurs climatiques ponctuels ont donc, au vu de ces quelques données, une action non négligeable sur l'écologie des Reptiles, ce qui était à prévoir puisque ce sont des poecilothermes. Les variations des climats locaux peuvent donc avoir un effet important sur la dynamique des peuplements de Reptiles. Or, le climat de la zone étudiée est un climat « de transition » où les années de type « méditerranéen » alternent avec celles de type « océanique ».

Une spectaculaire variation faunistique observée dans la vallée de Castanet-le-Haut, sur le versant nord du Caroux, au cours des années 1979-1980, peut s'expliquer par des variations climatiques : jusqu'à la fin 1978, l'Ophidien de grande taille que l'on observait

TABLEAU II

Variation faunistique dans la vallée de Castanet-le-Haut.

	1977	1978	1979	1980
Nombre d'observations d' <i>Elaphe longissima</i>	14	8	0	0
Nombre d'observations de <i>Malpolon monspessulanus</i>	0	0	0	7
Nombre d'échantillonnages effectués .	78	55	48	49

Les différences entre les chiffres de 1978 et 1979 pour la Couleuvre d'Esculape et entre 1979 et 1980 pour la Couleuvre de Montpellier sont significatives à 99 % ($p = 5,7 \cdot 10^3$ et $1,58 \cdot 10^3$).

souvent dans ce site sub-méditerranéen était la Couleuvre d'Esculape. La dernière observation de cette espèce à Castanet eut lieu le 1-VIII-78. L'absence d'observation de toutes grandes couleuvres fut constatée jusqu'au 30-IV-80, date à laquelle les individus de *Malpolon monspessulanus* furent observés de la même façon que ceux d'*Elaphe longissima* l'avaient été précédemment (Tableau II).

Est-ce un exemple de variation de composition faunistique due à la compétition interspécifique ? Toujours est-il que quelques *Lacerta lepida* furent observés en même temps que les couleuvres

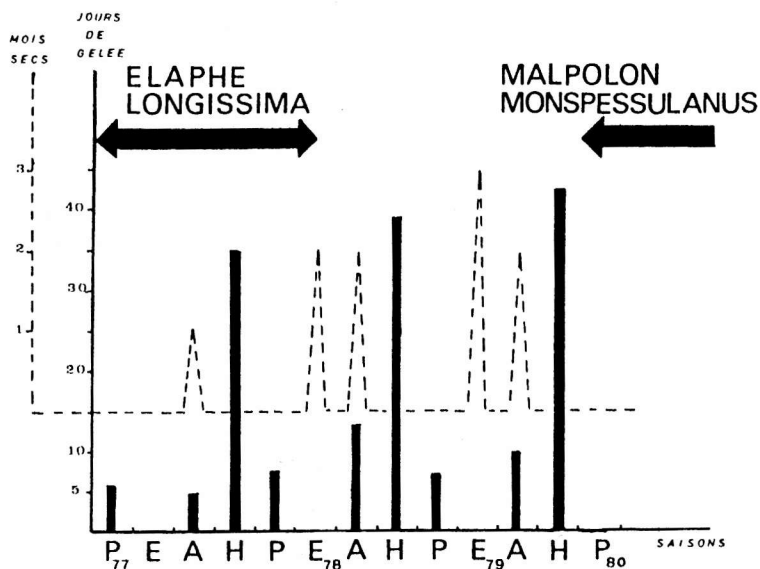


Figure 1. -- Variations climatiques (mois secs de Bagnouls et Gausson, et nombre de jours de gelées par saisons, d'après les relevés de la station d'Heperian) et modification du peuplement d'Ophidiens de 1977 à 1980 à Castanet-le-Haut, Hérault.

de Montpellier, alors que nous n'avions jamais rencontré cette espèce auparavant. La présence simultanée de deux espèces méditerranéennes laisse à penser que la principale cause de ce changement de faune est plutôt d'origine climatique.

Il nous a paru intéressant d'étudier quelques-uns des facteurs climatiques les plus susceptibles d'agir sur les populations de Reptiles.

La figure 1 présente les facteurs qui pourraient influencer sur la survie au cours de l'hibernation (températures froides) et ceux qui sont considérés comme témoins des tendances méditerranéennes des climats (nombre de mois « sec »).

On considère un mois comme « sec » si $P \leq 2T$ (Bagnouls et Gausson, 1953 et 1957) ; les saisons ont regroupé les mois suivants :

- Hiver (H) = décembre, janvier, février
- Printemps (P) = mars, avril, mai
- Été (E) = juin, juillet, août
- Automne (A) = septembre, octobre, novembre

On constate ici qu'à Herepian, la station la plus proche de Castanet, les conditions d'hivernage ont été de plus en plus rigoureuses au cours des années 1978 à 1980. Par contre, le nombre de mois « secs » a augmenté parallèlement. Ce serait donc plutôt une tendance plus méditerranéenne du climat qui aurait avantagé des espèces plus méridionales comme la Couleuvre de Montpellier ; cette espèce (comme d'ailleurs le Lézard ocellé) supporte bien le froid en hiver, mais a besoin de chaleur en été.

II. — LES DENSITES EN REPTILES DES DIFFERENTS MILIEUX DE L'ESPINOUZE

A. LES GRANDS GROUPES DE FORMATIONS

Les formations rencontrées ont leur physionomie marquée par des espèces dominantes, caractéristiques des étages bioclimatiques ou des conditions édaphiques particulières.

L'étage méditerranéen est représenté par :

- des maquis à Chênes verts ;
- des landes à *Spartium junceum* ;
à *Erica arborea* ;
ou à *Cistus salviaefolius* ;
- des pelouses à *Brachypodium ramosum*.

L'étage subméditerranéen comporte :

- des landes à *Spartium junceum* ;
à *Erica arborea* ;
à *Buaxus sempervirens* ;
- des pelouses à *Brachypodium phoenicoïdes* ;
à *Brachypodium pinnatum* ;
ou à *Festuca duriuscula*.

Les futaies de Chênes sessiles de l'étage collinéen sont rares et souvent remplacées par :

- des landes à *Cytisus scoparius* et *Pteridium aquilinum* ;
- quelques landes à *Cytisus purgans*.

Les hêtraies montagnardes constituent les formations d'altitude avec les landes à *Cytisus scoparius*, les landes à *Erica cinerea* et *Calluna vulgaris*, les landes à *Cytisus purgans* et quelques pelouses à *Festuca duriuscula* et *Festuca paniculata*.

Pour chaque formation ou milieu nous avons tenté d'obtenir les valeurs représentatives des densités correspondantes de Reptiles. L'indice relatif de densité que nous avons calculé est un indice de type linéaire : il s'agit du nombre de Reptiles observés sur 1 000 m de parcours en milieu homogène. Le nombre des observations est cependant faible et il nous a paru intéressant de regrouper les Sauriens d'une part, les Ophidiens d'autre part, pour avoir des chiffres statistiquement valables.

Seules les formations qui ont donné lieu à plus de huit échantillonnages ont été considérées. Les tests t utilisés pour comparer deux à deux les dl (indices primaires de densité) donnent des différences significatives à 99 % dans certains cas. On peut ainsi séparer des groupes de formations végétales comme le montrent les tableaux III et IV.

TABLEAU III
Indices de densité (dl) des Sauriens.

Formations	Nombre d'échantillonnages	Indice dl des Sauriens
Landes boisées	83	6,17
Landes très ouvertes (surface de sol nu \geq 25 %)	76	3,79
Landes fermées	190	2,03
Landes ouvertes (surfaces de sol nu < 25 %)	259	1,79
Prés-bois	45	1,24
Futaies fermées	98	0,98
Pelouse	171	0,65

TABLEAU IV
Indices de densité des Ophidiens.

Formations	Nombre d'échantillonnages	Indice dl des Ophidiens
Landes fermées	190	2,20
Landes boisées	83	0,68
Pelouses	171	0,65
Landes ouvertes	259	0,56
Prés-bois	45	0,18
Futaies fermées	98	0,16
Landes très ouvertes	76	0,11

Il ressort de ces tableaux que les Sauriens ont des indices de densité plus élevés que les Ophidiens. Ceci correspond aux niveaux trophiques des uns et des autres. Les Lacertiliens sont insectivores alors que les serpents consomment des Lacertiliens ou des micro-mammifères, ces derniers étant quelquefois consommateurs secondaires. Ceci est sans doute lié au fait que les stratégies démographiques sont plutôt du type *K* pour les serpents et du type *r* pour les Sauriens. Les tailles moyennes plus petites de ces derniers correspondent aussi à cette interprétation (le Lézard ocellé, trop rare, n'a pas été pris en compte). Les indices des Ophidiens « séparent » moins de formations que ceux des Sauriens. L'amplitude d'habitat vis-à-vis de ce descripteur serait donc plus forte chez les serpents dont les densités seraient moins tributaires du type de formation végétale.

On peut tenter d'expliquer les différences et concordances entre les tableaux I et II par des caractères qui semblent importants pour les Reptiles, à savoir, la présence d'abris disponibles et la richesse du milieu en places d'exposition solaire, sources de thermorégulation.

Le tableau V résume les principales différences entre les formations.

TABLEAU V
Caractéristiques des principales formations.

Formations	Nombre de strates	Places d'exposition solaire	Refuges
Landes boisées	3	en lisière	nombreux
Landes très ouvertes	2	très abondantes	peu nombreux
Landes fermées	2	en lisière	nombreux
Landes ouvertes	2	abondantes	peu nombreux
Prés-bois	2	abondantes	peu nombreux
Futaies fermées	2	en lisière	peu nombreux
Pelouses, prairies	1	abondantes	peu nombreux

En règle générale, les landes ont des indices de densité supérieures aux formations arborescentes : celles-ci ne présentent sans doute pas assez de places d'exposition solaire. De plus, la lande constitue un milieu relativement fermé qui possède un microclimat très particulier. Le soleil provoque un échauffement progressif de l'atmosphère confinée sous les chaméphytes ligneux (genre *Cytisus* particulièrement). La température y dépasse régulièrement de 4 à 5° C les valeurs que l'on peut mesurer en dehors de la formation.

Les Ophidiens seraient plus nombreux dans les landes fermées et les Sauriens dans les landes boisées. Une explication peut être avancée : la complexification des landes boisées par rapport aux landes fermées (nombre de strates) pourrait être corrélée avec une diversité supérieure en insectes-proies, ce qui augmenterait la biomasse consommable par les Sauriens.

Les Ophidiens seraient surtout sensibles à l'ensoleillement, une fois la présence de proies assurée (Sauriens et Rongeurs). En effet, les serpents ont souvent des comportements arboricoles sur les genêts des landes qui leur permettent une thermorégulation efficace (ceci a pu être observé au Caroux même chez les vipères aspies) et les phénomènes d'échauffement sous la lande sont sans doute moindres en lande boisée.

Les landes très ouvertes séparent bien les deux groupes de Reptiles : on pourrait expliquer ce décalage par les différences que présente la notion de « refuge disponible » pour des espèces de petite taille (lézards) et pour les animaux plus gros (serpents). Des abris (dalles de gneiss souvent) permettraient aux petits Lacertilien de trouver refuge dans ces landes, mais ne conviendraient plus aux Ophidiens de plus forte taille.

B. LES INDICES DE DENSITÉ PAR ESPÈCES

La surface concernée par les indices linéaires de densité varie bien évidemment suivant le type de formation traversée. Il est donc intéressant d'estimer cette surface, ce qui revient à considérer la distance maximale de perception visuelle d'un reptile immobile dans chaque milieu échantillonné. Soit $L/2$ cette distance.

ds , appelé « indice secondaire de densité », est calculé pour chaque espèce dans chaque milieu à partir des valeurs de dl , « indice primaire de densité », et ds s'exprime en nombre d'individus par hectare (dl se compte en individus par kilomètre) :

$$ds = 10 \, dl/L.$$

Anguis fragilis. — Les plus fortes densités de cette espèce se trouvent en lande fermée à *Cytisus scoparius*, lande ouverte du même genêt, et futaie fermée de *Castanea sativa*.

Ces trois milieux offrent une épaisseur de sol importante. On peut donc penser que l'Orvet est sensible à ce facteur.

Podarcis muralis. — Ces lézards sont abondants sur les murettes de soutènement ($ds = 31,5$), mais la valeur globale de la densité ne rend pas compte de la distribution de ces animaux qui ont des ds très élevés à certains endroits, de valeur nulle à d'autres. Il s'agit, en effet, de « colonies » localisées à des murettes bien précises.

Il ressort de ces tableaux que les Sauriens ont des indices de densité plus élevés que les Ophidiens. Ceci correspond aux niveaux trophiques des uns et des autres. Les Lacertiliens sont insectivores alors que les serpents consomment des Lacertiliens ou des micro-mammifères, ces derniers étant quelquefois consommateurs secondaires. Ceci est sans doute lié au fait que les stratégies démographiques sont plutôt du type κ pour les serpents et du type r pour les Sauriens. Les tailles moyennes plus petites de ces derniers correspondent aussi à cette interprétation (le Lézard ocellé, trop rare, n'a pas été pris en compte). Les indices des Ophidiens « séparent » moins de formations que ceux des Sauriens. L'amplitude d'habitat vis-à-vis de ce descripteur serait donc plus forte chez les serpents dont les densités seraient moins tributaires du type de formation végétale.

On peut tenter d'expliquer les différences et concordances entre les tableaux I et II par des caractères qui semblent importants pour les Reptiles, à savoir, la présence d'abris disponibles et la richesse du milieu en places d'exposition solaire, sources de thermorégulation.

Le tableau V résume les principales différences entre les formations.

TABLEAU V

Caractéristiques des principales formations.

Formations	Nombre de strates	Places d'exposition solaire	Refuges
Landes boisées	3	en lisière	nombreux
Landes très ouvertes	2	très abondantes	peu nombreux
Landes fermées	2	en lisière	nombreux
Landes ouvertes	2	abondantes	peu nombreux
Prés-bois	2	abondantes	peu nombreux
Futaies fermées	2	en lisière	peu nombreux
Pelouses, prairies	1	abondantes	peu nombreux

En règle générale, les landes ont des indices de densité supérieures aux formations arborescentes : celles-ci ne présentent sans doute pas assez de places d'exposition solaire. De plus, la lande constitue un milieu relativement fermé qui possède un microclimat très particulier. Le soleil provoque un échauffement progressif de l'atmosphère confinée sous les chaméphytes ligneux (genre *Cylisus* particulièrement). La température y dépasse régulièrement de 4 à 5° C les valeurs que l'on peut mesurer en dehors de la formation.

Les ronciers, les vignes en friche, les landes boisées à *Cistus salviaefolius*, *Erica arborea* et *Castanea sativa* ainsi que les landes boisées à *Spartium junceum* et *Quercus pubescens* ont de forts indices.

A l'opposé, les landes boisées à *Pteridium aquilinum* et *Fagus sylvatica* et les landes fermées à *Calluna vulgaris* ont des indices très faibles, ainsi que les futaies et les vignes cultivées. On peut interpréter ces résultats en soulignant l'abondance des strates en lande boisée, source de richesse en insectes. Le climat plus froid des landes boisées à fougères, la pauvreté de l'entomofaune des landes à Callune, l'absence d'ensoleillement des futaies et les pesticides des vignes sont autant de facteurs défavorables aux lézards.

Coluber viridiflavus. — Les données sont rares mais concordent avec celles des autres espèces : les ronciers ont les indices les plus forts.

Elaphe longissima. — Cette couleuvre présente un indice maximal en lande boisée à *Spartium junceum* et *Quercus pubescens*.

Malpolon monspessulanus. — Les valeurs les plus fortes des ds concernent les ronciers, puis les landes fermées à *Cytisus scoparius* et les landes boisées à *Cistus salviaefolius* et *Castanea sativa*.

Les futaies ont des indices nuls, de même que les landes ouvertes. Ces formations, les unes peu ensoleillées, les autres sans beaucoup d'abris pour un serpent de cette taille (jusqu'à 2,50 m de long), ne doivent être que des milieux de passages éventuels.

Natrix maura. — Ce serpent a de forts indices près des cours d'eau et dans les ripisylves qui les bordent. Les landes boisées à *Erica arborea* et *Quercus ilex* en contiennent souvent car elles constituent les ripisylves des gorges méditerranéennes du massif. Les ronciers ont aussi de forts indices.

Vipera aspis. — Ronciers et murettes (milieux d'ailleurs souvent associés) ont des ds élevés ainsi que les landes fermées à *Cytisus scoparius*.

C. CONCLUSIONS

Nous n'avons cité ici brièvement que quelques-uns des 31 milieux différents que nous avons échantillonnés sur plus de 1 km de long (39 milieux en tout). En considérant l'ensemble de ces milieux, il semble :

-- que les formations méditerranéennes aient les indices les plus élevés. Ceci est à mettre en rapport avec les richesses spécifiques plus fortes des strates altitudinales inférieures du massif (F. Livet, 1978) ;

— que les formations riches en ligneux bas semblent avoir des densités plus fortes en Reptiles ;

— que certains Reptiles seraient sensibles à l'épaisseur du sol : les formations qui correspondent à des sols minces ont des indices très faibles ;

— que l'épaisseur de la litière n'aurait que peu d'influence sur les densités de Reptiles.

Un point nous a paru important à souligner : nous avons pris en compte un habitat bien particulier ; la lisière entre deux milieux. Ces écotones que nous avons échantillonnées pour beaucoup de combinaisons deux à deux des 39 milieux recensés, paraissent « à priori » devoir recéler des indices élevés en Reptiles. Il y est effectivement plus facile de les repérer lorsqu'on recherche ces animaux car la lisière sépare généralement un milieu ouvert d'un milieu fermé.

Or les ds et dl des lisières ont toujours des valeurs relativement faibles ! Une conclusion s'impose : celui qui cherche les Reptiles a effectivement intérêt à regarder le long des lisières mais les densités de Sauriens et Ophidiens y sont inférieures à ce que l'on peut trouver dans des milieux tels que les landes fermées ou boisées.

III. — DIVERSITE SPECIFIQUE ET AMPLITUDE D'HABITAT

A. LES MILIEUX

La probabilité de présence d'une espèce dans un milieu peut être estimée par le quotient P_i du nombre d'individus n_i de l'espèce i , par le nombre total de Reptiles observés dans ce milieu.

H' (Blondel et Isenmann, 1973), diversité spécifique de chaque formation (formule de Schannon et Weaver), peut être calculée telle que $H' = - \sum P_i \text{Log } P_i$.

$E = H' \times 100/H'_{\text{max}}$ estime l'écart de la valeur de H' à sa valeur théorique maximale (lorsque toutes les espèces du milieu sont réparties en nombres égaux).

Le tableau VI donne les valeurs de H' selon les principales formations ainsi que celles de la richesse totale en espèces (S), de la richesse en Sauriens (Ss) et en Ophidiens (So). ($N =$ nombre d'échantillonnages). En regroupant les formations de même type, on constate que la diversité des landes (1,51) est la plus élevée. Elle est suivie par celle des formations herbacées, puis arborescentes. Ceci paraît lié surtout à la grande richesse spécifique des landes. Elles constituent le milieu idéal pour concilier deux facteurs importants pour les Reptiles :

— la présence de nombreux refuges contre les intempéries, le froid et les prédateurs ;

— la possibilité de se chauffer au soleil.

TABLEAU VI

Richesse et diversité spécifiques en Reptiles de quelques milieux.

N = Nombre d'échantillonnages dans le milieu concerné ; E = Indice d'équi-répartition ; So = Richesse en espèces d'Ophidiens ; Ss = Richesse en espèces de Sauriens ; St = Richesse totale en espèces ; H' = Diversité spécifique.

N	E	So	Ss	St	H'	
13	79,49	5	2	7	1,55	Lande fermée à <i>Rubus</i> sp.
15	96,27	2	3	5	1,55	Lande fermée à <i>Cytisus scoparius</i>
87	85,09	2	3	5	1,37	Lande fermée à <i>Pteridium aquilinum</i>
85	92,75	0	2	2	0,64	Lande fermée à <i>Calluna vulgaris</i>
30	93,75	1	1	2	0,64	Pré-bois à <i>Salix</i> et <i>Populus</i> sp.
20	80,57	3	1	4	1,12	Chaos rocheux
455	45,22	5	5	10	1,04	Murettes
126	78,18	2	1	3	0,86	Tourbières
105	29,5	3	1	4	0,41	Cours d'eau
134	76,98	1	3	4	1,07	Prairie haute (≥ 10 cm)
28	81,16	1	1	2	0,56	Prairie basse
9		1	0	1	0	Pelouse
15		0	1	1	0	Pré-bois à <i>Quercus ilex</i>
77	98,18	1	2	3	1,08	Lande ouverte à <i>Cytisus purgans</i>
113	74,82	1	3	4	1,04	Lande ouverte à <i>Cytisus scoparius</i>
24	78,18	0	2	3	0,86	Lande ouverte à <i>Erica arborea</i>
8	92,75	0	2	2	0,64	Lande ouverte à <i>Cistus</i>
27	44,93	1	1	2	0,31	Lande ouverte à <i>Buxus sempervirens</i>
10		0	0	0	0	Lande ouverte à <i>Calluna vulgaris</i>
21	94,55	2	1	3	1,04	Lande boisée à <i>Pteridium aquilinum</i> et <i>Fagus sylvatica</i>
14	61,82	1	2	3	0,68	Lande boisée à <i>Spartium junceum</i> et <i>Quercus pubescens</i>
48	47,48	1	3	4	0,66	Lande boisée à <i>Cistus</i> sp., <i>Erica arborea</i> et <i>Castanea sativa</i>
69	79,1	3	3	6	1,42	Ripisylve à <i>Erica arborea</i> et <i>Quercus ilex</i>

Parmi les landes, le type « fermé » offre la plus grande diversité (1,59), puis les landes boisées (1,22) et ouvertes (1,15). Les landes ouvertes typiques ont des valeurs de H' plus grandes que les landes ouvertes dont la surface de sol nu est supérieure à 25 % (dites : « très ouvertes »). La « fermeture » de la physiologie des landes semble donc augmenter leur diversité spécifique en Reptiles.

L'ensemble « prairies et pelouses » a une diversité supérieure à celle des landes ouvertes pour une même richesse. *S. Lacerta viridis* et *Vipera aspis* sont seuls abondants dans ces dernières formations, ce qui abaisse la valeur de E.

Par ailleurs, les prairies hautes (herbes de hauteur supérieure à 10 cm) ont une diversité plus forte que les prairies basses : sans doute est-ce dû au manque d'abris disponibles dans ces dernières.

La diversité des futaies de châtaigniers est la plus élevée de celles des formations de ce type : l'épaisseur du sol et la présence de murettes nombreuses peuvent expliquer le phénomène.

B. LES ESPÈCES

La diversité H' peut aussi refléter la diversité d'habitat de chacune des espèces de Reptiles.

$P_i = n_i / N$ avec n_i = nombre d'individus de l'espèce dans un milieu i .

Et N = nombre total d'individus de cette espèce dans l'ensemble de tous les milieux.

Les amplitudes d'habitat, $AH = e H' \text{ Log } S / \text{Log } N_e$, sont données dans le tableau V, ainsi que les valeurs de E.

S est le nombre de milieux où l'espèce est présente, et N_e est le nombre total de milieux échantillonnés.

TABLEAU VII

Diversité et amplitude d'habitat des Reptiles.

H' = Diversité spécifique ; AH = Amplitude d'habitat .

E = Indice d'équirépartition.

	H'	E	AH
<i>Elaphe longissima</i>	3,41	89,03	18,95
<i>Lacerta viridis</i>	3,15	85,37	13,14
<i>Malpolon monspessulanus</i>	3,07	85,28	11,46
<i>Natrix maura</i>	3,03	83,93	11,51
<i>Vipera aspis</i>	2,62	76,83	7,35
<i>Elaphe scalaris</i>	2,56	94,46	4,65
<i>Anguis fragilis</i>	2,5	84,46	5,11
<i>Coluber viridiflavus</i>	2,25	90,73	3,45
<i>Natrix natrix</i>	2,18	84,82	3,45
<i>Lacerta muralis</i>	2,10	62,19	4,72
<i>Psammodromus atgirus</i>	1,72	88,21	2,4
<i>Lacerta lepida</i>	0,69	100	1,11
<i>Lacerta vivipara</i>	0,3	43,48	1,05

Les espèces y sont classées des diversités les plus fortes en haut aux plus faibles en bas. On a ajouté aux résultats des échantillonnages, les observations (sur les routes en particulier) réalisées au hasard des déplacements. Dans ce cas, les espèces sont notées comme présentes dans les milieux les plus proches du point de contact. Tous les milieux éloignés de moins de $RO/2$ du point d'observation sont considérés comme « proches » : RO est le rayon d'un cercle de surface égale à celle du domaine vital moyen de l'espèce considérée. $RO = 60$ m pour les couleuvres, $RO = 5,4$ m pour les vipères locales.

Les amplitudes d'habitat (AH) suivent l'ordre des diversités (H') sauf dans le cas de la Couleuvre de Montpellier et de la Couleuvre vipérine, de la Couleuvre à échelons et de l'Orvet, de la Couleuvre à collier et du Lézard des murailles. Ceci s'explique par le fait que la Couleuvre de Montpellier est plus rare que la Vipérine : or, AH intègre mieux la présence des espèces rares. La même explication est valable pour les autres cas.

Trois groupes de Reptiles peuvent être distingués.

1. Valeurs fortes de AH et H' ($H' \geq 3,03$). Le groupe comprend la Couleuvre d'Esculape, le Lézard vert, la Couleuvre de Montpellier et la Vipérine.

2. Valeurs moyennes de H' ($2,10 \leq H' \leq 2,62$). On y trouve la Vipère, la Couleuvre à échelons, la Couleuvre verte et jaune, la Couleuvre à collier et le Lézard des murailles.

3. Valeurs faibles de H' ($H' \leq 1,72$). Le Psammodrome, le Lézard ocellé et le Lézard vivipare constituent ce groupe.

G. Cheylan (1979) indique les valeurs de H' inversées entre les deux Couleuvres du genre *Elaphe*.

Nous reproduisons dans le tableau VII les valeurs qu'il donne pour un ensemble de quatre milieux différents :

TABLEAU VII

Valeurs de H' dans deux localités méditerranéennes.

	H' (Cheylan)	H' (Livet)
<i>Malpolon monspessulanus</i>	1,05	3,07
<i>Coronella girondica</i>	1	---
<i>Elaphe scalaris</i>	0,32	2,56
<i>Elaphe longissima</i>	0	3,41

Ce tableau ne permet aucune comparaison des H' pour une même espèce dans les deux localités puisque le nombre de milieux

pris en compte est très différent. Mais les ordres respectifs dans lesquels les H¹ classent les espèces peuvent être comparés.

La grande différence entre le massif de la Sainte-Victoire, étudiée par G. Cheylan, et le massif de l'Espinouze est d'ordre climatique.

En Provence, la Couleuvre à échelons, très thermophile, peut exploiter une grande variété de milieux dont les caractéristiques climatiques lui permettent de survivre. En Espinouze, le climat est beaucoup plus humide (à même altitude) et cette Couleuvre ne peut dépasser la zone strictement méditerranéenne des fonds de vallées où la diversité des milieux est moindre.

L'Ésculape, par contre, supporte bien le froid et sa valence altitudinale est d'ailleurs bien plus étendue. Une autre explication peut être avancée : l'Espinouze est un massif cristallin acide (gneiss), dont la variété de milieux est peut-être moindre, aux basses altitudes, que celle des calcaires de la Sainte-Victoire.

Les amplitudes d'habitat comparées de deux Reptiles peuvent donc varier d'une région à l'autre. Ce phénomène est une des composantes de l'équilibre fluctuant auquel aboutit la compétition interspécifique. *Elaphe scalaris* semble d'ailleurs être capable de s'adapter à des conditions variées malgré sa xérophilie puisque son amplitude d'habitat est relativement élevée compte tenu de sa répartition altitudinale restreinte.

Nous remarquerons que les trois Reptiles qui ont les amplitudes d'habitat les plus élevées allient à la fois grande taille et vaste répartition altitudinale.

IV. — CONCLUSION

Nous n'avons utilisé ici que certains descripteurs pour évaluer l'importance du rôle des facteurs écologiques sur la répartition des Reptiles.

Bien que la durée de l'étude (3 ans) n'ait pas permis d'accumuler suffisamment de données pour préciser en détail l'action de ces facteurs, certains d'entre eux ont un effet non négligeable sur l'écologie et la répartition des Reptiles. Les variations de ces facteurs (climat, structure de végétation) d'une année à l'autre modifiant de façon visible la dynamique des peuplements dans cette région où climat de transition et action humaine (reboisement, drainage, incendies, sont fréquents) sont sources de bouleversements.

Les formations éloignées du stade climacique ont des diversités plus fortes en Reptiles :

Ces bouleversements peuvent être :

— cause d'appauvrissement : c'est le cas des drainages de tourbière et de l'enrésinement systématique entrepris depuis plusieurs années ;

— cause d'enrichissement : les incendies permettent le maintien de stades préclimaciques riches ; les murettes construites par l'Homme sont très nombreuses. Les populations de Reptiles en ont très certainement bénéficié.

RESUME

Les Reptiles du Caroux-Espinouze (Montagne Noire, France) sont étudiés dans leurs rapports avec quelques facteurs climatiques d'une part, avec les formations végétales d'autre part, au moyen d'itinéraires-échantillons effectués dans les formations homogènes.

Les principaux résultats mettent en évidence :

— Une dépendance beaucoup plus forte des espèces méditerranéennes vis-à-vis de la force du vent et de la température externe par rapport à des espèces septentrionales (*Vipera aspis*).

— Une influence du climat régional dit « de transition » sur les fluctuations du peuplement : des changements faunistiques peuvent s'amorcer en un an seulement.

— Une différence dans le peuplement reptilien selon la formation végétale et le climat. Les landes fermées sur sol épais ont les plus forts indices de densité ainsi que les plus grandes diversités spécifiques.

La fréquence des refuges, l'abondance des galeries des rongeurs-proies, la possibilité d'une thermorégulation efficace, sont des facteurs qui expliquent le phénomène. Les autres landes, les formations herbacées et enfin les formations arborescentes, ont des diversités de plus en plus faibles.

Les amplitudes d'habitat permettent de rassembler les espèces en trois groupes :

Fortes valeurs de l'amplitude d'habitat : *Elaphe longissima*, *Lacerta viridis*, *Malpolon monspessulanus*, *Natrix maura*.

Valeurs de l'amplitude d'habitat moyennes : *Vipera aspis*, *Elaphe scalaris*, *Anguis fragilis*, *Coluber viridiflavus*, *Natrix natrix*, *Lacerta muralis*.

Valeurs de l'amplitude d'habitat faibles : *Psammodromus algerus*, *Lacerta lepida*, *Lacerta vivipara*.

SUMMARY

The plant community structure and the influence of some climatic factors on the distribution and population density of the reptiles of the Caroux-Espinouze mountain range (Southern France) are discussed. Fixed transects counts were used to estimate species distribution and abundance.

The activity of the Mediterranean species is influenced more by wind speed and temperature than that of more northern species, e.g. *Vipera aspis*.

The climate of the area, which is intermediate between the Mediterranean and the Atlantic climates, exerts a strong influence on the population density of the reptile species in question. The structure of the reptile community may vary from year to year depending upon short term climatic fluctuations.

The structure of the plant communities also influences the structure of the reptilian communities, and the population density of the species concerned. Heathland communities with a closed canopy growing on a deep soil harbour the denser and more diverse reptile communities of the area. This may be correlated with the availability of numerous shelters, including rodent burrows, and of many prey species; behavioural thermoregulation may also be facilitated. Species diversity and population density decrease in more open heathland communities, meadows and forests.

Three groups of species can be distinguished on the basis of their range of habitats : (1) those with a wide range : *Elaphe longissima*, *Lacerta viridis*, *Malpodon monspessulanus*, *Natrix maura* ; (2) those with a moderate range of habitats : *Vipera aspis*, *Elaphe scalaris*, *Anquis fragilis*, *Coluber viridiflavus*, *Natrix natrix*, *Lacerta muralis* ; and (3) those with a narrow range of habitats : *Psammodromus algirus*, *Lacerta lepida* and *L. vivipara*.

BIBLIOGRAPHIE

- BAGNOULS, F. et GAUSSEN, H. (1953). -- Saison sèche et indice xérothermique. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 88 : 193-239.
- BAUDIÈRE, A. (1960). -- Remarques sur la flore et la végétation du Parc National du Caroux. *Bull. Ass. Parc Nat. Caroux*, 2 : 13-16.
- BAUDIÈRE, A. (1970). -- *Recherches phytogéographiques sur la bordure méridionale du Massif Central français*. Thèse de doctorat es-Sciences Naturelles, Montpellier, 567 p.
- BLONDEL, F. et ISENMANN, P. (1973). -- L'évolution et la structure des peuplements de Laro-limicoles nicheurs en Camargue. *La Terre et la Vie*, 27 : 62-84.
- BLONDEL, J., FERRY, C. et FROCHOT, B. (1973). -- Avifaune et végétation. Essai d'analyse de diversité. *Alauda*, 41 : 63-84.

- BONS, J. (1967). — *Recherches sur la Biogéographie et la Biologie des Amphibiens et des Reptiles du Maroc*. Thèse Doct. Sc. Nat. Montpellier, 321 p.
- X CHEYLAN, M. (1972). — Observations sur les Reptiles de la Montagne Sainte-Victoire : écologie, répartition, mœurs. *Ann. Soc. Herpét. France* : 25-28.
- CHEYLAN, G. (1979). — *Recherches sur l'organisation du peuplement de Vertébrés d'une montagne méditerranéenne, la Sainte-Victoire, Bouches-du-Rhône*. Thèse de Doctorat d'Université, Paris, 250 p.
- GODRON, M. et al. (1968). — *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. Principe et transcription sur cartes perforées*. C.E.P.E. (C.N.R.S.), Montpellier, 292 p.
- GUILLAUME, C.P. (1975). — *Reptiles et Batraciens de Grande Camargue. Approche comparative avec la faune des Marismas (sud-ouest de l'Espagne)*. Thèse 3^e cycle, Montpellier, 97 p.
- LIVET, F. (1978). — *L'Herpétofaune du nord-est de la Montagne Noire. Biogéographie et Ecologie*. Thèse de Doctorat de spécialité, Ecologie, Montpellier, 202 p.
- X LIVET, F. et BONS, J. (1981). — Le peuplement herpétologique du massif du Haut-Languedoc. I. Inventaire et répartition altitudinale des espèces. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35 : 131-148.