



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE

وزارة التعليم العالي و البحث العلمي

MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEURE ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

جامعة باجي مختار- عنابة

UNIVERSITE BADJI MOKHTAR - ANNABA

FACULTE DES SCIENCES
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE

THESE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE DOCTORAT ES SCIENCES

Spécialité : BIOLOGIE ANIMALE

Intitulé

Approche fonctionnelle de l'écologie de deux espèces de Reptiles Lacertidés insectivores (*Psammodromus algirus* et *Acanthodactylus erythrurus*) et d'un reptile chélonien phytophage (*Testudo graeca graeca*), dans un maquis dunaire du parc national d'El-Kala (Wilaya d'El-Tarf)

Presentée par : M. Rachid ROUAG

Devant le Jury:

M. SOLTANIN.	Professeur	Président	Université Badji Mokhtar. Annaba
M. BENYACOUB S.	Professeur	Directeur de thèse	Université Badji Mokhtar. Annaba
M ^{me} . ARIBI N	Professeur	Examinatrice	Université Badji Mokhtar. Annaba
M ^{me} BENHOUHOU S.	Professeur	Examinatrice	I.N.A. El Harrach
M ^{me} CHALABI G.	Maitre de conférences	Examinateur	Université Chadli Benjedid. El Tarf
M. SI BACHIR A.	Professeur	Examinateur	Université Hadj Lakhdar. Batna

Année universitaire : 2015/2016

REMERCIEMENTS

Je veux tout d'abord exprimer ma gratitude envers le professeur Slim Benyacoub, directeur de ce travail de recherche, pour son engagement, sa disponibilité, ses conseils avisés et sa minutie lors de la correction de ce document. Merci, d'avoir lancé ce projet reptile, de m'avoir fait confiance dès le début de cette entreprise et de m'avoir orienté vers d'autres aussi. Si je suis aujourd'hui un grand passionné de reptiles, c'est en grande partie grâce à vous.

Je veux particulièrement remercier le professeur Nouredine Soltani pour l'intérêt manifesté à l'égard de ce travail et pour m'avoir honoré en acceptant de présider le jury de cette thèse. La gestation du mammouth est enfin achevée !!!

Merci aux membres du jury, les professeurs, Nadia Aribi, Salima Benhouhou, Ghania Chalabi et Si Bachir Abdelkrim d'avoir acceptés cette tâche et pour le temps consacré à lire et juger cette thèse malgré leurs nombreuses obligations.

J'exprime ma reconnaissance au professeur Luca Luiselli, pour l'assistance soutenue durant les traitements statistiques et l'analyse des résultats. Le professeur Gerard De Belair m'a apporté une aide précieuse dans la détermination des plantes, qu'il trouve ici mes sincères remerciements. Je tiens aussi à exprimer ma gratitude aux professeurs Mohamed Benslama et louhichi Brinis qui n'ont pas hésité à m'ouvrir les portes de leurs laboratoires pour procéder aux analyses coprologiques.

Un grand merci à l'ensemble des étudiants qui ont participé à ce travail. Ils ont affronté les labeurs du terrain avec motivation et j'espère qu'ils y ont trouvé ce qu'ils attendaient, alors merci à Chahira, Ghoulem, Hasna, Hamza : rien n'aurait été possible sans leur aide.

Ce travail de longue haleine m'a permis de côtoyer un grand nombre de personnes pour ne pas en oublier, aussi pardonnez moi cette offense. Tous les ingénieurs et techniciens du Parc National d'El-Kala, tous les chercheurs qui ont séjourné à la station biologique d'El-mellah et avec qui j'ai partagé des discussions profitables et des expéditions écologiques inoubliables.

Un salut à tout les herpétologues que j'ai eu la chance de rencontrer lors de mes stages de formation et spécialement El Hassen El Mouden, Tahar Slimani, Mohamed Znari Khalid Ben Kaddour, du laboratoire Biodiversité et Dynamique des Écosystèmes (Maroc) ; Olivier Anthony de

la station biologique de la Tour du valat (France), Olivier Lourdais du Centre d'Etudes Biologique de Chizé (France). Un clin d'œil à ceux avec qui j'ai collaboré notamment Uwe Fritz (Senckenberg Research Institute. Allemagne), Soumia Fahd (Université Abdelmalek Essaâdi, Maroc), Mohsen Kalboussi (Institut Sylvo-Pastoral de Tabarka, Tunisie), Pavel Siroký (University of Veterinary, Brno, république tchèque) et Jose Daniel Anadón (City University of New York)

Bien sûr, je pense aussi aux amis de longue date qui m'ont toujours épaulés, rencontrés pour la plupart sur les bancs de l'université où nous partageons la même passion pour l'écologie: Fatiha la grande, Lylia, Lamia, Raouf, Hadia, Zahra, Hassina, Labiba, Kamel, Nawel, Nacera, Azzi, Fawzi, Mehdi, Ferial, Rym, Walid, Mahiou, et le grand Naino..

Je voudrais finir par remercier ma famille, parce que, quelque soit la vie, on n'est pas là ou on est pour rien ; et c'est un enchainement d'événements qui m'a permis, quelque part, de suivre le chemin qui m'a mené jusqu'ici. Merci surtout à toi, Maman ! Pour ta confiance, tes sacrifices et pour m'avoir communiqué ta force.

Merci à ma doublure, mon acolyte de toujours, ma femme Nadia, qui m'a toujours soutenue, encouragée et boostée, qu'elle trouve ici ma profonde gratitude. Mes filles chéries, Maya, Minyar, et la grande Inès pour son soutien et son éternelle question ; quand est ce que tu vas soutenir papa ?

Ma pensée va également à mes collègues et amis, Bouzid Chalabi et Yassine Chabi, qui nous ont quittés si tôt et si brusquement, ils ont toujours était là quant j'avais besoin d'eux, qu'ils reposent en paix.

RESUME

Le régime alimentaire, la structure de l'habitat et les rythmes d'activités ont été étudiés chez deux lézards sympatriques *Psammotromus algirus* et *Acanthodactylus erythrurus* et une population de tortue mauresque, *Testudo graeca graeca* dans le Parc National d'El Kala (Nord-Est de l'Algérie).

Dans la zone d'étude, les deux lézards sont similaires en longueur et poids corporel. Ils fréquentent les mêmes habitats et ils sont insectivores. Ils se nourrissent principalement sur les coléoptères, formicidés, et les diptères. Le chevauchement du régime interspécifique est très élevé que se soit en termes d'abondance ou de degrés de présence.

Les rythmes d'activités journaliers diffèrent intraspécifiquement selon la saison, et Interspécifiquement entre le printemps et l'été. Il est possible que les différences interspécifiques dans les rythmes d'activités quotidiens puissent faciliter la coexistence des deux espèces étudiées. Le chevauchement des régimes alimentaires élevés peut dépendre des besoins éco-physiologiques de ces deux espèces dans un milieu dunaire, ce qui les oblige à s'attaquer à de proies abondantes et faciles à trouver.

La densité de la tortue mauresque *Testudo graeca graeca*, a été évaluée par capture-marquage-recapture dans une parcelle de 30 ha de surface, elle est de $3,73 \times$ individus ha⁻¹. La maturité sexuelle est atteinte à 7-8 ans chez les mâles et à 9-11 ans chez les femelles. L'âge moyen des tortues est de $13,8 \pm 6,4$ ans. Les femelles ont une taille plus grande que les mâles. La croissance est rapide au cours des premières années chez les deux sexes. Elle s'atténue entre 9-12 ans chez les mâles et 8-10 ans chez les femelles. Le régime alimentaire est composé par des espèces végétales (13 dicotylédones et 3 monocotylédones) et aussi des invertébrés. Les tissus végétatifs sont plus abondants que les tissus reproducteurs dans les fèces. Les dicotylédones (Fabacées, Composées, Primulacées, et Caryophyllacées) représentaient 59,11% de l'alimentation. Le chevauchement alimentaires élevé indique que les mâles, les femelles et les juvéniles ne se partagent pas la niche trophique; les trois groupes consomment les mêmes espèces végétales.

Mots-clés. Algérie, *Psammotromus algirus*, *Acanthodactylus erythrurus*, *Testudo graeca*, démographie, densité, rythme d'activité, alimentation, herbivores, analyse micro-histologique

ABSTARCT

Food habits, structure of habitat and daily activity patterns were studied in sympatric populations of the lizards *Psammodromus algirus* and *Acanthodactylus erythrurus* (Lacertidae) and in a population of the Moorish tortoise, *Testudo graeca graeca* from the Parc National of El Kala (North-Eastern Algeria).

In this area, the two species of lizards inhabited nearly the same habitats and were similar in terms of body length and weight. Both species were insectivorous, and fed primarily upon Coleoptera, Formicidae, and Diptera. The interspecific diet overlap was very high in terms of both the total number of prey items and the per cent of lizards containing a given food type.

Daily activity patterns differed intraspecifically depending on the season, and interspecifically during both spring and summer. It is possible that the interspecific differences in daily activity patterns may help facilitating coexistence of the two study species. The high diet overlap may depend on the convergent eco-physiological needs of these two species in the arid environment, which forces them to preying on a few abundant and easily found prey sources.

The density of *Testudo graeca graeca*, which was assessed by capture-mark-recapture procedures in a study plot of 30 ha surface, was 3,73 individuals \times ha⁻¹. Sexual maturity was reached at 7-8 years of age in the males and at 9-11 years in the females. The mean age of tortoises was 13.8 ± 6.4 years. The females reached larger body size than the males. The growth was rapid during the early years of age in both sexes, and tended to stop completely by the 9-12 years of life in the males and by the 8-10 years in the females. The instantaneous growth of adults, which were recaptured in multiple years, indicated an average growth rate of 11.34 mm/year in the males, and of 26.30 mm/year in the females. Tortoises ate a wide variety of plant species, including 13 dicots and three monocots, and occasionally invertebrates. The number of fragments for a plant species was correlated with plant species cover, and plant vegetative tissues exceeded plant reproductive tissues in the faeces. Dicots (Fabaceae, Composeae, Primulaceae, and Caryophyllaceae) accounted for 59,11% of the diet (faecal fragments). The high dietary (niche) overlap indicates that males, females and juveniles did not partition food resources; all three groups ate the same plant species.

Keywords: Algeria, *Psammodromus algirus*, *Acanthodactylus erythrurus*, *Testudo graeca*, demography, density, Daily activity, feeding, herbivory, faecal pellet analysis.

ملخص

النظام الغذائي و تركيبة البيئة و ايقاع النشاط تمت دراستهم عند سحليتان يعيشان في نفس الوسط هما *Psammmodromus algirus* و *Acanthodactylus erythrurus* وكذلك السلحفاة *Testudo graeca graeca* في الحظيرة الوطنية للقالمة (شرق الجزائر).

في منطقة الدراسة، السحليتان متشابهتان في الطول ووزن الجسم. إنهما يترددان على نفس المواقع و يأكلان من نفس الحشرات. حيث يتغذيان أساسا على الخنافس، و النمل والذباب تداخل النظام الغذائي بين النوعين عالي جدا في وفرة أو درجة تواجد الحشرات.

إيقاعات الأنشطة اليومية مختلفة اعتمادا على الموسم بين فصلي الربيع والصيف. من الممكن أن الاختلافات بين الأنواع في إيقاعات الأنشطة اليومية يسهل التعايش بين النوعان. قد تعتمد الوجبات الغذائية العالية المتداخلة على الاحتياجات الفسيولوجية لكلا النوعين في بيئة الكثبان الرملية، وإجبارهم على اصطيد فرائس وفيرة و سهلة للحصول عليها.

كثافة السلحفاة تم تقييمها عن طريق في قطعه أرضيه مساحتها 30 هكتارا، هو 3.73 فرد/ها. نسبة الجنسين تساوي تقريبا (1:1.06). يتم التوصل إلى مرحلة النضج الجنسي في 7-8 سنوات للذكور و 9-11 سنة للإناث. متوسط عمر السلاحف 6.4 ± 13.8 سنوات. الإناث لديهم حجم أكبر من الذكور. النمو سريع خلال السنوات الأولى في كلا الجنسين. النمو الخطي بمعدل نمو 11.34 ملم / سنة في الذكور و 26، 30 مم / سنة في الإناث. تمت دراسة النظام الغذائي للسلحفاة على 4422 قطع نباتية وحيوانية الموجودة في براز 20 من ذكور، 16 من إناث و 8 من الصغار. يتكون النظام الغذائي من 13 أنواع نباتية ذات فلقتين و 3 ذات فلقه واحده، وكذلك اللاقاريات. الأنسجة النباتية هي أكثر وفرة من الأنسجة التناسلية. هناك تداخل غذائي مرتفع بين الذكور، الإناث والصغار حيث يشتركون في استهلاك نفس المجموعات الغذائية.

كلمات المفتاح: الجزائر، *Psammmodromus algirus*، *Acanthodactylus erythrurus*، *Testudo graeca* الديموغرافيا، الكثافة، التغذية، التحليل النسيجي.

LISTE DES FIGURES

N°	Titre	Page
1.	Les échanges de chaleur chez un ectotherme.	09
2.	Carte de répartition de <i>Psammodromus algirus</i> .	17
3.	Carte de répartition d' <i>Acanthodactylus erythrurus</i> .	18
4.	Aire de répartition de <i>Testudo graeca</i> dans le pourtour méditerranéen	21
5.	Localisation et limites du Parc National d'El Kala	24
6.	Répartition des unités géomorphologiques à travers la wilaya d'El Tarf	26
7.	Rose des vents	28
8.	Carte de localisation de la zone d'étude	30
9.	Carte des principales formations végétale du site d'étude	32
10.	Système de codage utilisé pour <i>Testudo graeca</i>	42
11.	Illustration de la méthode de calcul des domaines vitaux	46
12.	différents habitats dans le site d'étude	48
13.	Mesure de la taille des lézards (LC)	57
14.	Classe de tailles de la population de <i>Psammodromus algirus</i>	58
15.	Distribution des tailles par sexes et âges chez <i>Psammodromus algirus</i>	59
16.	Classe de tailles de la population d' <i>Acanthodactylus erythrurus</i>	60
17.	Distribution de tailles par sexes et âges chez <i>Acanthodactylus erythrurus</i>	61
18.	Classe de poids de la population de <i>Psammodromus algirus</i>	62
19.	Différences de poids par sexes et âges chez <i>P. algirus</i>	63
20.	Classe de poids de la population d' <i>A. erythrurus</i>	64
21.	Distribution de poids par sexes et âges chez <i>A. erythrurus</i>	65
22.	Distribution des tailles et des poids entre <i>P. algirus</i> et <i>A. erythrurus</i>	65
23.	Variation de l'indice de densité des deux espèces au niveau des 4 stations.	67
24.	Distribution des deux espèces selon le recouvrement de la végétation.	69
25.	Distribution des deux espèces selon la hauteur de la végétation.	70
26.	Différence dans la taille du domaine vital par sexes et âges chez <i>P. algirus</i> .	71
27.	Différence dans la taille du domaine vital par sexes et âges chez <i>A. erythrurus</i> .	72
28.	Différence dans la taille du domaine vital entre <i>P. algirus</i> et <i>A. erythrurus</i> .	72
29.	Abondance relative des différentes catégories de proies dans le régime alimentaire des deux espèces de lézards.	76
30.	Spectre du régime alimentaire par âges et sexes chez <i>P. algirus</i>	77
31.	Spectre du régime alimentaire par âges et sexes chez <i>A. erythrurus</i>	78
32.	Fréquences des proies ingérées par le Psammodrome algire	80
33.	Variation du régime alimentaire par catégories d'âges et sexes chez <i>P. algirus</i>	81
34.	Fréquences des proies ingérées par l' <i>Acanthodactyle</i>	82
35.	Variation du régime alimentaire par catégories d'âges et sexes chez <i>A. erythrurus</i>	84
36.	Diversité et Equitabilité du spectre alimentaire des deux espèces de lézards.	85
37.	Variation du rythme d'activité journalier et saisonnier de <i>P. algirus</i>	86

LISTE DES FIGURES (suite)

1.	Variation du rythme d'activité journalier et saisonnier d' <i>A. erythrurus</i>	87
2.	Structure par âge de la population de <i>Testudo graeca graeca</i>	88
3.	Distribution par taille de la population de <i>Testudo graeca graeca</i>	89
4.	Courbe de croissance staturale de la population de <i>Testudo graeca graeca</i>	90
5.	Dimorphisme sexuel de la taille et du poids chez <i>Testudo graeca graeca</i>	93
6.	Illustration des domaines vitaux de 7 tortues (2 femelles et 5 mâles) calculés par la méthode des polygones convexes	94
7.	Méthode utilisée pour étudier les habitats au sein des domaines vitaux.	96
8.	Distribution des tortues dans la zone d'étude en relation avec la structure du couvert végétal	98
9.	Richesse floristiques du site d'étude	99
10.	Composition du régime alimentaire de <i>T. graeca graeca</i>	103
11.	Abondance relative (%) des organes consommés dans les deux types de classe : «Dicotylédones et Monocotylédones » dans l'ensemble des fèces	104
12.	Abondance relative (%) de plantes consommées dans l'ensemble des fèces	105
13.	Variation des composants fondamentaux du régime alimentaire chez les mâles, les femelles et les juvéniles de <i>T. graeca greaca</i>	106
14.	Rythme d'activité annuelle de <i>Testudo graeca graeca</i>	109
15.	Différences écologiques entre <i>A. erythrurus</i> et <i>P. algirus</i>	123
16.	Variation du rythme d'activité journalier des deux lézards au printemps	124
17.	Variation du rythme d'activité journalier des deux lézards en été	126

LISTE DES TABLEAUX

N°	Titre	Page
1.	Distribution des Reptiles dans 11 milieux représentatifs du Parc National d'El Kala.	11
2.	Température (C°) et pluviométrie (mm) mensuelles, enregistrées à El Kala de 2001 à 2010 (Station météorologique d'El Kala)	27
3.	Caractères morphologiques utilisés pour la distinction entre les mâles et les femelles chez <i>Testudo graeca graeca</i>	44
4.	L'échelle mixte de Braun-Blanquet (1952)	49
5.	Classe de tailles de la population de <i>P. algirus</i>	59
6.	Classe de tailles de la population d' <i>A. erythrurus</i>	61
7.	Classes de poids (g) de la population de <i>P. algirus</i>	63
8.	Classes de poids de la population d' <i>A. erythrurus</i>	64
9.	Paramètres de structure de la végétation au niveau des 4 stations	66
10.	Indice de densité spécifique de deux Lézards dans les stations échantillonnés	67
11.	Fréquences d'observations des deux espèces par rapport au recouvrement du buisson	68
12.	Fréquences d'observations des deux espèces par rapport à la hauteur du buisson	70
13.	Domaine vitale par âge et sexe	71
14.	Diversité du régime alimentaire des deux espèces sympatriques	73
15.	Abondance des items proies dans les estomacs des deux espèces de lézards	74
16.	Abondance relative i (%) des proies ingérées	75
17.	Répartition des proies de <i>P. algirus</i> selon le degré de présence D (%)	79
18.	Degré de présence D (%) des proies dans le spectre alimentaires des catégories d'âges et de sexes chez <i>P. algirus</i>	81
19.	Degré de présence D (%) des proies dans le spectre alimentaires des catégories d'âges et de sexes chez <i>A. erythrurus</i>	83
20.	Variation de la diversité et de l'équitabilité.	85
21.	Croissance staturale de quatre individus de <i>Testudo graeca graeca</i>	91
22.	Paramètres morphologiques de <i>Testudo graeca graeca</i>	92
23.	Domaine vital calculé par la méthode du polygone convexe	95
24.	Distance parcourue de quelques individus recapturés	95
25.	Analyse des habitats au sein des domaines vitaux	97
26.	Recouvrement des différentes espèces végétales échantillonnées	100
27.	Nombre d'épidermes trouvés (Ab) et Abondance relative A (%) des divers constituants du régime identifiés dans les fèces de <i>T. greaca greaca</i>	101
28.	Diversité trophique alimentaire de <i>Testudo greaca greaca</i>	108
29.	Variation de la taille de <i>P. algirus</i> dans différentes localités étudiés	111
30.	Variation de la taille chez <i>A. erythrurus</i> dans différentes localités étudiés	112
31.	Degré de présence (%) des Arachnides dans l'alimentation des deux espèces	118

LISTE DES PHOTOS

N°	Titre	Page
1.	A. Psammodrome algire (<i>P. algirus</i>) ; B. Acanthodactyle algire (<i>A. erythrurus</i>)	19
2.	<i>Testudo graeca</i> dans son milieu naturel	20
3.	Nid à quatre œufs découvert sur le site d'étude	22
4.	Diversité remarquables des habitats et des espèces	29
5.	Vue générale sur la zone d'étude	31
6.	Structure de la végétation du site d'étude	34
7.	Fragments des proies extraits et regroupées en lots homogènes	37
8.	Principales mensurations de la carapace de <i>T. graeca</i>	45
9.	Echantillonnage de la végétation par line-transect	49
10.	Fragments épidermiques d' <i>Anagallis arvensis</i>	52
11.	Les principales étapes de l'analyse coprologique	53
12.	Carapace endommagée suite à un traumatisme	92

SOMMAIRE

<u>INTRODUCTION GENERALE</u>	01
1. Les recherches herpétologiques en Algérie.....	01
2. Les reptiles, un excellent modèle pour les études écologiques.....	04
2.1. Les stratégies alimentaires.....	04
2.2. La sélection d’habitat.....	06
2.3. La thermorégulation.....	07
3. Problématique.....	10
<u>MATERIEL ET METHODES</u>	16
1. LES MODELES BIOLOGIQUES	16
1.1. <i>Psammodromus algirus</i> (Linné, 1758).....	16
1.1.1. Position systématique.....	16
1.1.2. Description de l’espèce.....	16
1.1.3. Répartition du Psammodrome algire dans le Parc National d’El Kala.....	17
1.2. <i>Acanthodactylus erythrurus</i> (Schinz, 1833).....	17
1.2.1. Position systématique.....	17
1.2.2. Description de l’espèce.....	18
1.2.3. Répartition de l’Acanthodactyle dans le Parc National d’El Kala.....	18
1.3. <i>Testudo graeca graeca</i> (Linné, 1758).....	19
1.3.1. Position systématique.....	19
1.3.2. Caractères morphologiques et coloration.....	19
1.3.3. Distribution géographique.....	20
1.3.4. Ecologie de l’espèce.....	21
1.3.5. Statut de conservation.....	23
2. CONTEXTE GEOGRAPHIQUE	23
2.1. Présentation de la région d’étude.....	23
2.1.1. Caractères géomorphologiques.....	25
2.1.2. Caractères climatiques.....	26
2.1.3. Caractères bioclimatiques.....	28
2.1.4. Richesses biologiques.....	29
2.2. Description du site d’étude.....	30

3. METHODOLOGIE D'ETUDE DES LEZARDS SYMPATRIQUES.....	33
3.1. Stations échantillonnées	33
3.2. Biométrie des individus capturés.....	35
3.3. Etude du régime alimentaire.....	35
3.3.1. Matériel de capture.....	36
3.3.2. Méthodes de conservation.....	36
3.3.3. Méthodes de dissection	36
3.3.4. Dénombrement des proies	36
3.3.5. Méthodes d'identification des proies	37
3.3.6. Paramètres de structuration du régime alimentaire.....	37
3.4. Etude des rythmes d'activités.....	39
3.5. Domaine vital.....	39
3.6. Analyse des données.....	40
4. METHODOLOGIE D'ETUDE DE LA TORTUE MAURESQUE.....	41
4.1. Etude des paramètres démographiques de la population.....	41
4.1.1. Méthode d'échantillonnage.....	41
4.1.2. Estimation de la densité.....	42
4.1.3. Sex-ratio.....	43
4.1.4. Structure d'âge.....	43
4.1.5. Croissance	44
4.1.6. Maturité sexuelle.....	44
4.1.7. Mortalité.....	45
4.1.8. Morphométrie.....	45
4.2. Estimation du domaine vital.....	46
4.3. Description de l'habitat.....	47
4.4. Etude du régime alimentaire de la population de <i>Testudo graeca</i>	49
4.4.1. Méthode d'échantillonnage botanique de la zone d'étude.....	49
4.4.2. Analyse du régime alimentaire	50
4.4.2.1. Choix de la méthode coprologique.....	50
4.4.2.2. Description de la méthode coprologique.....	51
4.4.2.2.1. Principe de la méthode.....	51
4.4.2.2.2. Constitution du catalogue de références.....	51
4.4.2.2.3. Collecte et Analyse des fèces.....	52
4.4.2.2.4. Analyse quantitative du régime alimentaire	53
4.4.2.3. Performances et limites d'application de la méthode coprologique.....	54
4.5. Rythme d'activité	54
4.6. Traitement des données.....	54

RESULTATS ET INTERPRETATIONS	57
1. CARACTERISATION DES POPULATIONS DES LEZARDS SYMPATRIQUES	57
1.1. Les paramètres morphologiques.....	57
1.1.1. Longueur museau-cloaque.....	57
1.1.2. Le poids	61
1.2. La niche spatiale.....	66
1.2.1. Structure de la végétation	66
1.2.2. Variation de l'abondance de <i>P. algirus</i> et <i>A. erythrurus</i> dans la succession végétale.	67
1.2.3. Influence du recouvrement de la végétation.....	68
1.2.4. Influence de la hauteur de la végétation.....	69
1.3. Domaine vital.....	71
1.4. La niche trophique.....	73
1.4.1. Diversité du régime alimentaire.....	73
1.4.2. Abondance.....	74
1.4.2.1. L'abondance relative.....	75
1.4.2.2. Degré de présence	79
1.4.3. Chevauchement de niche.....	84
1.4.4. Paramètre de structure du peuplement.....	85
1.5. La niche temporelle.....	86
2. CARACTERISATION DE LA POPULATION DE TORTUE MAURESQUE	88
2.1. Etude des paramètres démographiques de la population.....	88
2.1.1. Estimation de la densité.....	88
2.1.2. Sex-ratio.....	88
2.1.3. Structure par âge.....	88
2.1.4. Structure par taille.....	89
2.1.5. Croissance.....	90
2.1.6. Maturité sexuelle.....	91
2.1.7. Mortalité.....	91
2.1.8. Dimorphisme sexuel.....	92
2.2. Estimation du domaine vital.....	93
2.3. Analyse de l'habitat	96
2.4. Etude du régime alimentaire.....	99
2.4.1. Inventaire floristique.....	99
2.4.2. Taux de recouvrement des espèces végétales dans la zone d'étude.....	101
2.4.3. Analyse du régime alimentaire de <i>Testudo graeca graeca</i>	101
2.4.4. Comparaison du régime alimentaire entre les sexes et les catégories d'âge.....	105
2.4.5. Diversité du régime l'alimentaire.....	107
2.4.6. Le chevauchement des niches trophiques.....	108
2.5. Rythme d'activité annuelle.....	108

<u>DISCUSSION</u>	110
1. LES LEZARDS SYMPATRIQUES	110
1.1. Dimorphisme de taille	110
1.2. Niche spatiale.....	113
1.3. Domaine vital.....	115
1.4. Régime alimentaire	116
1.5. Rythme d'activité	123
2. LA TORTUE MAURESQUE	128
2.1. Paramètres démographiques.....	128
2.2. Le régime alimentaire.....	132
2.3. Rythme d'activité annuelle.....	136
<u>CONCLUSION</u>	137
<u>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u>	145
<u>ANNEXE</u>	165

INTRODUCTION



INTRODUCTION GENERALE

1. Les recherches herpétologiques en Algérie

L'herpétologie reste actuellement en Algérie une des disciplines les moins explorées ; et pourtant les premières investigations ont commencé vers la première moitié du 19^{ème} siècle, avec l'apparition des premières notes de Gervais (1835, 1836). La fin du 19^{ème} siècle fût très fructueuse en recherches herpétologiques. Ainsi, beaucoup de travaux apparus ont mis en relief l'importance de l'herpétofaune algérienne. Le plus important est celui de Boulanger G.A. (1891) qui édita un catalogue sur les reptiles et les amphibiens de ce qu'il appelait la «Barbarie», représentée par le Maroc, l'Algérie et la Tunisie. En 1894, Olivier E. publia son travail intitulé « Herpétologie algérienne » ou catalogue des reptiles et des batraciens observés en Algérie. Cet ouvrage contient des tableaux dichotomiques très utiles pour la détermination des espèces.

En dehors de cette période, les seuls travaux édités ont concerné essentiellement l'herpétofaune saharienne, notamment ceux de Gauthier R (1931, 1956, 1966, 1968), de Grenot (1968, 1973) et de Vernet et *al.* (1972). En 1996 paraissait l'ouvrage de Schleich et *al.*, « Amphibians and Reptiles of North Africa » qui demeure aujourd'hui la principale référence pour l'herpétofaune algérienne. Ce guide aborde plusieurs aspects liés à la biologie, la reproduction et l'écologie de toutes les espèces de reptiles et amphibiens d'Afrique du Nord. En 1995, Chirio a révisé toutes les espèces de reptiles du massif de l'Aurès.

La synthèse de tout ces travaux fait ressortir une des liste de reptiles la plus diversifié au niveau du bassin méditerranéen et en Afrique du Nord avec environ 80 espèces. La grandeur du territoire algérien a permis l'existence d'un grand nombre d'espèces appartenant à des affinités biogéographiques très éloignées. Cependant, deux grandes entités biogéographiques



se dégagent, une méditerranéenne à 42 % et l'autre saharienne à 34% (Rouag, 2012). Le groupe des lézards est le mieux représenté avec 63 % de la diversité contre 31% pour les serpents et 5 % pour les tortues. La richesse de l'herpétofaune algérienne est tributaire de plusieurs facteurs ; géographiques, climatiques et topographiques. Ces facteurs ont contribué aussi à l'isolement et à la diversification de plusieurs taxons; ce qui a permis l'installation de plusieurs espèces propres à l'Algérie ou bien partagé avec les pays voisins. Ainsi, 13 espèces de reptiles d'Algérie soit 16% du peuplement total sont endémiques au Maghreb et dont la plus grande répartition est localisée en Algérie. Les territoires, algériens et marocains constituent une des plus importante zone d'endémisme dans le bassin méditerranéen (Rouag, 2012).

Actuellement, seuls quelques articles relatifs à la biologie de certaines espèces paraissent de temps à autre (Hammouche et *al.*, 1996 ; Arab et Doumandji, 2003 ; Siroky et *al.*, 2009, etc.). La révision taxonomique basée sur les analyses moléculaires ou morphologiques de certaines espèces récoltées en Algérie et au Maghreb fait, quant à elle, l'objet de plusieurs publications ces dernières années afin de tracer l'histoire biogéographique de l'herpétofaune méditerranéenne (Geniez et Foucart, 1995 ; Carranza et Wade, 2004 ; Fritz et *al.*, 2009 ; Anadón et *al.*, 2012 ; Stuckas et *al.*, 2014, etc.).

Rares donc sont les études qui se sont intéressées à l'écologie des espèces et aussi l'état de conservation de leurs habitats. Ceci peut se comprendre dans la mesure où jusqu'à aujourd'hui on ne dispose pas d'une liste exhaustive des Reptiles d'Algérie ainsi que de leurs répartition et leurs statuts de conservation. La plupart des travaux sont concentrés sur les inventaires. Ce genre travaux peut prendre énormément de temps et nécessite la participation de beaucoup de chercheurs à l'échelle nationale. Néanmoins, certaines espèces qui se caractérisent par leur rareté ou vulnérabilité non seulement en Algérie mais aussi dans leur aire de répartition nécessitent qu'on les étudie de très près afin de mieux les protéger. Parmi ces espèces figure la Tortue grecque (*Testudo graeca*) objet de notre étude et qui est une espèce très vulnérable, soumise à des menaces qu'on verra en détail ultérieurement. Aussi



comprendre l'organisation des communautés herpétologique dans leurs différents habitats est un élément majeur dans la gestion des habitats et des espèces surtout au niveau des aires protégées qui nécessite un suivi régulier de la biodiversité. Notre étude s'inscrit dans ce contexte où la conservation d'un type habitat peut se révéler primordial pour la sauvegarde d'une espèce ou d'un groupe d'espèces à grande valeur patrimoniale. Dans le Parc National d'El Kala, les maquis dunaires, milieux très productives se montrent d'une grande importance pour l'herpétofaune dans la mesure où ils abritent environ 60 % du peuplement herpétologique du parc national et 13 % de l'herpétofaune algérienne. Ainsi, explorer la niche écologique de certaines espèces nous semble intéressent pour faire sortir les différentes interactions abiotiques (facteurs de l'environnement) et biotiques (interspécifique et intraspécifique) qui maintiennent l'équilibre de ces fragiles écosystèmes. Les Reptiles semble aussi des organismes très intéressent dans l'étude de l'organisation des communautés animales à l'instar des Oiseaux et des Mammifères dans la caractérisation des habitats. Ainsi, l'ectothermie propre au Reptiles va se révéler primordiale dans le choix des habitats et surtout leurs structures.

Dans le monde, plusieurs communautés ont été étudiées, en particulier celles des écosystèmes tropicaux, désertiques (Pianka, 1973 ; Barbault, 1977 ; Barbault & Maury, 1981 ; Barbault et *al.*, 1985 ; Barbault, 1991) et des régions d'Australie, d'Amérique du Nord, et du Kalahari (Pianka, 1969 ; Huey et *al.*, 1977 ; Henle, 1991). De nombreux travaux ont également été réalisés sur l'écologie communautaire des reptiles méditerranéens, celles des serpents (Luiselli & Rugiero, 1991) et des lézards (Polio & Pérez Mellado, 1982, 1988, 1989, 1990 ; Carretero 1993 ; Capula & Luiselli, 1994, Carretero et *al.*, 2006). Les communautés d'Afrique du Nord, demeurent peu étudiées, même si quelques données sont disponibles notamment, pour le Sahara occidental (Grenot et Vernet, 1972), la Tunisie (Nouira, 1982, 1983, 1988) et le Maroc (Znari et *al.*, 2000).



2. Les reptiles, un excellent modèle pour les études écologiques

Dans les années 1980, après avoir connu deux décennies de succès, la théorie de Mac Arthur et Hutchinson sur la vie, dans laquelle la compétition interspécifique est considérée comme le facteur central dans l'organisation des communautés vivantes, a partiellement pris du recul. Ainsi, la concurrence est devenue seulement un facteur parmi d'autres, et ce sont les notions de variabilités spatiale et temporelle qui reviennent le plus dans la bibliographie (Diamond & Case, 1986 ; Barbault & Hochberg, 1992). Dans les années 1960 et 1970, les oiseaux furent les modèles vertébrés les plus utilisés dans les études sur la compétition interspécifique mais dès lors qu'il était évident que d'autres facteurs étaient impliqués dans l'organisation des communautés vivantes, les écologistes se sont intéressés à d'autres groupes de vertébrés, tels que les amphibiens et les reptiles, particulièrement, les lézards qui se sont avérés des organismes idéals pour des études écologiques. Les ectothermes sont souvent abondants, relativement facile à observer et à capturer. Ils montrent des variations morphologiques, comportementales, physiologiques, écologiques, et fréquentent une large gamme d'habitats, y compris les déserts, les prairies, les affleurements rocheux et les forêts. De plus, les lézards présentent une multitude de stratégies de thermorégulation (Pianka, 1973).

Les niches des reptiles sont multidimensionnelles. Au moins trois dimensions importantes ont été identifiées :

- ✓ La niche trophique : les reptiles peuvent être spécialiste ou généraliste et les modes et les stratégies d'alimentation sont variables
- ✓ La niche temporelle : comprend les rythmes d'activités saisonniers et journaliers.
- ✓ La niche spatiale : comprend l'habitat et le micro-habitat.

2.1. Les stratégies alimentaires

La plupart des reptiles se nourrissent d'animaux vivants. Les principales exceptions sont les tortues terrestres, qui sont principalement herbivores. Les stratégies alimentaires diffèrent



selon les groupes d'espèces et aussi selon la variation des habitats. Ainsi, chez les lézards, dans un environnement pauvre en alimentation, un consommateur ne peut se permettre de contourner les proies de qualité inférieure parce que le temps de recherche par item proie est long et la probabilité de rencontrer des proies meilleures est faible (MacArthur et Pianka 1966). Dans un tel environnement, une alimentation généraliste est favorisée. A la différence, dans un environnement riche en nourriture, le temps de recherche par item proie est faible en raison d'un grand potentiel de proies. Dans de telles circonstances, les proies de qualité inférieure peuvent être contournées parce que la probabilité de retrouver une proie de valeur supérieure est élevée. Ainsi la disponibilité alimentaire favorise la sélection de la nourriture et conduit à d'étroites niches alimentaires. C'est l'un des théorèmes les plus vigoureux de la théorie de la quête optimale (Optimal Foraging Theory) (Pianka, 1986).

Le régime alimentaire des lézards est très varié, allant selon les espèces, de généraliste à spécialiste d'une gamme étroite de proie. Ainsi, certaines espèces ne se nourrissent que de fourmis, termites ou scorpions, alors que d'autres préfèrent les oiseaux, les mammifères, ou même les végétaux. Certains lézards sont des chasseurs d'embuscade alors que d'autres sont plus actifs dans leur quête des proies sélectives bien qu'ils s'exposent davantage aux prédateurs (Pianka, 1986).

L'herbivorie est inhabituelle chez les tortues d'eau douce, rare chez les lézards et inexistante chez les serpents (Halliday & Adler, 2002). Les Chéloniens terrestres, en particulier ceux de la famille *Testudinidae*, sont herbivores (Ernst et Barbour, 1989 ; Hailey *et al.*, 2001; Luiselli, 2006). Les Tortues sont influencées dans leurs choix alimentaires par certaines de leurs caractéristiques notamment la taille de l'animal. Les caractéristiques des ressources fourragères influencent aussi la répartition des tortues au sein de l'habitat. Pour ces derniers, le choix d'un habitat est lié à sa valeur alimentaire mais aussi aux risques de prédation, à la présence d'eau et d'abri, au microclimat et à la topographie (Bailey *et al.*, 1996).



Les Reptiles se nourrissent de proies de valeur nutritive variable dans le temps et l'espace. Dans ces conditions, le temps qu'ils doivent consacrer à la récolte d'une quantité suffisante d'éléments nutritifs est une contrainte importante. Ce temps est conditionné par le temps nécessaire pour les autres activités, telles la surveillance des prédateurs, la thermorégulation, la recherche de partenaires sexuels, ...etc. Ainsi, étudier les variations journalières et saisonnières des rythmes d'activité de cette espèce est un facteur important dans la compréhension de son écologie.

2.2. La sélection d'habitat

De nombreuses études sur la sélection de l'habitat par les animaux ectothermes ont confirmé l'importance de la structure de celui-ci dans la thermorégulation. Les tortues préfèrent coloniser les formations arbustives et les terres cultivées correspondant aux habitats à faibles couvertures végétales. La forte sélection pour les terres cultivées pourrait aussi être due à leur rôle dans la ponte des œufs, comme c'est le cas pour certaines populations de *Testudo graeca* (Stubbs et Swingland 1984 ; Swingland et Stubbs 1985). La préférence pour les zones avec une structure de végétation ouverte est susceptible d'être liée aux exigences de thermorégulation des tortues. La couverture herbacée pourrait aussi être utile en tant que descripteur approximatif de la disponibilité des ressources alimentaires.

Chez les lézards, les différentes caractéristiques des micro-habitats peuvent être divisées en deux grandes catégories : structurelles et climatiques. Les caractéristiques structurelles comprennent la nature du terrain, celle du substrat et la végétation. Les caractéristiques climatiques étant l'humidité, la température et la présence de l'ombre « shadiness », elles sont souvent liées entre elles. Ainsi, une espèce qui occupe des micro-habitats relativement humides a généralement une fourchette altitudinale plus élevée et une plus large distribution. Les Lacertidés en Europe montrent une complémentarité des niches. Les espèces qui exploitent des micro-habitats à structures semblables ont tendance à se différencier dans leurs exigences climatiques et vice-versa (Schoener, 1974). Il est prouvé que le domaine vital d'un lézard est limité par la présence d'autres lézards. Heatwole (1977) a examiné un certain

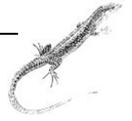


nombre de cas parmi les iguanidés. En effet, une espèce qui existe seule a une large niche spatiale que lorsqu'une seconde forme est présente. Dans un tel cas, la suppression expérimentale de la deuxième espèce peut permettre à la première d'élargir les dimensions habituelles de sa niche. Bien qu'aucune preuve expérimentale ne soit disponible pour les Lacertidés européens, il existe un certain nombre de cas où les différences régionales en grandeur de la niche, en corrélation avec la présence ou l'absence d'espèces syntopiques, suggèrent que le déplacement des habitats peut se produire (Arnold, 1987).

La thermorégulation comporte des ajustements physiologiques et comportementaux qui sont souvent tributaires de l'exploitation de l'habitat. Les lézards des déserts par exemple, pendant le début de la matinée, quand les températures ambiantes sont basses, se localisent dans des microclimats plus chauds de la mosaïque thermique environnementale (par exemple, petites dépressions dans le sol ou sur des troncs d'arbre), en lézardant au soleil en position perpendiculaire aux rayons du soleil, ils optimisent de ce fait la chaleur gagnée. Au cours de la journée les températures ambiantes s'élèvent rapidement et les lézards vont chercher des micro-habitats plus ombrés et plus frais. Certains individus se retirent dans des terriers et d'autres grimpent vers le haut à la recherche d'un air plus frais. De tels ajustements vont permettre à différentes espèces d'être en activité plus longtemps qu'elles pourraient l'être si elles se conformaient aux conditions thermiques ambiantes (Pianka, E.R. 1986).

2.3. La thermorégulation

Les êtres vivent dans un environnement qui exerce sur eux une multitude de pressions et qui sont contrôlés essentiellement par des facteurs abiotiques. Parmi ces facteurs abiotiques, la température est sans doute celui qui montre les fluctuations spatiales et temporelles les plus fortes. La température n'est pas une ressource au sens strict puisqu'elle n'est pas directement consommée par les organismes. Elle peut pourtant être considérée comme une ressource dans le sens où l'accès aux températures favorables pour un individu peut être limité dans l'espace et dans le temps par les fluctuations environnementales mais aussi par la présence de prédateurs ou de compétiteurs (Magnuson *et al.*, 1979).



Les reptiles comptent parmi les organismes qui subissent directement les aléas de leur environnement à cause bien sûr de leur ectothermie. A l'inverse des autres organismes tels que les mammifères endothermes qui peuvent produire de l'énergie par des réactions métaboliques internes ; les Reptiles doivent s'adapter en combinant les stratégies pour maintenir une température corporelle optimale. Ce mode de vie se révèle très intéressant et très avantageux par rapport aux autres organismes vivants dans la mesure où les reptiles peuvent ralentir leur rythme de vie et ainsi leurs besoins énergétiques lorsque les conditions du milieu ne sont pas favorables chose que la plupart des mammifères sont incapables de faire et qui se répercute automatiquement sur leur métabolisme. Ainsi les reptiles ont pu exister jusqu'à notre ère en s'adaptant aux grandes variations climatiques de notre planète (Nagy, 2005).

Pour optimiser leur régulation thermique, les ectothermes ont développé des d'adaptations physiologiques, morphologiques et comportementales. Cependant, la thermorégulation est principalement comportementale (Fig. 01).

Pour atteindre et maintenir une température optimale, ces animaux expriment des comportements variés tels que l'exposition aux radiations solaires «basking», la sélection de substrats chauds (thigmothermie), l'alternance comportementale entre placettes d'insolation et zones fraîches «shuttling behaviour» (Bauwens *et al.*, 1996 ; Dubois *et al.*, 2009), ou des ajustements posturaux destinés à faciliter les échanges thermiques (Bauwens *et al.*, 1996 ; Ayers et Shine, 1997). D'après (Reinert, 1984a) Chez les ectothermes, la thermorégulation représente le principal facteur de sélection de l'habitat (Lelièvre, 2010).

Beaucoup de lézards ectotherme règlent réellement leurs températures corporelles avec assez de précision au cours des périodes d'activité par des moyens comportementaux appropriés, de ce fait réalisant l'homéothermie. Un lézard actif du désert peut avoir une température corporelle identique à celle d'un oiseau ou d'un mammifère.

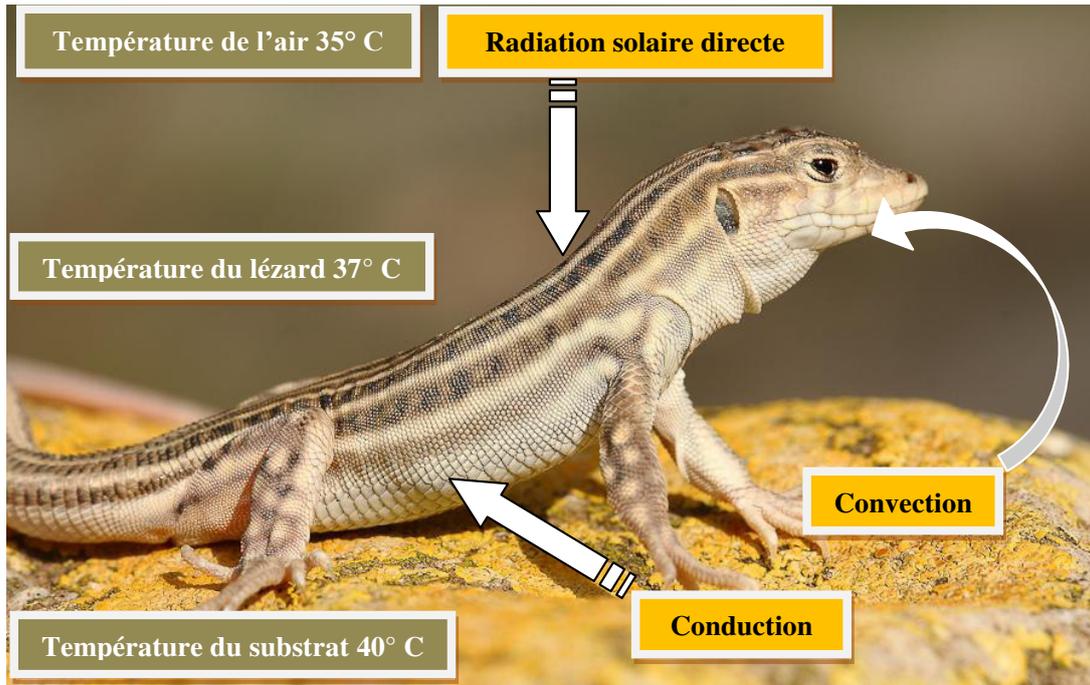
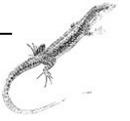
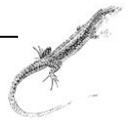


Figure 01. Les échanges de chaleur chez un ectotherme.

Le schéma montre 3 voies d'échange : **1.** gain par radiation, **2.** gain par conduction si la température corporelle de l'animal est inférieure à celle du substrat, **3.** perte par convection si la température corporelle de l'animal est supérieure à celle de l'air (D'après Lelièvre, 2010 modifié)

Chez les lézards, la morphologie peut aussi jouer un rôle important. Par exemple, des variations de couleur peuvent modifier les propriétés thermiques de l'animal (Walton & Bennett, 1993). La taille et la forme de l'animal influencent aussi l'efficacité de sa thermorégulation (Bishop & Armbruster, 1999). En effet, entre un lézard de quelques grammes et un crocodile de plusieurs centaines de kilos, les vitesses de gains et de pertes thermiques seront très différentes. Une masse importante permet donc de garder plus longtemps la chaleur accumulée, mais nécessite un temps plus long pour atteindre une température optimale. C'est pourquoi les ectothermes en milieu tempéré sont généralement de petite taille (Lelièvre, 2010).



3. Problématique

L'objectif de ce travail est d'étudier les modalités d'exploitation des ressources par deux groupes de Reptiles : l'un insectivore, représenté par deux espèces sympatriques de lézards (*Psammmodromus algirus* et *Acanthodactylus erythrurus belli*) et l'autre est un herbivore ; représenté par la seule tortue terrestre d'Algérie, la tortue mauresque (*Testudo graeca graeca*) dans le maquis dunaire du Parc National d'El Kala. Le choix de ces espèces ainsi que leur milieu n'est pas fortuit. En effet, dans le parc national d'El Kala, le maquis dunaire malgré sa simplicité par rapports à d'autres formations plus équilibrée tel que les subéraie et les zenaies renferme 60 % des Reptiles du parc. C'est le milieu le plus riche avec 10 espèces appartenant à des Chéloniens, des Ophidiens et des Sauriens (Tab. 01). Pour les reptiles ce type de milieu ouvert est un terrain idéal dans la mesure où il offre des espaces ouverts nécessaires pour la thermorégulation et la chasse des proies, ainsi que une végétation buissonnante qui permet de fuir les prédateurs. Ainsi, la conservation de l'herpetofaune du parc est étroitement liée à la conservation de ce type de milieu.

Cet habitat est une forme de dégradation des milieux forestiers, représenté essentiellement par les formations à chêne kermès (*Quercus coccifera*) sur sol dunaire et qui borde la partie littorale du Parc National d'El Kala. Ces milieux sont connus par leur simplicité et leur faible diversité biologique. Les conditions écologiques qui prévalent sont relativement contraignantes (terrains filtrants, humidité faible). La flore s'en trouve donc nécessairement appauvrie (Benyacoub, et al. 1998), mais avec une valeur patrimoniale qui reste quant même importante. En effet, elle se caractérise par un taux particulièrement élevée d'espèces endémiques : *Silene choulettii*, *Silene rosulata* et *Rumex aristidis*. On dénombre également 16 espèces rares (*Cakile aegyptiaca*, *Malcolmia parviflora*, *Coronilla repandra*) et très rares (*Maresia malcolmioides*, *Calystegia soldanella*).

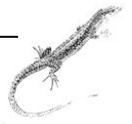


Tableau 01 : Distribution des Reptiles dans 11 milieux représentatifs du Parc National d'El Kala.

Espèces	Milieux									
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	
1. <i>P. algirus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+		
2. <i>T. mauritanica</i>	+	+	+	+	+	+	+			
3. <i>A. erythrurus</i>	+	+	+				+	+		
4. <i>L. pater</i>			+	+	+	+				
5. <i>P. h. vaucheri</i>					+	+				
6. <i>C. ocellatus</i>	+	+	+		+	+		+		
7. <i>C. chalcides</i>					+	+				
8. <i>H. turcicus</i>		+								
9. <i>N. maura</i>	+	+	+					+	+	
10. <i>N. natrix</i>					+	+			+	
11. <i>C. hippocrepis</i>		+								
12. <i>M. monspessulanus</i>	+	+	+				+			
13. <i>M. cucullatus</i>	+	+								
14. <i>T. graeca</i>	+	+								
15. <i>E. orbicularis</i>									+	
16. <i>M. leprosa</i>									+	
Richesse	8	10	7	3	7	7	4	4	4	

M1 : Bocages **M2** : Maquis dunaire **M3** : Maquis arboré **M4** : Subéraie avec sous bois **M5** : Subéraie sans sous bois **M6** : Zéenaie **M7** : Eucalyptaie **M8** : Pinède. **M9** : Zones humides.

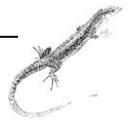
Ces milieux sont souvent soumis à une pression anthropique. Celle-ci peut avoir pour origine des sources diverses : incendies, défrichement, infrastructures, surpâturage, activités touristiques, exploitation des ressources naturelles...etc... Le degré d'impact de cette pression est fonction de la densité de la population. Ces milieux sont aussi caractérisés par l'existence d'un habitat rural dispersé avec la pratique d'une petite agriculture vivrière basée essentiellement sur la culture des arachides. Ces habitats souvent abandonnés par l'homme à cause de l'appauvrissement du sol en matière organique ou encore par la remontée de la nappe phréatique qui asphyxie les cultures évoluent progressivement vers des milieux semi-ouverts avec des éléments de la flore buissonnante locale.



Ce type d'habitats est favorables à l'installation d'une faune diversifiée mais peu abondante. Les mammifères y sont relativement peu abondants (Genette, Hyène, Mangouste et quelques petits rongeurs). Chez les oiseaux, on y observe surtout des espèces thermophiles telles que les Fringillidées (Pinson des arbres, Serin cini...) et les fauvettes. C'est le milieu privilégié pour le Guêpier d'Europe. Ces habitats découverts sont aussi le terrain de chasse pour de nombreux prédateur, notamment les rapaces tel que le circaète jean-le-blanc, l'Elanion blanc ainsi que les rapaces nocturnes (Benyacoub, et *al.* 1998). Le maintien des communautés herpétologiques propres à ce type de milieux est très fragile et dépend essentiellement de leurs stabilités, donc tout facteur de dégradation peut avoir un impact direct sur la survie des espèces qui y sont inféodée. La simplicité de ces milieux ne permet pas d'offrir assez de ressources pour les espèces qui les fréquentent. Ainsi, Les disponibilités trophiques pour les reptiles, insectivores ou herbivores, semblent limitées. L'exploitation de ces ressources va jouer un rôle très important dans l'organisation spatio-temporelle des communautés herpétologiques ; et c'est se que nous cherchons à comprendre dans ce travail.

Les deux espèces de Lacertidés étudiées, *Psammodromus algirus* et *Acanthodactylus erythrurus*, sont phylogénétiquement très proches et similaires morphologiquement ; dans le Nord-Est algérien, ils sont abondants et souvent cohabitent dans les mêmes micro-habitats (Rouag & Benyacoub, 2006). Ainsi, étudier l'écologie des deux espèces à petite échelle est certainement de grand d'intérêt afin de comprendre les mécanismes de partage des ressources. On admet généralement que la compétition entre les espèces taxinomiquement voisine sera plus intense qu'entre des espèces relativement distantes (Ross 1986). Ces espèces sont semblables en plusieurs points (morphologie, physiologie, comportement) et devraient donc avoir des exigences très similaires (Gatz 1979, Connell 1980). Ainsi deux espèces sympatriques peuvent exploiter une ressource commune entraînant un chevauchement considérable de leur niche (Lammens et al. 1985, Townsend et al. 1986, Hanson et Leggett 1986, Werner 1986).

La comparaison de populations sympatriques est une excellente approche pour étudier la compétition interspécifique (Sale 1979, Diamond 1986 et Werner 1986). Une première

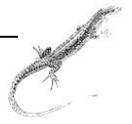


approche est celle de l'étude de l'utilisation des ressources. Dans cette approche, on assume qu'une ressource quelconque (ex. : nourriture,) est limitante et que les espèces sympatriques doivent se partager ces ressources (Hanson et Leggett 1985). La ségrégation des niches semble s'effectuer selon trois principaux axes qui sont la nourriture, l'habitat et le temps (Ross 1986). Ainsi, l'étude du régime alimentaire des lézards a été faite par l'analyse des contenus stomacaux des deux espèces. Nous avons aussi effectué une étude comparative des paramètres morphologies des lézards ainsi qu'une description détaillée de leurs micro-habitats et aussi de leurs cycles d'activités journaliers et saisonniers. Ceci dans l'objectif de mettre en évidence l'impact de chaque facteur sur le partage de la niche entre ces deux espèces.

L'autre espèce de reptile étudiée dans le cadre de ce travail est un herbivore, la tortue Mauresque *Testudo graeca*, seule tortue terrestre d'Algérie. Cette espèce enregistre une phase de déclin dans son aire de répartition ; ce qui lui vaut de figurer sur la liste des espèces considérées comme « vulnérables » par l'UICN et d'être inscrite dans l'annexe II de la convention de Washington, en annexe 'A' du Règlement européen. En Algérie, cette espèce figure dans la liste des espèces protégées.

Les raisons de ce déclin sont multiples mais elles sont liées essentiellement à la dégradation et aux changements des habitats dus aux activités humaines (Bayley et Highfield, 1996 ; Slimani et *al.*, 2001). L'ouverture de nouvelles routes ainsi que l'agrandissement de celles qui existent déjà, fragmentent leurs habitats augmentent leur taux de mortalité par écrasement. Les incendies de forêt peuvent causer de véritables ravages, surtout dans les zones boisées. Ce facteur devient de plus en plus menaçant ces dernières années avec le réchauffement climatique et l'augmentation de la fréquence des incendies.

L'agriculture moderne constitue aussi une autre menace d'une manière directe par écrasement par les tracteurs et autres engins et aussi par l'utilisation des produits chimiques (pesticides, herbicides...) ; et d'une manière indirecte, en défrichant de plus en plus les habitats naturels des tortues.

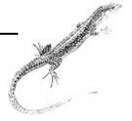


Le ramassage de tortues dans la nature pour alimenter le commerce de cette espèce est une des menaces les plus significatives : durant les années 1960 et 1970, jusqu'à un million de ces animaux étaient capturés chaque année dans les pays d'Afrique du Nord. Lambert (1995) signale que pour la seule année 1969, plus de 300 000 tortues ont été extraites du Maroc pour le commerce d'animaux de compagnie. Cette activité est de plus en plus présente, il suffit de faire un petit tour dans les principaux marchés de nos villes pour constater la présence d'au moins une personne qui s'est spécialisée dans la vente des tortues. Le problème réside aussi dans le fait que les individus ramassés et vendus sont généralement des juvéniles ; sauf que cette classe d'âge constitue le réservoir qui permet de renouveler les populations dans leurs habitats. Un épuisement de cette classe signifie tout simplement la disparition de l'espèce.

Dans un tel contexte, nous devons être en mesure de mieux comprendre l'écologie de cette espèce, d'autant plus que le statut de conservation des espèces est un facteur important pour évaluer l'importance des habitats dans lesquelles ils y vivent. Ce statut représente en outre un outil important lorsqu'il s'agit de fixer des priorités en matière de conservation. Malheureusement, les connaissances actuelles sur l'écologie et les variations démographiques à court et à long terme de ces espèces de reptiles sont très faibles, notamment pour les espèces dont l'aire de répartition couvre la partie Sud de la méditerranée.

Tous ces éléments justifient amplement l'intérêt accordé à l'étude des habitudes alimentaires de cette espèce ainsi qu'à sa démographie. En effet, dans ce travail, nous essayons de fournir les premières données quantitatives et qualitatives sur l'écologie alimentaire de la tortue mauresque en Algérie. La composition du régime sera obtenue par analyse fécale et comparée à un répertoire d'espèces végétales.

La méthode utilisée est la technique la plus couramment employée pour déterminer indirectement les régimes herbivores (Baumgartner et Martin, 1939 ; Hercus, 1960 ; Stewart, 1967 ; Étincelles et Malechek, 1968 ; Chapuis, 1980 ; Varva et Holechek, 1980 ; Garcia-Gonzalez, 1984 ; Mac Donald et Mushinsky, 1988 ; Milton, 1992 ; Mason et *al.*, 1999 ;



Loehr, 2002). Cette technique peut fournir des informations utiles sur des aspects qualitatifs et quantitatifs des régimes herbivores (Chapuis et Didillon, 1987).

Les méthodes dites «coprologiques» font actuellement l'objet d'un regain d'intérêt croissant. Elles remplacent souvent l'analyse des contenus stomacaux dans l'étude des régimes alimentaires des espèces sauvages, des espèces nocturnes et des espèces difficiles à capturer. Elles permettent d'apprécier le mieux possible, tant qualitativement que quantitativement, la nourriture ingérée, en intégrant d'une part, les variations intraspécifiques (sexe, âge, activité physiologique), et d'autre part, les modifications spatio-temporelles de ces régimes alimentaires sans perturbation démographique, ni comportementale des populations (Butet, 1987).

Ces dernières années, beaucoup de travaux importants ont été publiés sur la démographie de *Testudo graeca* (Turner et al., 1984 ; Hailey et al., 1988 ; Hailey et Loumbourdis, 1990 ; Congdon et al., 1993 ; Diaz Paniagua et al., 2001 ; El Moudden et al., 2002 ; Ben Kaddour et al., 2005 ; Bertolero et al., 2007), l'écologie générale (Lambert, 1969, 1981, 1983), la variation géographique (Highfield, 1990a, b) et l'impact du commerce (Highfield, 1994 ; Bayley & Highfield, 1996). Grâce à ces études nous avons appris beaucoup sur ces tortues terrestres. Malheureusement, les habitudes alimentaires sont encore mal connues et limitées aux notes sommaires dans la littérature (Cobo et Andreu, 1988 ; Highfield, 1989 ; Bayley et Highfield, 1996 ; Andreu et al., 2000). Le premier travail qui a abordé en détail l'écologie alimentaire de cette espèce en Afrique du Nord est celui de Ben kkadour et al. (2005) au Maroc grâce à l'analyse coprologique.

Dans ce travail, nous fournirons les premières données sur :

- Les stratégies adoptées par les lézards vivant en sympatrie pour minimiser l'impact de la compétition interspécifique.
- La composition du régime alimentaire d'une population de tortue mauresque ainsi que sa structure démographique.

MATERIEL ET METHODES



MATERIEL ET METHODES

1. LES MODELES BIOLOGIQUES

1.1. *Psammmodromus algirus* (Linné, 1758)

1.1.1. Position systématique

Classe : Reptilia

Ordres : Squamata

Sous ordre : *Lacertilia*

Familles : *Lacertidae*

Genre : *Psammmodromus*

Espèce : *Psammmodromus algirus* (Linné, 1758)

Sous espèce. : *Psammmodromus algirus algirus* (Linné, 1758)

Nom français : Psammodrome algire

Nom anglais : Large psamodromus

1.1.2. Description de l'espèce

La longueur totale est de 18 à 27 cm dont le 2/3 ou les 3/4 pour la queue. Il peut atteindre 31 cm. La coloration de la face dorsale est brune, parfois brun foncé, cuivrée ou olivâtre, plus sombre sur les côtés, qui sont bordés de deux lignes jaunes ou blanchâtres. En arrière de l'épaule, deux à trois taches bleues sont visibles, surtout chez le mâle. La face ventrale est blanche luisant, à reflets irisés, blanc verdâtre ou rougeâtres.

L'espèce est caractéristique du bassin méditerranéen occidental, puisqu'on la trouve en Afrique, du Cap Bon au Nord de la Tunisie jusqu'à la vallée de l'Oued Souss au Maroc. En Europe, elle est présente du Déroit de Gibraltar à la vallée du Rhône (Mateo et *al.*, 2012).

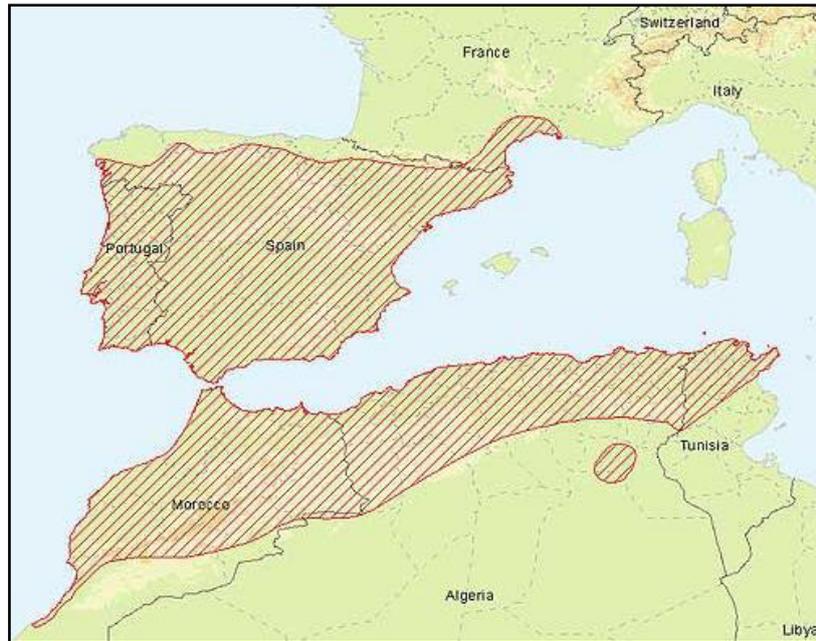


Figure 02. Aire de répartition de *Psammodromus algirus* (UICN, 2014).

1.1.3. Répartition du Psammodrome algire dans le Parc National d'El Kala

Le Psammodrome algire est le Lacertidé le plus commun de la région d'El Kala. Il se rencontre depuis le niveau de la mer jusqu'à plus de 1000 m d'altitude (El Ghorra). Il passe la plus grande partie de son temps autour des pieds des végétaux, sur les rochers ou perché sur les branches de la bruyère, le lentisque ou la filaire. Il évite les zones découvertes, sans végétation. Une importante différence de taille existe entre les populations de plaine et celles de montagne ; en effet, les Psammodromes des formations d'altitude sont plus grands (Rouag, 1993).

1.2. *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz, 1833)

1.2.1. Position systématique

Sup. Classe : Tétrapodes

Classe : Reptilia

Ordres : Squamata

Sous ordre : Lacertilia

Familles : Lacertidae

Genre : *Acanthodactylus*

Espèce : *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz, 1833)

Sous espèce. : *Acanthodactylus erythrurus belli* (Schinz, 1833)

Nom français : Acanthodactyle commun

Nom anglais : Spiny-footed Lizard



1.2.2. Description de l'espèce

Lézard de taille moyenne. Le dessin est gris, brun, ou cuivré, avec des rangées de points pâles, séparées par des barres ou des tâches sombres. Il peut atteindre 80 mm de longueur du museau au cloaque et une longueur totale de 230 mm (Seva, 1982 ; Carretero et Llorente, 1995a, 1995b).

Acanthodactylus erythrurus est connu en péninsule Ibérique, au Maroc et en Algérie. Les tentatives de subdivision en sous espèce ont été nombreuses depuis le siècle dernier. Parmi les auteurs les plus récents, Bons (1967 a) distingue quatre sous espèces, dans notre zone d'étude il s'agit d'*A. e. belli*. Cette dernière est absente en Tunisie (Nouira, 1995), alors que les limites ouest du Parc National s'étirent le long de la frontière algéro-tunisienne.

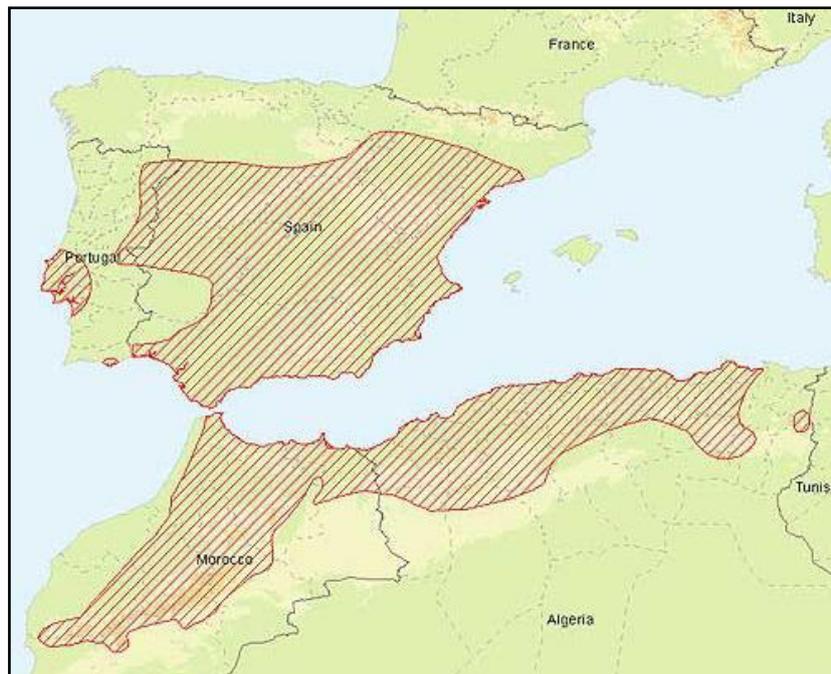


Figure 03. Aire de répartition d'*Acanthodactylus erythrurus* (UICN, 2014).

1.2. 3. Répartition de l'Acanthodactyle dans le Parc National d'El Kala

Les Acanthodactyles sont des habitants des dunes et des lieux sablonneux dont lesquels ils creusent des terriers où ils se réfugient à la moindre alerte (Guibé, 1950). Ce lézard est commun au sein du Parc National, il occupe les terrains secs, ouverts et ensoleillés où il est abondant, courant d'une touffe de *Q. coccifera* à une autre, en sympatrie avec le *Psammodrome* algire. A des altitudes élevées, ce Reptile a tendance à la raréfaction, voire à la disparition.



Photos 01. (A). *Psammodrome algire* (*Psammodromus algirus*) ; (B) *Acanthodactyle commun* (*Acanthodactylus erythrurus*) (© Rouag).

1.3. *Testudo graeca graeca* (Linné, 1758)

1.3.1. Position systématique

Classe : Reptilia Laurenti, 1768.

Ordre : Testudines

S. ordre : Cryptodira

S. famille : Testudinoidea.

Famille : Testudinidae

Genre : *Testudo*

Espèce : *T. graeca* Linné, 1758.

SS. Espèce : *T. g. graeca* Linné, 1758.

Nom français : Tortue mauresque, Tortue grecque,

Nom anglais : Méditerranéen spur-thighed tortoise

1.3.2. Caractères morphologiques et coloration

La tortue grecque est caractérisée par une taille relativement moyenne qui ne dépasse guère 30 cm de longueur. La dossière est modérément bombée et son contour est quadrangulaire ou elliptique. On distingue l'espèce *Testudo graeca* de l'espèce *Testudo hermanni* par la présence d'une supracaudale non subdivisée et de gros tubercules sub-coniques sur la face postérieure de chaque cuisse. Cependant, *T. hermanni* possède seulement un éperon (ou



tubercule) terminal au niveau de la queue. Chaque patte porte cinq doigts (ou griffes). Les avant-bras sont recouverts de grosses écailles blanchâtres qui forment des séries de 5 rangées transversales à leur face antérieure. En générale, les femelles sont nettement plus grosses que les mâles. Ces derniers présentent un plastron postérieurement concave, une queue relativement longue et une plaque supracaudale fortement incurvée vers l'extérieur. Les tubercules fémoraux sur les cuisses sont légèrement plus larges à la base chez les femelles. La coloration est passablement variable. Le plus souvent la dossière est verte foncée à brune ou jaunâtre à olive pâle avec des dessins foncés au milieu et sur la périphérie des écailles. Le plastron est clair au centre et foncé aux bordures.

En Afrique du Nord, la tortue mauresque présente une dossière de couleur pâle qui devient plus prononcée en se dirigeant vers les régions méridionales de son aire de répartition. La tête est tachetée de noir et de jaune (Lambert, 1982).



Photo 02. Testudo graeca dans son milieu naturel (© Rouag).

1.3.3. Distribution géographique

Testudo graeca à une distribution générale autour de la Méditerranée. On la rencontre au Nord-Ouest de l'Afrique, depuis le Maroc jusqu'au Nord-Est de la Libye, en passant par le Nord algérien et la Tunisie (Loveridge & Williams, 1957). En Europe, seuls quelques isolats sont localisés au sud-ouest de l'Espagne et dans les Iles des Baléares (Fig. 4). Valverde (1960) *in* Highfield (1990) reporte l'introduction de certains spécimens de *T. graeca* du Rif, au nord



du Maroc, dans la Réserve Naturelle de Doñana au S-W de l'Espagne. Cette descendance nord-africaine a été confirmée par des techniques ostéologiques (Highfield, 1990) et même par l'analyse de l'ADN mitochondrial (Alvarez *et al.*, 2000). Des petites populations introduites sont également présentes sur les plaines côtières au sud de l'Italie, Sardaigne et la Sicile (Lambert, 1994).

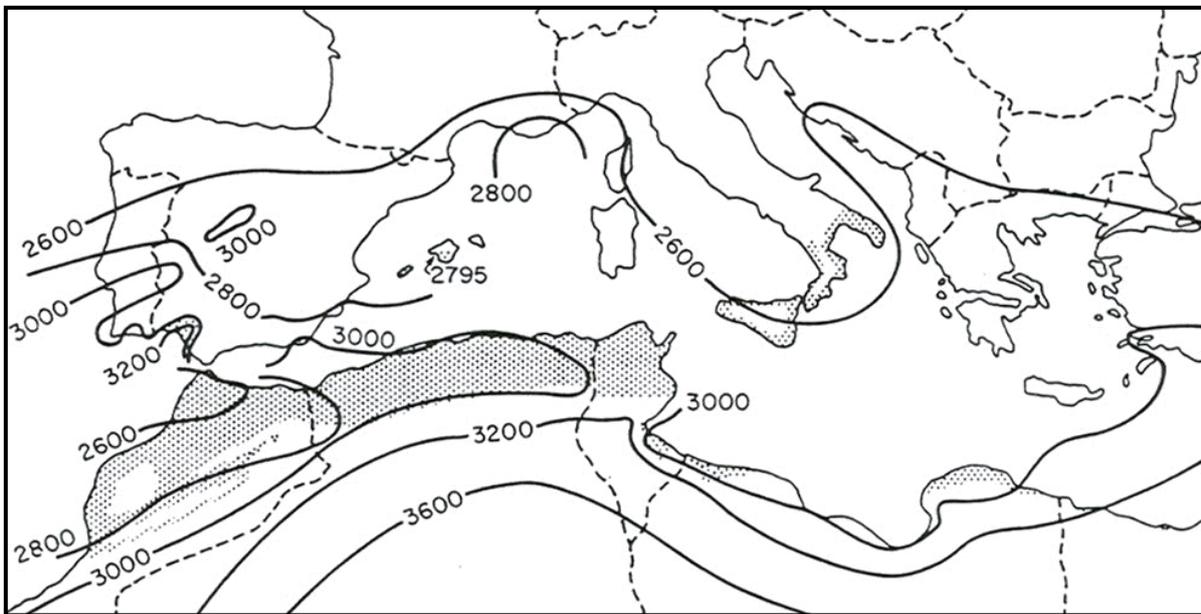


Figure 04. Aire de répartition de *T. graeca* dans le pourtour méditerranéen (Lambert, 1983).

1.3.4. Ecologie de l'espèce

L'activité journalière est essentiellement diurne. Elle est accrue au printemps jusqu'au début d'été. Au sud de l'Espagne, le rythme annuel est marqué par deux saisons d'inactivité, une hibernation de novembre à février et une estivation à partir de fin juin jusqu'à début septembre (Braza *et al.*, 1981 ; Diaz-Paniagua *et al.*, 1995).

Bien que les tortues soient principalement végétariennes et s'alimentent des herbes, des fleurs, des bourgeons et des graines, le régime inclut aussi des vers, des escargots et des fèces (Schleich *et al.*, 1996). Dans les endroits agricoles, en plus des espèces naturelles, elles se nourrissent de quelques fruits et plantes cultivées (fèves, luzerne, tomates, laitue, choux, etc.).

Les principaux prédateurs sont représentés par des serpents, *Malpolon monspessulanus* (couleuvre de Montpellier), certains oiseaux, *Aquila chrysaëtus* (aigle royal), *Corvus corax*



(Grand corbeau). D'autres Mammifères tels le Sanglier, renards et porc-épic ainsi que le hérisson peuvent être des prédateurs potentiels des pontes ainsi que des juvéniles (Schleich *et al.*, 1996). La maturité sexuelle est généralement atteinte vers 7 à 8 ans chez les mâles et 9 à 10 ans chez les femelles (Braza *et al.*, 1981 ; Schleich, 1996). Les mâles se caractérisent par leur rivalité (hochement de tête, affrontement et chocs de carapace et morsures) lors de la période des accouplements. Ces derniers commencent au printemps et se poursuivent jusqu'au début de l'été, entre février et mai, et sont aussi observés durant les mois d'octobre et de novembre (Diaz-Paniagua *et al.*, 1995 ; Schleich *et al.*, 1996).

La période de nidification s'étend communément d'avril à juin. La plupart des femelles se reproduisent annuellement avec une fréquence de 1 à 4 pontes de taille variable entre 1 à 7 œufs déposés dans des cavités de 10 -14 cm de profondeur, sur des largeurs moyennes de 121 x 109 mm. La taille des œufs varie entre 30-42,5 x 24,5-35 mm, avec un poids de 9 – 19 g (Diaz-Paniagua *et al.*, 1995). L'émergence des jeunes nouvellement-éclos a lieu en automne à partir de septembre (Keller *et al.*, 1997) après une période d'incubation d'environ 3 mois (75 - 90 jours).



Photo 03. Nid à quatre œufs découvert sur le site d'étude



1.3.5. Statut de conservation

Du fait de sa taille modeste, c'est une espèce de tout temps recherchée comme animal de compagnie. C'est une des tortues terrestres les plus commercialisées comme Tortue de jardin et animal familier, avec d'importants prélèvements dans la nature. En Afrique du nord, l'espèce a été sévèrement épuisée de la majorité de ses habitats, surtout au Maroc et le Nord-Ouest de l'Algérie (Lambert, 1995).

Elle est inscrite à l'annexe II de la convention de Washington, au "Red Data Book", catégorie "vulnérable" et considérée comme "LA" (commercialisée comme animal de compagnie). Dans le statut de conservation UICN, elle est classée comme vulnérable (V). En Algérie, cette espèce figure dans la liste des espèces de Reptiles protégées (loi n°82-10 du 21.08.1982 relative à la chasse).

2. CONTEXTE GEOGRAPHIQUE

2.1. Présentation de la région d'étude

L'étude a été réalisée dans le Parc National d'El-Kala (P.N.E.K) contenu entièrement dans la wilaya d'El-Tarf et localisé à l'extrême nord-est algérien. Erigé en juillet 1983, le PNEK couvre une superficie d'environ 80.000 hectares constitués d'une mosaïque d'écosystèmes aussi riche que diversifiés et a été également classé en 1990 comme «Réserve de la biosphère» par l'UNESCO. Situé à 36°52 latitude nord et 8°27 longitude est, il est limité à l'est par la frontière algéro-tunisienne, au nord par la mer Méditerranée, à l'ouest par l'extrémité de la plaine alluviale d'Annaba et enfin au sud par les contreforts des monts de la Medjerda (Fig. 05).

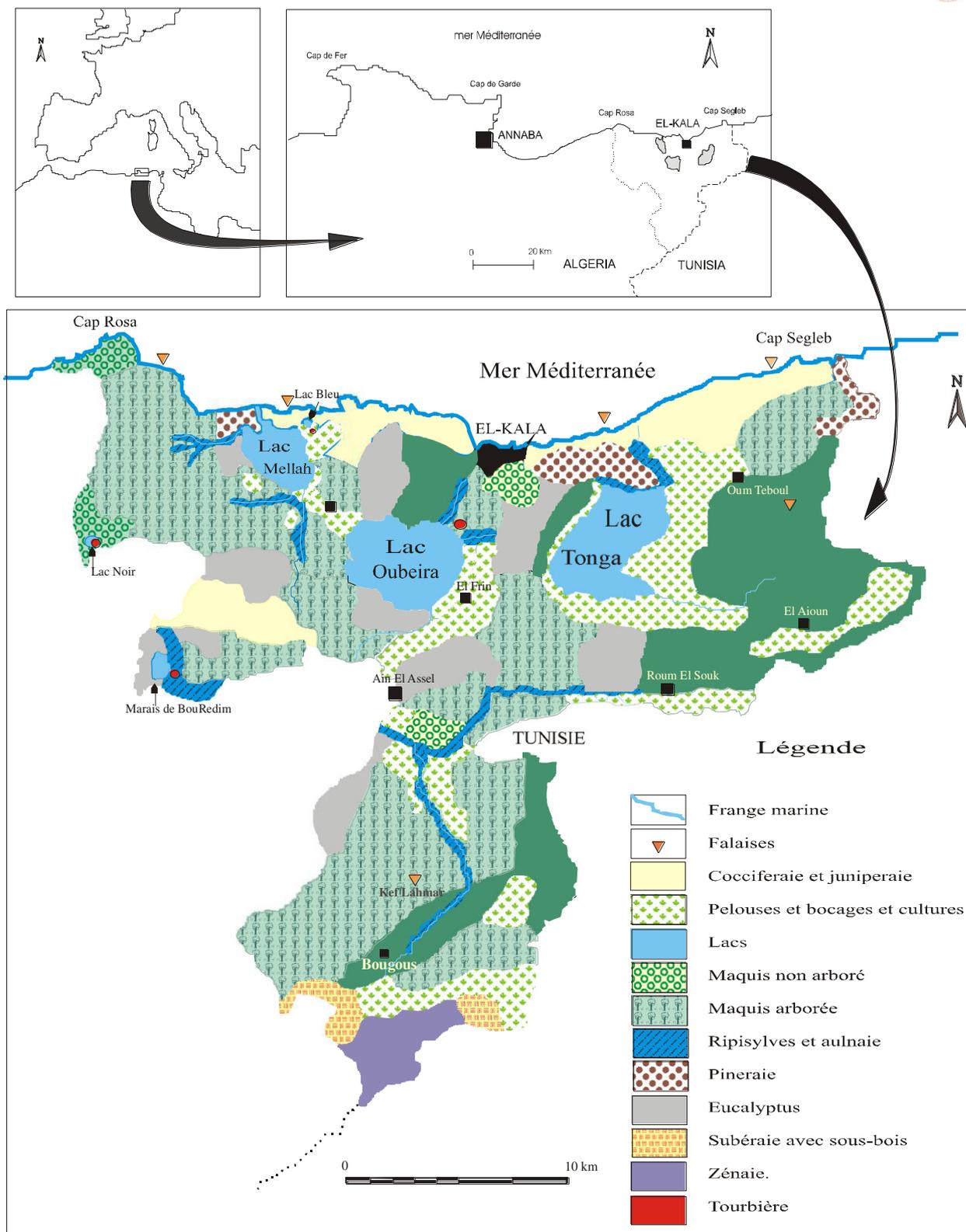
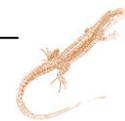


Figure 05. Localisation et limites du Parc National d'El Kala (Benyacoub et al., 1998).



2.1.1. Caractères géomorphologiques

La stratigraphie de la région se caractérise par des séries datées du tertiaire et du quaternaire (Marre, 1987). Les terrains tertiaires sont constitués d'argiles de Numidie datées de l'Eocène moyen et qui forment une épaisseur de 300 m environ, des bancs de grès de Numidie qui se distinguent dans le Relief des collines datées de l'Eocène supérieur et des sables et des argiles rouges ou grises, localisés dans la région sud-est et qui datent du Miocène. Les formations quaternaires sont caractérisées par les dépôts fluviaux composés de limons, sables et galets et qui s'observent dans les talwegs des oueds.

Les dépôts marins, résultent de l'activité des courants marins et des vents, ce sont les amas dunaires qu'on observe dans le nord du lac El-Mellah, Oubeira et également à l'est de la ville d'El-Kala. Enfin, Les dépôts actuels, sont vaseux et disposés autour du lac Tonga, ainsi que les alluvions formants le fond des Oueds.

Le relief a pour origine les grands mouvements du tertiaire (phase alpine) auxquels sont rattachés les mouvements majeurs responsables des alignements NE et les mouvements transverses au quaternaire qui ont mis en place selon des directions variables, une série de dômes et de cuvettes (lacs Mellah, Oubeira, Tonga et les marais de la Mekkada). En allant du littoral jusqu'à l'extrémité sud du Parc, on observe une succession de collines gréseuses d'altitude croissante qui entourent les dépressions lacustres. Ces monts qui sont El-Koursi, Brabtia et Kef Dzair constituent les collines basses (Fig. 6). Les collines hautes, dont les plus importantes sont Djebel El-Ghorra et Kef Reboua, sont situées à l'Est et au Sud du Parc (Benyacoub et *al.*, 1998).

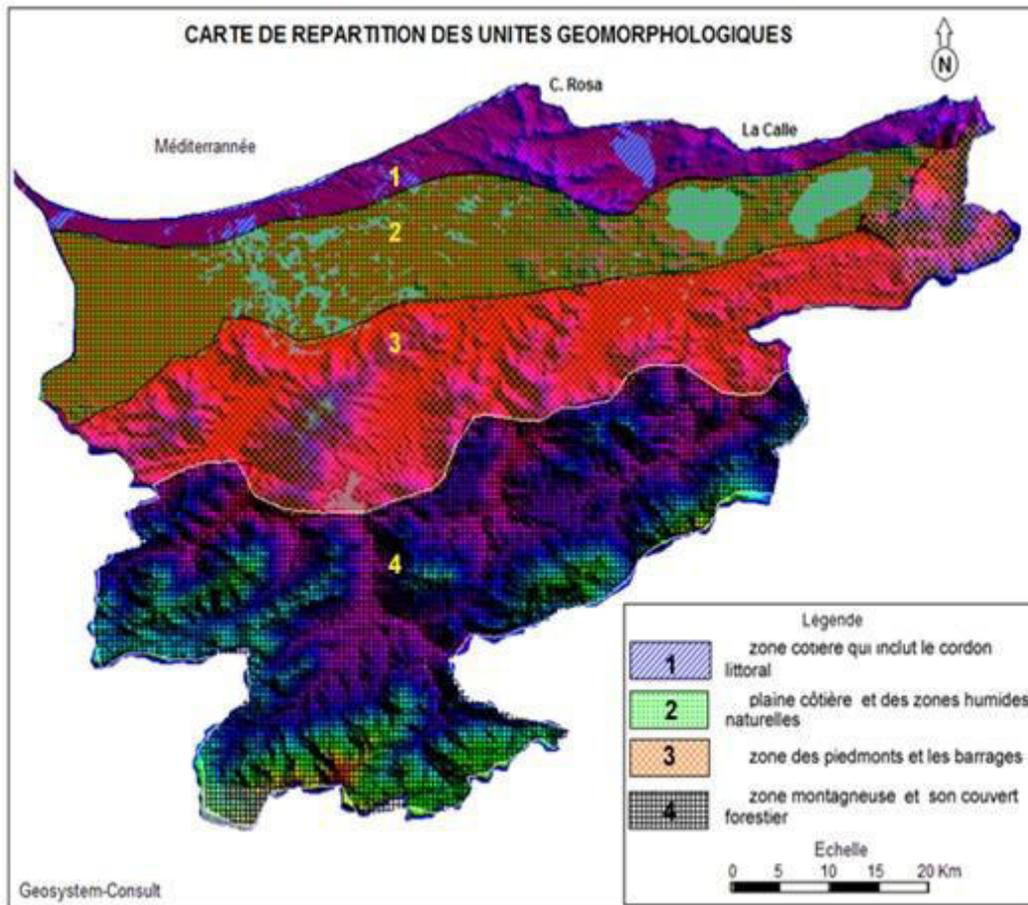


Figure 06 : Répartition des unités géomorphologiques à travers la Wilaya d'El Tarf (Geosystem-Consult, 2013)

Les ressources hydriques sont importantes et le réseau hydrographique est complexe. Il est décomposé en plusieurs unités. L'Oued El-kebir constitue le cours d'eau le plus important avec ses affluents (Guergour, Boulatane, Bourdim et El-Bhaim). A ces cours d'eau s'ajoutent les ouvrages de mobilisation (barrages, retenues et lacs). De plus le cordon dunaire situé au nord, joue le rôle d'aquifère pour la région en alimentant sources et châabats.

2.1.2. Caractères climatiques

Le climat de la région est du type méditerranéen, avec alternance d'une saison pluvieuse et d'une saison sèche. La température de la région est influencée par la proximité de la mer et par les formations marécageuses et lacustres qui s'y trouvent. Ainsi la température moyenne annuelle est de 18,88°C (station météorologique d'El-Kala). Les températures les plus basses sont naturellement enregistrées en altitude durant l'hiver au djebel Ghorra, avec environ 5 à 6



mois de gelée blanche par an. Au niveau de la mer, les températures descendent très rarement à 0°C. Les mois les plus froids sont janvier et février alors que juillet et août sont les plus chauds.

La moyenne calculée sur dix ans (2001-2010) donne une pluviométrie annuelle de la région d'El-Kala de 774,5 mm/an, le mois le moins arrosé est Juillet avec 4.9 mm.

Tableau 02. Température (C°) et pluviométrie (mm) mensuelles, enregistrées à El Kala de 2001 à 2010 (Station météorologique d'El Kala).

Mois	Jan.	Fév.	Mar.	Avr.	Mai.	Jui.	Jul.	Aou.	Sep.	Oct.	Nov.	Déc.
T (C°)	13.03	12.47	14.52	15.87	19.47	23.08	25.67	27.02	24.57	20.98	16.68	13.2
P (mm)	110.2	91.5	77.1	65.8	37.3	7.9	4.9	16.3	44.8	66.1	118.3	134.3

L'humidité de l'air joue un rôle important dans le conditionnement de l'évaporation, elle atténue la sécheresse et par conséquent elle influence les conditions de développement de la végétation. L'humidité de la région varie de 72 % à 78.9 %, l'humidité maximale est observée au mois de novembre avec 82,7% (station météorologique d'El-Kala).

Les vents de la région sont de régime ouest et nord-ouest durant la saison hivernale, ils sont annonciateurs de pluie. En été, il y a disparition du régime des vents d'ouest et l'apparition des vents variables tels que les brises de terre et les brises de mer. On observe également de nombreuses dépressions qui se creusent en Méditerranée et qui peuvent atteindre le désert en provoquant un brassage de l'air chaud du Sahara pour le remonter vers le nord. Il en résulte un vent chaud et sec soufflant du sud ou du sud-est (Benyacoub et *al.*, 1998)..

Pendant la saison d'hiver, les vents de direction N-0 prédominent. Pendant la saison estivale, la vitesse des vents s'affaiblit. Elle atteint 9 m/s au mois d'août, le vent souffle alors du NE en donnant une brise de mer importante.

Ce sont les vents du NW, souvent liés aux pluies d'équinoxe, qui apportent les précipitations les plus importantes venues de l'Atlantique, lorsque les hautes pressions du large des Açores ont cédé face aux basses pressions venues de l'Atlantique.



Pendant la saison estivale intervient également le sirocco : vent d'origine saharienne qui s'accompagne d'une élévation de la température qui assèche l'air et favorise les incendies de forêts.

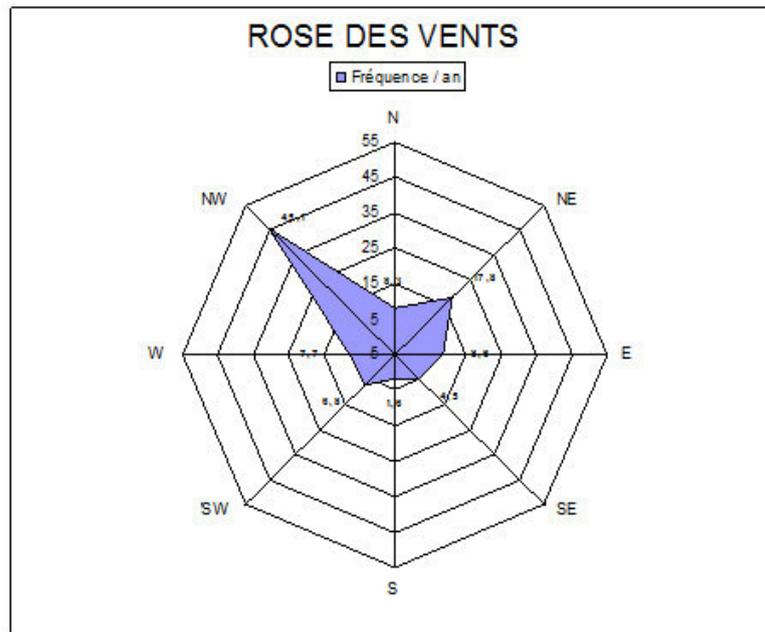


Figure 07 : Rose des vents (station météorologique d'El Kala)

2.1.3. Caractères bioclimatiques

D'après le Climagramme d'Emberger, la région d'étude est située dans l'étage humide. La région se révèle être une véritable mosaïque d'étages bioclimatiques et de végétation. Ainsi, du littoral au massif forestier de la Medjerda, on distingue trois étages bioclimatiques (Toubal, 1986) :

- Etage subhumide à hiver chaud : Il se caractérise par l'aire de l'Oléo Lentisque à Caroubier au niveau de la mer et par celle de l'Oléo lentisque à Myrte à un niveau altitudinal supérieur.
- Etage humide à hiver chaud à Tempéré : Il se caractérise par l'aire du Chêne liège (*Quercus suber*).
- Etage humide à hiver Tempéré : Il se manifeste au delà de 800 à 900 m d'Altitude et se caractérise par l'aire du Chêne zeen (*Quercus faginea*) qui se développe lorsque la pluviométrie est supérieure ou égale à 900 mm/an.



2.1.4. Richesses biologiques

La particularité de la région réside aussi dans sa biodiversité. Le Parc National d'El-Kala abrite une richesse faunistique remarquable, déjà Joleaud (1936), rapportait que les Lions s'y sont maintenus jusqu'en 1891 et les Panthères jusqu'en 1930. Aujourd'hui non moins riche, la faune compte environ 37 espèces de mammifères, 190 espèces d'oiseaux dont 55 hivernantes et 135 nicheuses, 42 espèces d'Odonates, 76 espèces de Syrphidés, 60 espèces de Carabidés, 45 espèces de Lépidoptères (Benyacoub et *al.*, 1989) et 24 espèces de reptiles et 6 amphibiens (Rouag et Benyacoub, 2006).

Avec environ 850 espèces, le PNEK abrite près du tiers de la flore algérienne. Le patrimoine floristique est constitué de 550 Spermaphytes et 300 Cryptophytes (De Belair, 1990). Parmi ces derniers nous avons, 30 fougères, 110 champignons, 40 mousses, 70 algues et 50 lichens. Des 135 familles recensées dans la flore de Quezel et Santa (1962), plus de 100 familles sont représentées dans la région. La flore du PNEK, constitue un véritable mélange d'espèces d'origines biogéographiques diverses, avec d'une part l'élément méditerranéen dominant (50%) et d'autre part, des espèces à affinité européenne (20%), cosmopolite (20%) et tropicale (10%) (Benyacoub et *al.*, 1998).



Photos 04. Diversité remarquables des habitats et des espèces (© Rouag)



2.2. Description du site d'étude

La zone d'étude se situe dans la région de « Boumalek », sur la rive Est du Lac Mellah et à 08 Km à l'Ouest de la ville d'El Kala (36° 43' N et 36° 57' N - 07° 43' E et 08° 37' E).

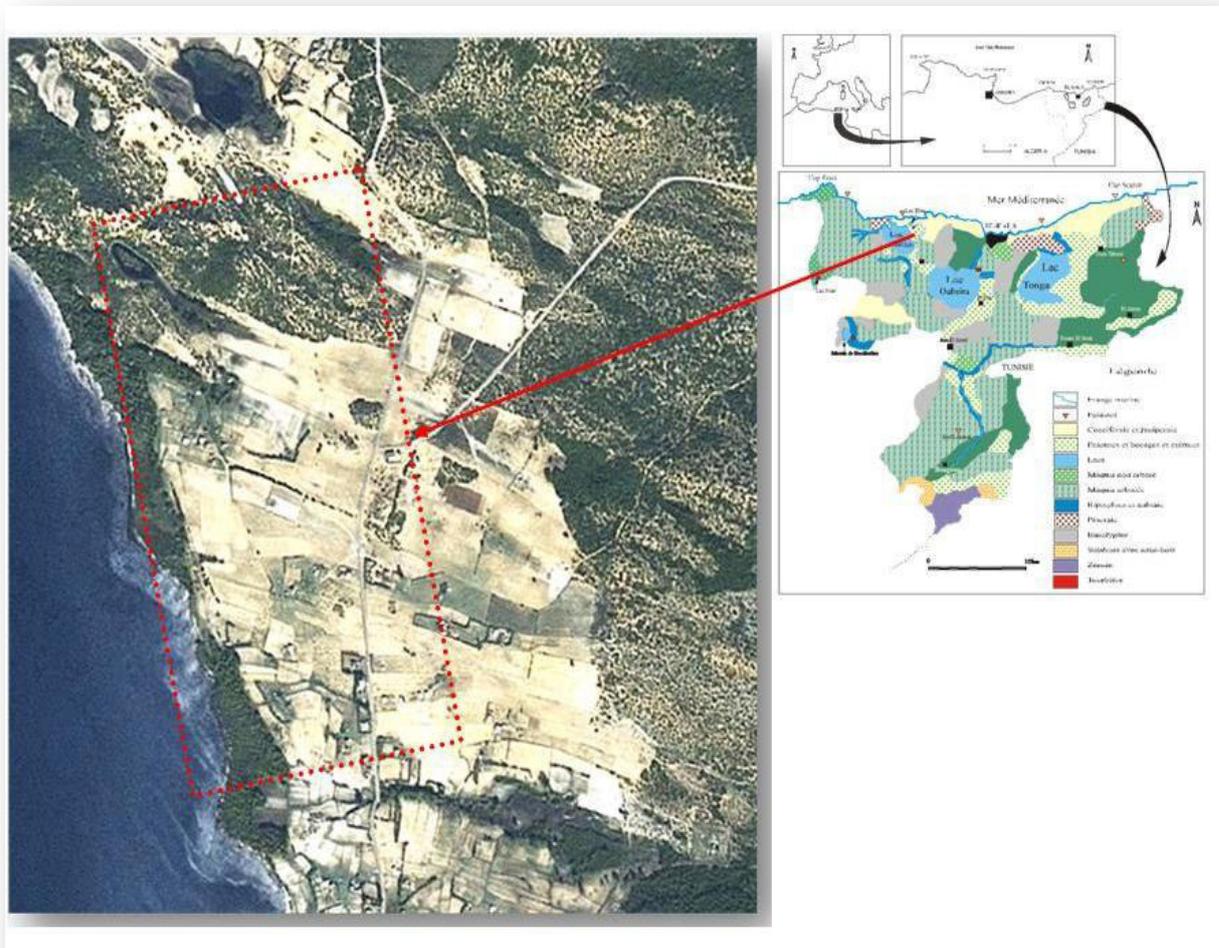


Figure 08. Carte de localisation de la zone d'étude

Il est caractéristique d'une formation alternant pelouse et maquis dunaire. Ce milieu constitue la formation ligneuse la plus dégradée de la région, occupant les sols pauvres. Il est caractérisé par la dominance du chêne kermès (*Quercus coccifera*), accompagné par des espèces ligneuses indicatrices de conditions très défavorables : *Cistus monspelliensis*, *Cistus salvifolius*, *Ampelodesma mauretanicum*, *Chamaerops humilis*, *Erica arborea*, *Lavandula stoechas*. Elles sont accompagnées de *Pistacia lentiscus*, *Calycotome villosa*, *Genista ferox*. La formation est d'une structure buissonnante caractérisée par l'alternance de divers milieux



type pelouse, maquis bas, maquis moyen et maquis haut, les hauteurs et les recouvrements des différentes strates sont variables d'un site à un autre ; plus en se dirige vers le nord plus la formation se ferme.



Photo 05. *Vue générale de la zone d'étude (© Rouag).*

L'essentiel du travail sur la Tortue mauresque a été effectué sur la zone à habitat rural qui fait l'objet d'une exploitation agricole par les riverains. La couverture végétale est composée de *Chamaerops humilis*. On y note également plusieurs haies de Figuier de Barbarie. La hauteur moyenne de la strate buissonnante atteint 32 cm pour un recouvrement moyen de 19%. Quant à la strate herbacée, elle atteint une hauteur moyenne de 10 cm pour un recouvrement de 34 % (Fig. 09).

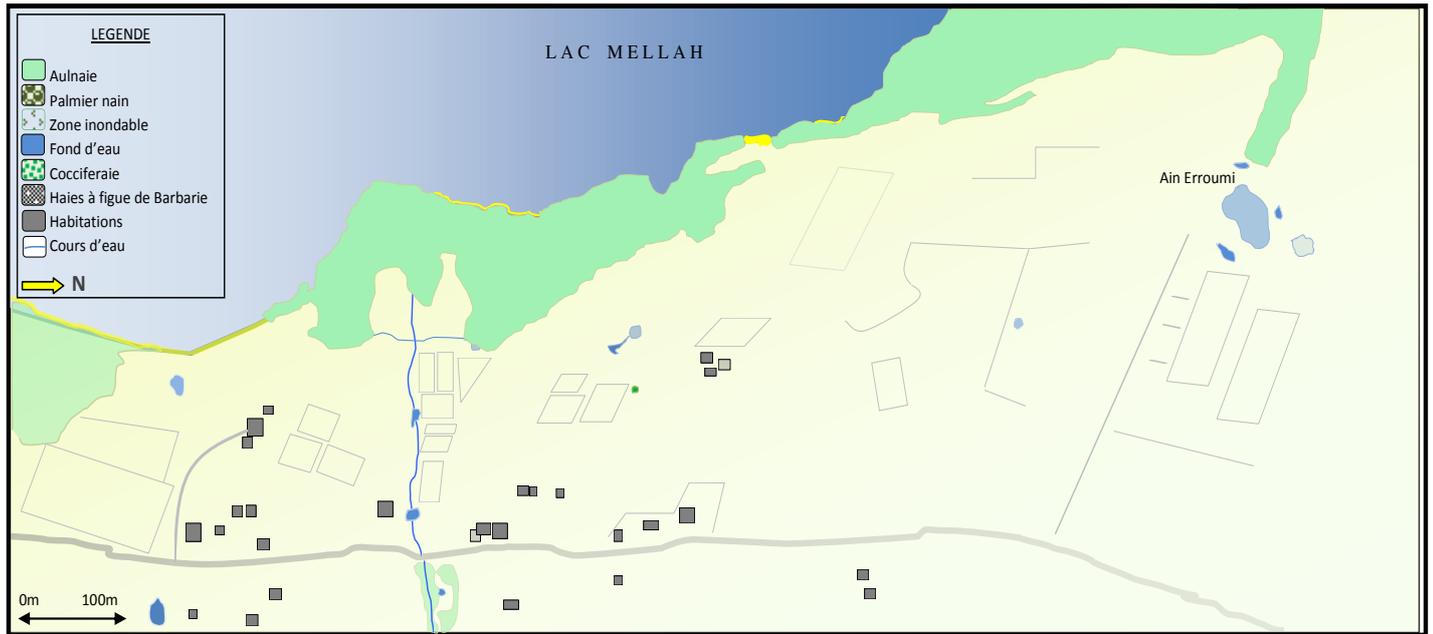


Figure 09. Carte des principales formations végétale du site d'étude (Douar Boumalek).

Nous avons choisi de travailler au niveau de ce site sur la base de certains critères :

- C'est l'habitat du Parc National d'El Kala le plus riche en Reptiles, comprendre l'écologie de certaines espèces qui y vivent permis sans doute d'expliquer le rôle de ce milieu dans conservation de ces espèces.
- La structure de la végétation est composée essentiellement d'une strate buissonnante plus ou moins ouverte, se qui rend la capture des lézards et de la Tortue mauresque plus facile par rapport aux milieux fermés comme les forêts.
- C'est le seul site du Parc National d'El kala où cohabitent *Psammmodromus algirus* et *Acanthodactylus erythrurus* objet de notre étude avec une abondance élevée (Rouag et Benyacoub, 2006). Cela veut dire que les probabilités d'observations et de captures seront élevées.
- Ce milieu anthropisé présente un site où on a remarqué une forte présence de la Tortue mauresque *T. graeca* par rapport aux autres types de milieux naturels.



3. METHODOLOGIE D'ETUDE DES LEZARDS SYMPATRIQUES

3.1. Stations échantillonnées

La végétation constitue un paramètre très important pour les reptiles, dont ils dépendent étroitement, pour une thermorégulation adéquate ; d'où l'importance d'une caractérisation précise de la structure du milieu étudié. On s'est basé sur la physionomie de la végétation pour choisir des stations d'étude afin d'estimer, l'abondance des deux espèces de lézards. Ainsi, quatre stations ont été sélectionnées :

➤ **Station 1 (pelouse)** : elle se présente comme un milieu ayant largement subi l'intervention de l'homme. C'est une formation herbacée sur sol sableux. La couverture végétale est essentiellement composée de graminées et quelques pieds de *Halimium halimifolium* et *Chamaerops humilis* éparpillés dans la paysage. Dans site on note également de nombreuses haies de Figuier de Barbarie. La hauteur moyenne de la strate buissonnante est de 30,50 cm pour un recouvrement moyen de 10 %. Quant à la strate herbacée, elle atteint une hauteur moyenne de 15 cm pour un recouvrement de 70 %.

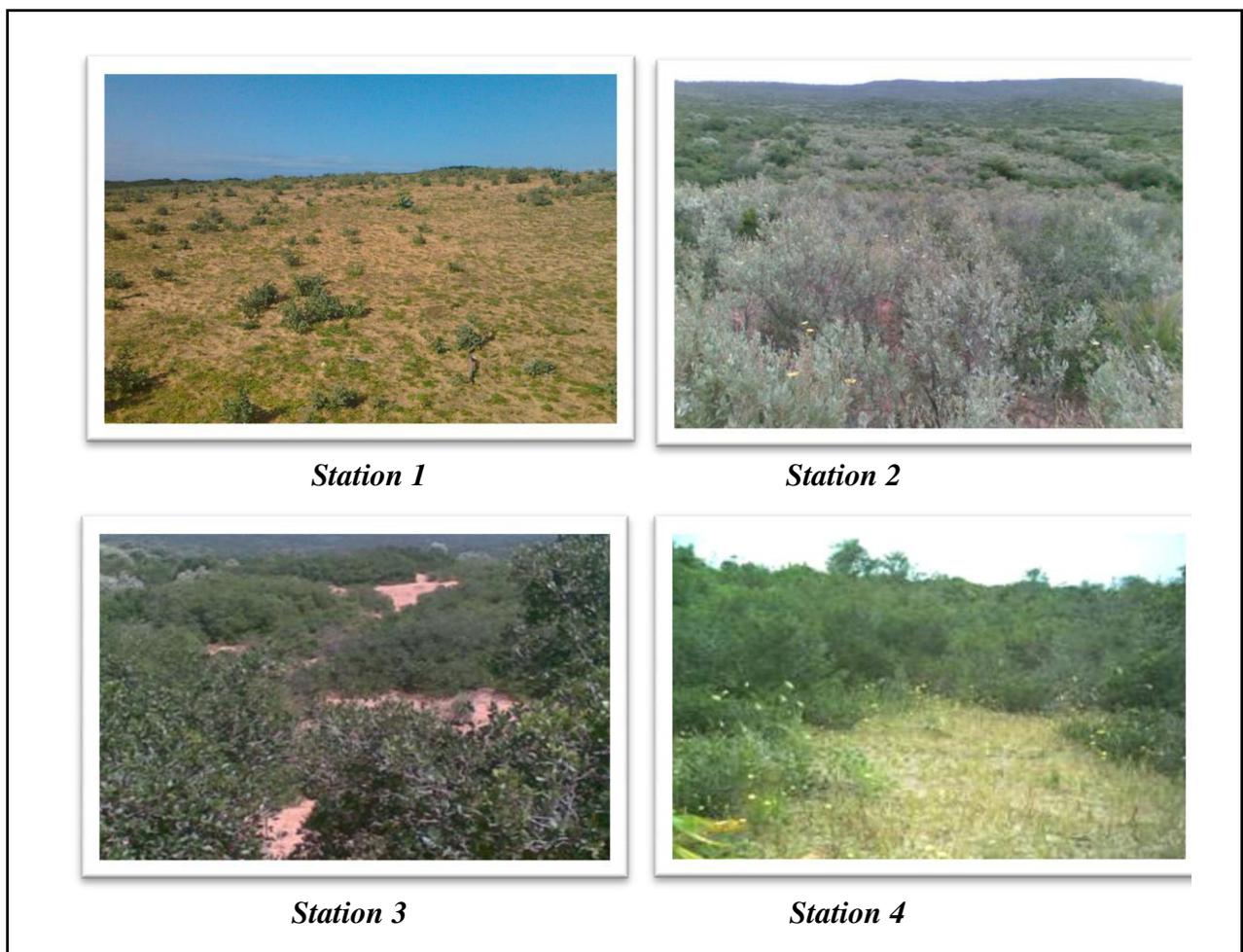
➤ **Station 2 (maquis bas)** : Ce milieu constitue la formation ligneuse la plus dégradée, occupant les sols pauvres. ce milieu est caractérisé par la dominance des espèces ligneuses indicatrices de conditions très défavorables : *Cistus monspelliensis*, *Cistus salvifolius*, *Ampelodesma mauretanicum*, *Chamaerops humilis*, *Erica arborea*, *Lavandula stoechas*. Elles sont accompagnées de *Pistacia lentiscus*, *Calycotome villosa*, *Genista ferox* et de quelques pieds de *Quercus coccifera*. La formation est d'une structure homogène, dont la hauteur ne dépasse pas en moyenne 32 cm de haut pour un recouvrement moyen de 19%. La strate herbacée est relativement pauvre et peu abondante, avec une hauteur moyenne de 05 cm pour un recouvrement moyen de 3 %. On y trouve aussi quelques pieds de *Lavandula stoechas*, *Asphodellus microcarpus* et *Solanum sodomium*.

➤ **Station 3 (maquis moyen)** : Elle est caractérisée par une formation du type Maquis moyen sur sol sableux. La couverture végétale est variable dans sa densité. Plusieurs dunes en formations commencent à être colonisées par la végétation. Celle-ci forme une couverture homogène dominée essentiellement par *Quercus coccifera*, *Calycotome villosa*, *Pistacia lentiscus*, *Cistus monspelliensis*, *Erica arborea*, *Phillyrea angustifolia*, *Juniperus*



oxycedrus,...etc. La strate buissonnante atteint quant à elle 64 cm pour un recouvrement moyen de 28 %. La strate herbacée atteint 5 cm pour un recouvrement moyen de 3 %.

Station 4 (maquis haut) : Ce type de milieu constitue un stade de dégradation de la subéraie, où cependant, les conditions d'humidité entretenues par la proximité de la nappe phréatique, permettent le développement d'une strate buissonnante luxuriante. Ce développement important (2,50 à 3 m en moyenne) des buissons, à tendance à compromettre celui des arbres qui trouvent ici un environnement très concurrentiel (Benyacoub, 1993). Dans la zone d'étude, le maquis haut localisé au niveau ces formations dunaire est composé de *Quercus coccifera*, *Pistacia lentiscus*, *Phillyre aangustifolia*, *Juniperus oxycedrus*, *Juniperus phoenicea*.



Photos 06. Structure de la végétation du site d'étude (© Rouag)



3.2. Biométrie des individus capturés

Les lézards ont été capturés à la main. Pour la détermination du sexe on s'est basé sur la coloration bleue au niveau des flancs chez les mâles, ainsi que le renflement à la base de la queue. Dans le cas des femelles il peut y avoir une coloration orange à la base de la queue absente chez les mâles. Le sexe des juvéniles n'a pas pu être déterminé.

Pour chaque individu nous avons mesurés à l'aide d'un pied à coulisse électronique la longueur du museau au cloaque (LMC) en mm et le poids a été mesuré à l'aide d'un pesan de 30 g (0,1 g).

3.3. Etude du régime alimentaire

Conformément aux études d'Avery (1966), Rose (1976), Sexton (1972) Ouboter (1981), l'étude du régime alimentaire à partir de l'analyse des contenus stomacaux de 52 individus (24 pour *P. algirus* et 28 pour *A. erythrurus*).

On a eu recours à l'analyse des contenus stomacaux pour les raisons suivantes :

- L'important effectif de la population a permis de capturer et sacrifier un nombre significatif d'individus du point de vue statistique (Rouag et Benyacoub, 2006).
- L'analyse des excréments, trop petits, était difficile chez ces espèces. En plus, il n'est pas du tout évident de reconnaître les crottes du *Psammodrome* de celles de l'*Acanthodactyle* lorsqu'on a la chance de les trouver.

Les spécimens ont été euthanasiés. Les proies ont été classées par catégories taxonomiques jusqu'à l'Ordre, à l'exception de la Famille des Formicidés qui a été séparée des Hyménoptères en raison des caractéristiques grégaires de celles-ci, pouvant occasionner des captures massive pour un seul individu et par là biaiser les résultats.

Le matériel utilisé tous au long de ce travail peut être reparti en 3 catégories :

- Matériel de capture
- Matériel de conservation.
- Matériel de dissection.



3.3.1. Matériel de capture

La méthode de capture consiste à capturer le lézard avec un filet de forme conique. La capture des individus est faite une à deux fois par semaine. Les individus mis dans des boîtes sur lesquelles le lieu et la date de capture sont mentionnés.

3.3.2. Méthodes de conservation

Une fois capturé, les lézards sont sacrifiés en introduisant du coton imbibé de chloroforme dans le bocal. Après cela on procède aux mesures morphologiques ainsi qu'à la détermination du sexe. En attendant la dissection, les individus sont conservés dans des bocaux en verre contenant une solution de formol à 10 % ou de l'éthanol 70%.

3.3.3. Méthodes de dissection

Pour la dissection on se munit de gants chirurgicaux et d'un matériel de dissection adapté, notamment des pinces fines. L'individu reposant sur le dos est fixé par des épingles au niveau des pattes antérieures et postérieures sur un support en carton, ce dernier est monté sur une pièce en bois. A l'aide d'un scalpel, les téguments sont incisés suivant une ligne médiane, entre le cloaque et le cou. Quatre incisions perpendiculaires sont faites sur le corps du lézard de telle façon à pouvoir extraire l'estomac et l'intestin de l'individu intact. On déroule alors le tube digestif en commençant par l'intestin jusqu'à extraire l'estomac. Ces deux parties sont retirées délicatement et posées dans une boîte de pétri. A l'aide de deux pinces fines on déchire très délicatement les parois, afin d'en extraire les contenus sans l'abîmer. On les rince ensuite à l'aide d'une pipette contenant de l'eau. Le contenu de l'estomac ainsi que celui de l'intestin est mis dans des boîtes de pétri pour faire le tri sous une loupe binoculaire. (Zenari et Benfaida, 2000).

3.3.4. Dénombrement des proies

L'observation est réalisée sous loupe binoculaire. Au cours de l'étalement, on veillera à ce que tous les fragments soient dispersés sur toute la surface du fond de la boîte, on rajoute à l'aide d'une pipette une solution diluée d'alcool à 70%. Les Invertébrés sont dénombrés par le comptage des différentes pièces anatomiques qui peuvent être trouvées, à savoir ; les céphalothorax, les prothorax, les ailes, les pinces, les pattes, etc. On les regroupe en lots sur la boîte de pétri. Des individus entiers peuvent également être trouvés.



Photo 07. Fragments des proies (© Rouag).

3.3.5. Méthodes d'identification des proies

L'appartenance taxonomique de chaque individu a été faite au laboratoire sous loupe binoculaire jusqu'au niveau ordinal. Toutefois on est arrivé à identifier quelques Familles et espèces mais cela n'a pas été pris en compte dans la présentation des résultats pour garder une homogénéité dans celle-ci. Ce travail a été effectué à l'aide d'un guide des insectes d'Europe (Chinery, 1994).

3.3.6. Paramètres de structuration du régime alimentaire

Les principaux paramètres utilisés pour décrire la structure et la composition du régime alimentaire du lézard sont :

3.3.6.1. Richesse totale (S) : La richesse totale d'un peuplement est le nombre total des espèces recensées dans les N relevés (contenus stomacaux) réalisés dans la dissection.

3.3.6.2. Abondance : Deux modes complémentaires de traitement des données ont été utilisés :

3.3.6.2.1. L'estimation de l'abondance relative i : L'estimation de l'abondance relative de divers types de proie, exprimé en pourcentage du total des proies ingérées par l'ensemble des individus de l'échantillon considéré. La capture occasionnelle massive d'insectes sociaux, ou temporairement groupés, pourra modifier l'image du spectre alimentaire.

3.3.6.2.2. Le degré de présence (fréquences d'occurrence): Pour rendre la description plus fidèle et la comparaison plus commode. On utilise le degré de présence (Lescure, 1971) qui consiste à déterminer l'apport du nombre d'estomacs contenant une catégorie de proies donnée au nombre total d'estomac examiné.



$$D_i = n_i / \sum n_i \times 100$$

Ce type d'inventaire permet de corriger la distorsion de l'analyse quantitative et rétablit l'équilibre au profit des proies plus fréquentes.

Les proies ont été ensuite classées selon le principe de l'analyse semi-quantitative utilisé en phytosociologie (Nouira, 1982) :

- Proies dominantes dont le degré de présence est supérieur à 50%.
- Proies fréquentes dont le degré de présence est compris entre 25 et 50 %.
- Proies accessoires dont le degré de présence est compris entre 12.5 et 25 %.
- Proies accidentelles dont le degré de présence est inférieur à 12.5

3.3.6.3. Diversité : La richesse spécifique est une mesure insuffisamment précise de la composition quantitative d'un peuplement. Le concept de diversité spécifique prend en compte l'abondance relative des espèces en plus de leurs nombres (Barbault, 1981). Parmi les indices disponibles permettant d'exprimer la structure d'un peuplement nous avons retenu l'indice proposé par Shannon et Weaver (1949). La diversité est calculée par la relation suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^{i=n} P_i \log P_i \quad \text{où} \quad P_i = n_i / N$$

P_i : la probabilité de présence d'une espèce dans un milieu (abondance relative)

N_i : effectif de l'espèce i

N : effectif total du peuplement

H' : est exprimé en bit (unité d'information binaire).

3.3.6.4. Equitabilité (E) : Des peuplements à physionomie très différente peuvent avoir la même diversité. Aussi convient-il de calculer, parallèlement à l'indice H' , l'équitabilité (E), en rapportant la diversité observée à la diversité théorique maximale (H'_{max}).

$$E = H'/H'_{max} \quad \text{ou} \quad H'_{max} = \log_2 S \quad \text{L'équitabilité varie de } 0 \rightarrow 1$$

- Elle tend vers 0 quand la quasi-totalité des effectifs est concentré sur une espèce,
- Elle tend vers 1 lorsque toutes les espèces ont une même abondance.



Autrement dit, ce paramètre constitue une expression de l'équirépartition du peuplement. L'équitabilité donc est la mesure du degré de régularité dans l'abondance relative des effectifs de diverses espèces au sein du même peuplement. Plus il tend vers 1, plus le peuplement est équilibré. Si la valeur tend vers 0 cela veut dire que l'effectif du peuplement est concentré sur un faible nombre d'espèces.

3.4. Etude des rythmes d'activités

Afin d'analyser les rythmes d'activité journaliers des deux espèces étudiées, toutes les observations des lézards ont été enregistrées et subdivisées par le temps d'observation durant la journée. Un total de neuf d'intervalle de temps ou tranches horaires (08h00-17h00) ont été considérés pour cette analyse. Tous les lézards rencontrés le long de 1000 m de transects linéaires ont été enregistrés et assignés à leur intervalle de temps appropriée. Les transects ont été réalisés dans des habitats homogènes où les deux espèces sont les plus abondantes (station 2). Les observations ont été réalisées uniquement durant les jours ensoleillés. Chaque transect a été réalisé en marchant très lentement dans un sens une fois par jour de recherche (Rugiero et Luiselli, 2006).

L'étude de terrain a été menée durant l'été 2004 (du 10 Juin to 10 Septembre) et le printemps 2005 (du 15 Mars au 25 mai). Pendant ces périodes, la zone d'étude a été étudiée pour les lézards une fois tous les 7 jours afin de recueillir des données alimentaires, et une fois tous les 15 jours afin de déterminer les rythmes d'activités journaliers des lézards.

3.5. Domaine vital

La zone traversée par un animal lors de la recherche de la nourriture, d'accouplement, et d'autres activités est appelée le domaine vital, sa taille est censé refléter les comportements et les besoins physiologiques (l'accès à des partenaires et de la nourriture). L'ampleur du domaine vitale dépend de la taille et du poids des animaux. Tuner et *al.*, (1969) ont donné pour les lézards une formule permettant de calculer le domaine vital "A" (estimé à partir du polygone convexe corrigé) en tenant compte du poids moyen des adultes (Pilorge, 1981).

$$A = 171.4 W^{0.95} \text{ m}^2 \quad \text{où} \quad W : \text{est le poids du lézard (g)}$$



3.6. Analyse des données

- **Densité** : La densité des deux espèces a été calculée en appliquant l'indice principal de la densité (Id) décrit par Livet (1981). Cet indice peut être calculé uniquement sur le nombre d'animaux observés le long d'un transect de 1000 m de long, le long d'un habitat homogène.

- **Rythmes d'activité** : Les procédés utilisées pour évaluer les rythmes d'activité journaliers et le type de modèle statistique utilisé (c'est à dire non-paramétrique de Mann-Whitney U-test, calculé en comparant les moyennes journalières des animaux observés à chaque intervalle quotidien et non le nombre total des spécimens observés à chaque intervalle quotidien) réduit le risque d'éventuels biais statistiques (Oksanen, 2001).

- **Le chevauchement de niches** : Le chevauchement de niches s'exprime lorsqu'une ou plusieurs ressources liées aux espèces occupant ces niches sont semblables. Il arrive par exemple que des espèces très proches (d'un point de vue génétique), occupent un même territoire ou utilisent des ressources semblables. Ceci implique un chevauchement des niches ce qui conduit à une plus faible étendue de la taille des niches écologiques comparé à la niche potentielle. On observe dans ce cas un phénomène de glissement des niches qui peut s'effectuer sur plusieurs dimensions.

Le chevauchement de niches trophiques (O_{jk}) a été calculé en utilisant l'indice de Pianka (1986) avec des valeurs rangées entre 0 (pas de chevauchement) à 1 (chevauchement total) :

$$O_{jk} = \frac{\sum p_{ij} \cdot p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \cdot \sum p_{ik}^2}}$$

La formule de Pianka a été appliquée pour deux « indicateurs » du régime alimentaire : (i) l'abondance des items proies dans les estomacs des lézards, et (ii) le nombre d'estomacs contenant un type de proie donnée. Ces deux paramètres peuvent donner des indications plus fiables des habitudes alimentaires d'une espèce lorsque les tailles d'échantillon sont relativement faibles (Vicente *et al.*, 1995).

Pour évaluer si les valeurs observées de chevauchement sont le fruit du hasard (Friggens et Brown, 2005 ; Gotelli et Graves, 1996), on a utilisé le test de permutation de Monte Carlo où les matrices originales d'utilisation des ressources par les espèces sont mélangées aléatoirement entre les valeurs d'origine et les rangs des ressources (algorithmes de



randomisation 2 et 3 de Lawlor (1980), désigné RA2 et RA3 comme dans le texte). Ainsi, un test de permutation consiste à une comparaison de la valeur observée de la statistique du test avec les valeurs générées en permutant les données. Les tests de permutation sont parmi les tests les plus puissants quand les suppositions des tests paramétriques traditionnels ne sont pas valides (Good, 1994).

1000 permutations aléatoires de Monte Carlo avec à la fois des algorithmes RA2 et RA3 ont été générés à partir des données réelles en utilisant le logiciel 'Ecosim 700' (Version 7.68, Acquired Intelligence Corp., Kesey-Bear). Les valeurs de chevauchement des niches ont été calculées pour chacune de ces matrices générées aléatoirement, et les statistiques ont été calculées (Friggens et Brown, 2005). Les valeurs réelles de chevauchement ont ensuite été comparées aux distributions des valeurs théoriques.

Mis à part les permutations de Monte Carlo, toutes les autres statistiques ont été calculées par le logiciel SPSS (version 11.0), avec des seuils de signification fixés à 5% pour toutes les analyses statistiques.

4. METHODOLOGIE D'ETUDE DE LA TORTUE MAURESQUE

4.1. Etude des paramètres démographiques de la population

4.1.1. Méthode d'échantillonnage

Pour observer les Reptiles, la période la plus favorable correspond à celle où ces animaux poïkilothermes sortent de leur hibernation pour se reproduire, c'est à dire la fin de l'hiver et le printemps. Ainsi, notre échantillonnage a été réalisé au cours d'une période de deux mois ; entre le milieu de Mars et la mi-Mai, en 2005 et en 2006.

L'étude a été entreprise sur une parcelle d'environ 30 ha. La capture des animaux s'est effectuée à la main lorsque les tortues sont actives et en cherchant intensivement à l'intérieur des touffes de végétation. Le code de marquage est celui traditionnellement utilisé par incision d'écailles (Luiselli, 2003 ; Rugiero et Luiselli, 2006). La lecture se fait de la tête vers la queue. Les marginales droites correspondent aux numéros 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 300 et les marginales gauches aux numéros 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100, 200, 700. L'écaille supracaudale est incisée à gauche pour le numéro 1300 et à droite pour le numéro 2600. Ainsi pour marqué l'individu numéro 35 ; on fait une incision sur l'écaille 30 et une autre sur l'écaille 5 (Fig.10). Cette codification permet de numéroter jusqu'à 5300 individus.



Après avoir noté son sexe, chaque spécimen capturé est pesé, mesuré, puis relâché à l'emplacement exact de sa capture. Le sexe a été déterminé en examinant la concavité plastron et la longueur de la queue (qui est beaucoup plus long chez les mâles que chez les femelles). Le sexe n'était établie que chez les individus ayant longueur de la carapace > 80 mm ; les spécimens les plus petits, leurs attributions à un sexe donné peut être problématique et peut entraîner des biais dans l'analyse, et donc a été évité dans la présente étude.

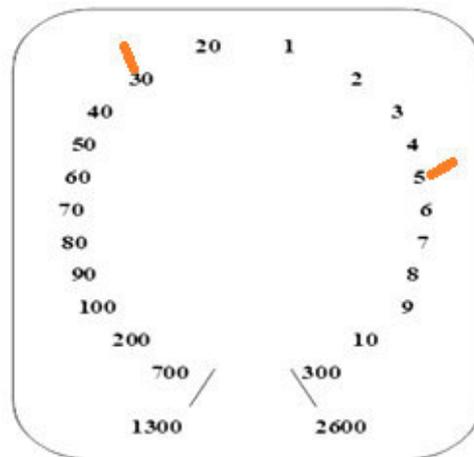


Figure 10. Système de codage utilisé pour *T. graeca* (exemple : individu numéro 35)

4.1.2. Estimation de la densité

La densité de la population a été estimée par la méthode de capture-marquage-recapture (Southwood, 1966). La méthode consiste à capturer un certain nombre d'individus dans la population étudiée, les marqués puis les relâchés à leurs endroits de capture, ensuite effectuer une nouvelle campagne de recapture après la validation d'une certaine période. Dans le cas le plus simple d'une opération de marquage suivie d'une recapture, on utilise le plus souvent l'estimation de Lincoln-Petersen. Donc si N est l'effectif total de la population, un échantillon de M individus est capturé, mesuré et marqué. Après un temps donné, on capture un second échantillon de n individus parmi lesquels m individus sont marqués. Si on admet que les m marqués sont répartis au hasard dans la population d'origine, on a alors :

$$N = n * M / m$$

Lorsque m est inférieur à 20, Bailey (1951) a montré que N est mieux estimé par la formule :

$$N = M * (n + 1) / (m + 1)$$



Les conditions de validité de cette méthode sont les suivantes :

- La probabilité de capture doit être identique pour tous les individus de la population étudiée.
- Le recrutement (natalité + immigration) doit être nul entre la capture et la recapture.
- Les marques doivent se conserver pendant toute la durée de l'expérience.

4.1.3. Sex-ratio

Le sexe est déterminé en se basant sur des caractères sexuels secondaires (Tab. 2). Le sex-ratio est la proportion relative des mâles et des femelles dans une population donnée. C'est un paramètre très important en démographie, vu l'influence potentielle que peut avoir la proportion relative des sexes dans la dépense du temps à la recherche d'un partenaire, dans la compétition intra-spécifique (Gibbons *et al.*, 1990)..

Tableau 03. Caractères morphologiques utilisés pour la distinction entre les mâles et les femelles chez *Testudo graeca graeca* (Raxworthy, 1983).

Caractères	Mâles	Femelles
<ul style="list-style-type: none"> • Surface plastrale • Forme du supracaudale • Position du cloacale sur la queue • Forme de la queue 	<ul style="list-style-type: none"> - Postérieurement concave - Convexe - Presque au milieu - Longue, épaisse à la base 	<ul style="list-style-type: none"> - Plate - Plate - Proche de la base - Courte 

4.1.4. Structure d'âge

La détermination de l'âge est indispensable pour des analyses quantitatives des populations de tortues (exemple : taux de croissance, l'âge et la taille à la maturité, ...etc.). Plusieurs méthodes permettant la détermination de l'âge chez les Chéloniens ont été envisagées (Saint Girons, 1965 ; Gibbons, 1970 ; Castanet & Cheylan, 1979 ; Castanet, 1988 ; Germano *et al.*, 1998). La méthode la plus précise est celle du marquage-recapture et qui consiste à marquer de jeunes éclos ou de très jeunes individus, pour lesquels l'âge à la première capture peut être estimé d'une façon précise. Cette technique donne avec certitude l'âge des tortues, mais elle nécessite beaucoup de temps et demande énormément d'effort de la part de l'investigateur



pour marquer et recapturer le maximum d'individus (Gibbons, 1976 ; Castanet et Cheylan, 1979 ; Castanet, 1988). La méthode qui demeure largement utilisée pour l'estimation de l'âge, est le dénombrement des anneaux de croissances (AC) (ou, "*annuli*") formés par déposition d'une série de couches concentriques kératinisées qui se manifestent au niveau des écailles de la carapace. Ces écailles enregistrent, sous forme de bourrelet (anneaux excentriques), les périodes de croissance active (principales saisons d'activité) en alternance avec les périodes de croissance ralentie ou nulle sous forme de sillons étroits bien marqués. L'utilisation des anneaux de croissance des écailles cornées offre un double intérêt. Leur observation est directe, ne nécessite aucune préparation préalable, n'entraîne aucun traumatisme pour les animaux, et est faisable pour des études sur le terrain (Castanet, 1988).

4.1.1.5. Croissance

La courbe de croissance de la longueur de la carapace en fonction de l'âge a été établie afin de mettre en évidence la tendance de cette croissance chez la population étudiée. La croissance est typiquement mesurée comme un changement dans quelques dimensions linéaires, exprimé par unité de temps. La longueur droite de la carapace (LC) est utilisée comme critère d'évaluation du taux de croissance. Comme ce taux, dans une période donnée, est une mesure absolue qui est fonction de la taille de l'individu à cette période, on a recours (Barbault, 1973) à la vitesse instantanée de croissance staturale (V.I.C.S.) exprimée en mm par unité de temps (j) selon la formule suivante :

$$\text{V.I.C.S.} = \text{LC2} - \text{LC1} / \text{t2} - \text{t1}$$

Où LC2 et LC1 sont respectivement les tailles de l'animal correspondant aux temps t2 et t1.

4.1.6. Maturité sexuelle

La maturité sexuelle a été évaluée en analysant la croissance des écailles dorsales. En effet, le ralentissement de la croissance lors de l'accession à la maturité est marqué par un resserrement des structures osseuses et kératinisées ; phénomène très commun chez la plupart des vertébrés en particulier les chéloniens (Castanet et Cheylan, 1979 ; Castanet, 1988 ; Germano *et al.*, 1994).



4.1.7. Mortalité

Les causes de la mortalité chez la population étudiée ont été déduites à partir de cadavres collectés sur le terrain. Le taux de mortalité est égale au nombre d'individus morts sur l'effectif total de la population. Les causes de la mortalité sont multiples. Ils peuvent être une forme de prédation par des mammifères tels que des canidés ; et généralement on trouve les traces des canines sous forme de trous dans la carapace. C'est généralement les juvéniles dont la carapace est encore molle qui sont victime de ce type de prédation. Parfois on trouve des individus écrasés lorsqu'ils traversent la route ou par les tracteurs dans les champs cultivés. D'autres carapaces se trouvent calcinées et déformées est la cause est les incendies.

4.1.8. Morphométrie

Dans le but d'étudier le dimorphisme sexuel chez la population étudiée, on a utilisé deux paramètres morphologiques :

- ✓ Le Poids (PC)
- ✓ La longueur de la carapace entre la nuchale et la supracaudale (LC)

La mesure de LC a été faite à 0,1 mm près au moyen d'un pied à coulisse digital. Le poids est mesuré à l'aide d'une balance électronique.



Photo 08. Mesure des paramètres morphologiques de *T. graeca* (© Rouag)



4.2. Estimation du domaine vital

Le domaine vital est généralement défini comme l'aire occupé par un animal y développant ses activités normales, quelles qu'elles soient (Blanc L., 2005). Le domaine vital d'un animal peut évoluer suite à des changements de saison, de ressource alimentaire, de la disponibilité de l'habitat, de la taille ou de l'âge de l'individu.

Toutes les méthodes d'estimation du domaine vital ne sont pas égales, et chacune s'appuie sur différentes hypothèses avec des aspects positifs et négatifs. Les deux méthodes les plus couramment utilisées dans les études sur les reptiles et les amphibiens sont le polygone convexe minimum MCP (Mohr 1947) et l'estimateur de densité de Kernel (Silverman, 1986).

La méthode MCP (minimum convexe Polygon) consiste à connecter les points de localisations extrêmes pour dessiner un polygone puis de calculer la surface de ce polygone (White G., et Garrott R., 1990). Les inconvénients majeurs de cette méthode sont une surestimation de la taille des domaines vitaux et le risque d'englober une portion non négligeable d'habitats non réellement utilisés (Bury B., 1978). Les sorties occasionnelles hors de la zone (domaine vital), telles que des explorations dans la nature ou le déplacement important et inhabituel, ne devant pas être considérées comme faisant partie du domaine vital. (Burt W. H., 1943).

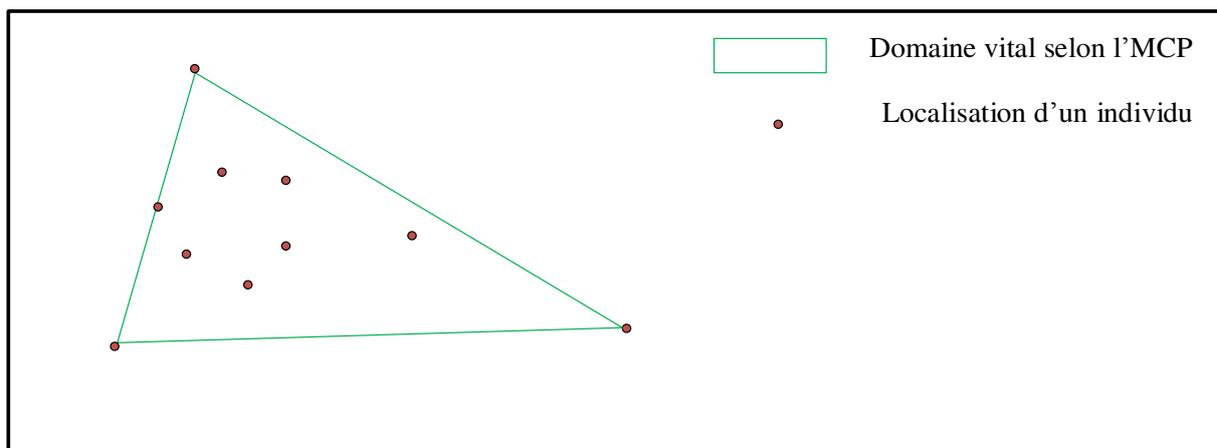


Figure 11. Illustration de la méthode de calcul des domaines vitaux.

Pour le faire, nous avons entré des coordonnées GPS des emplacements des tortues observées durant chaque sortie dans le logiciel MapSource (version 6.16.3). Le Matériel utilisé pour la géo-localisation des points de contact avec les tortues est un GPS de marque Garmin. Les



données sont ensuite transférées vers (Googleearth pro. version 7.0.2.8415) afin de calculer les aires des MCP.

Nous avons utilisé un MCP corrigée pour estimer le domaine vital et qui a permis de corriger le biais de la taille de l'échantillon. Cette méthode, utilisée par Turner (1969) et par Barrett (1990), utilise une équation logarithmique pour normaliser l'ensemble des données. L'aire qui en résulte est l' MCP corrigé du domaine de l'animal. La formule utilisée est :

$$\text{(Surface de l'MCP)} / (0,257 \times \ln(n) - 0,31)$$

Où : n = nombre de points de localisation (Barrett, 1990). Cette méthode corrige les biais dans la taille des échantillons (Rautenstrauch & Holt, 1994).

4.3. Description de l'habitat

La végétation constitue un paramètre très important pour les tortues. Aussi la qualité de l'habitat est en relation étroite avec celle du domaine vital. Un habitat complexe et diversifié devrait offrir davantage d'opportunités d'alimentation et de thermorégulation. En effet, pour un ectotherme il est important d'atteindre le plus rapidement possible la température optimale (Chelazzi and Calzolari 1986, Blouin-Demers and Weatherhead 2001). Les disponibilités alimentaires aussi le recouvrement de la couverture végétale herbacée sont en étroite relation avec la qualité de l'habitat (McRae et al., 1981; Aresco et Guyer, 1999) ; d'où l'importance de la caractérisation de la structure du milieu étudié.

Le site comme déjà décrit se présente comme une sur la zone à habitat rural, type pelouse avec une couverture végétale composée de *Chamaerops humilis* avec des parcelles cultivées et des zones inondables. Vers l'ouest du site, on note la présence d'une importante Aulnaie sur les berges du Lac Mellah. La partie nord est limitée par les maquis à chêne kermès sur sol dunaire (Fig. 12). On y note également plusieurs haies de Figuier de Barbarie

Une fois l'animal localisé l'état de la végétation environnante est relevé. Nous avons estimé à chaque observation et/ou capture d'individus dans un rayon de 5 m autour du lieu d'observation le recouvrement moyen (en %) et la hauteur moyenne (cm) de la végétation pour les différentes strates arbustives, buissonnantes et herbacées.

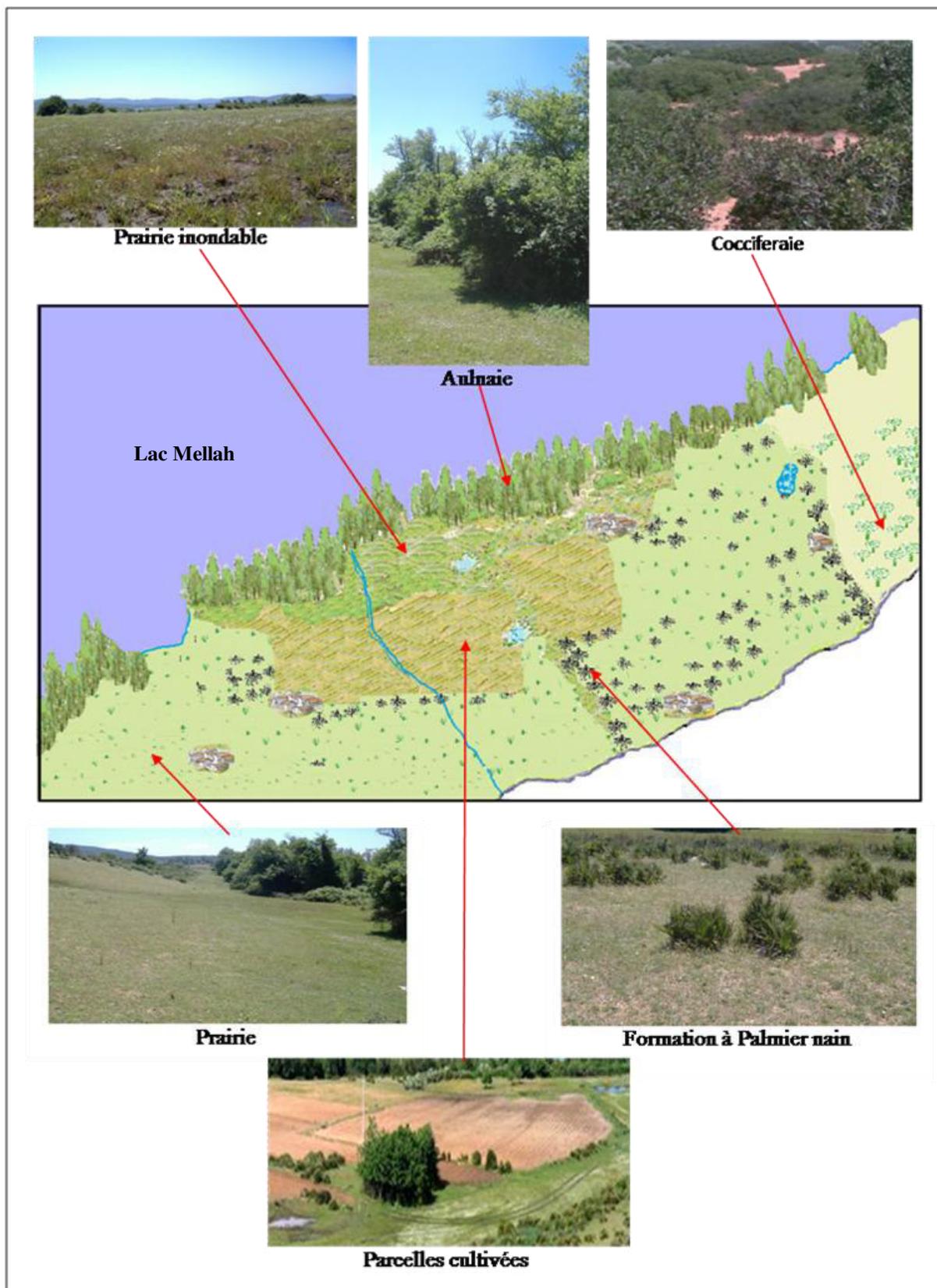


Figure 12. Les différents habitats dans le site d'étude



4.4. Etude du régime alimentaire de la population de *Testudo graeca*

4.4.1. Méthode d'échantillonnage botanique de la zone d'étude

La période d'échantillonnage a eu lieu au printemps 2007 ; période au cours de laquelle des relevés phytosociologiques ont été effectués dans le site d'étude. Afin d'avoir une idée du recouvrement des espèces végétales dans ce milieu on a utilisé la méthode des line-transects. Tout au long de la zone d'étude on a effectué des relevés floristiques de 10 mètres de long. Tout les 30 mètres (Holmes, 1984). Ainsi, 13 transects choisis au hasard ont été réalisés dans la zone d'étude. Quatre (04) relevés floristiques ont été exécutés dans l'Aulnaie en utilisant la méthode des quadrats qui est plus appropriée dans ce type de milieux fermés.



Photo 09. Echantillonnage de la végétation par line-transect (© Rouag).

Pour l'identification des espèces végétales, nous avons eu recours à la flore de Quezel et Santa (1962). Une fois l'inventaire floristique réalisé, Le taux de recouvrement moyen de chaque espèce végétale a été noté dans les différents transects. Celui-ci sera estimé selon une échelle mixte de Braun-Blanquet(1952).

Tableau 04. L'échelle mixte de Braun-Blanquet (1952).

Indice	Surface recouverte par les espèces en %
5	100 - 75
4	75 - 50
3	50 - 25
2	25 - 5
1	< 5
+	< 1



4.4.2. Analyse du régime alimentaire

4.4.2.1. Choix de la méthode coprologique

Il existe plusieurs méthodes d'étude du régime alimentaire et qui sont regroupées dans des méthodes directes et des méthodes indirectes (Butet, 1987). Les méthodes directes se basent sur l'observation directe de l'herbivore en utilisant généralement une paire de jumelles, tout en étant à une bonne distance pour ne pas affecter le comportement alimentaire de la tortue. L'identification et la quantification à distance des espèces végétales, ainsi que les différentes parties broutées n'est pas toujours aussi aisée. Les méthodes indirectes comprennent :

- **L'étude du contenu stomacal** : c'est la méthode la plus fiable, mais cette dernière nécessite le sacrifice de l'animal.

- **L'analyse micrographique des fèces « méthode de l'épiderme »** : C'est une méthode qui n'entraîne pas des perturbations sur les populations étudiés, c'est la méthode la plus appropriée pour analyser les variations spatio-temporelles des préférences alimentaires de l'animal étudié, elle fournit des renseignements qualitatifs et une approche quantitative du régime.

En raison de ces diverses constatations, les méthodes coprologiques font actuellement l'objet d'un regain d'intérêt croissant, et remplacent souvent l'analyse des contenus stomacaux dans l'étude des régimes alimentaires des espèces sauvages. Elles présentent en effet de nombreux avantages sur toutes les autres procédures, en effet :

- ✓ Elle ne perturbe pas le comportement de l'animal.
- ✓ Elle ne perturbe pas la démographie permettant des études en parallèle sur la dynamique des populations étudiées.
- ✓ Le régime alimentaire des populations ou des individus est étudié dans les conditions naturelles de l'animal.
- ✓ Elle permet un suivi de la population illimité dans le temps et dans l'espace.
- ✓ Elle permet d'avoir une approche quantitative de la nourriture ingérée.

La méthode de l'épiderme a été utilisée pour la première fois chez l'Ecureuil par Baumgartner et Martin (1939) et sur divers mammifères comme le Lapin de garenne (Chapuis, 1980), le



Chamois (Delaunay, 1982), le mouton (Rodde, 1977) ainsi que la marmotte alpine (Massemin, 1992).

4.4.2.2. Description de la méthode coprologique

4.4.2.2.1. Principe de la méthode

L'analyse « micrographique » ou « microhistologique » est souvent utilisée lors d'études du régime alimentaire des herbivores. La technique est basée sur la reconnaissance au microscope des fragments épidermiques végétaux et des fragments tégumentaires animaux contenus dans les fèces, par comparaison à un atlas photographique de référence des structures épidermiques des différentes plantes présentes sur le domaine exploité. Il a été démontré qu'un minimum de 10 échantillons était nécessaire pour obtenir une bonne définition du spectre alimentaire de la population étudiée à une période considérée (Butet, 1985).

L'épiderme, formée par la polymérisation de substances grasses insaturées, garde l'empreinte des cellules épidermiques de la plante dont elle dérive et résiste aux enzymes digestives. On émet l'hypothèse que l'on retrouve dans les fèces ces fragments cuticulaires caractéristiques des espèces végétales consommées. En fonction de la spécificité des structures épidermiques rencontrées, l'identification des composants du régime alimentaire se fait au niveau des familles végétales, des espèces végétales ou des organes végétaux.

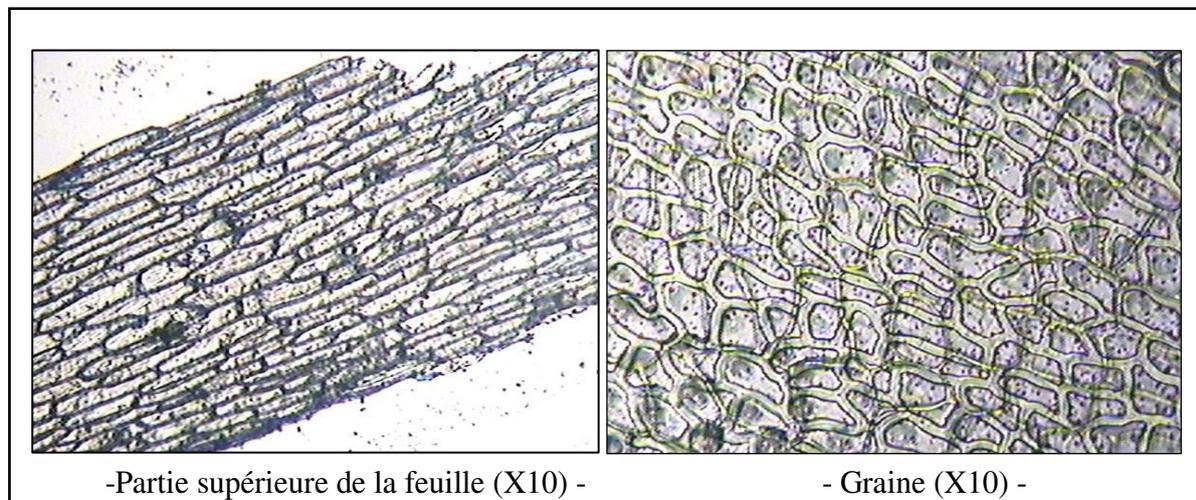
4.4.2.2.2. Constitution du catalogue de références

Les organes utilisés sont les suivants : la tige, la feuille, la fleur (sépale, pétale et étamine) ou l'inflorescence et la graine. L'obtention des épidermes se fait par séparation mécanique en grattant les tissus à l'aide d'une pince fine. Les épidermes sont plongés successivement dans différents bains pendant quelques minutes : eau de Javel, eau de rinçage, alcool et eau de rinçage. Ils sont ensuite placés entre lames et lamelles, dans de l'eau glycinée.

Pour des raisons pratiques, il est plus facile de consulter un catalogue photographique qu'une série de montages sur lames. C'est pourquoi les différentes préparations sont photographiées au microscope optique et les tirages sur papier, réalisés dans des conditions standard aboutissent à un grossissement final de X100 (Chapuis, 1980 ; Butet, 1987). Les diverses



photos sont rassemblées en un atlas photographique (Photo 10). En ce qui concerne les invertébrés, on a utilisé la collection des invertébrés réalisée dans le cadre de l'étude des deux espèces de lézards insectivores. Néanmoins, nous nous sommes limités à signaler uniquement la présence ou l'absence de fragments d'invertébrés et qui font partie généralement de l'ordre des coléoptères.



Photos 10. Fragments épidermiques d'Anagallis arvensis (© Rouag).

4.4.2.2.3. Collecte et Analyse des fèces de *Testudo graeca*

Les échantillons de crottes sont obtenus durant la manipulation de l'animal, elles sont récoltées, mises dans des flacons en plastique et conservées dans de l'alcool à 50%. Après avoir noté son sexe, chaque tortue capturée est pesée, mesurée, puis relâchée à l'emplacement exact de sa capture.

Les **44** fèces prélevées (**20** mâles, **16** femelles et **08** juvéniles) ont été broyées, homogénéisées dans de l'eau de Javel procurant une bonne décoloration, puis tamisées sur une série de tamis de 0.8 mm puis de 0.4 mm. Les fragments observables au microscope (X100) sont récupérés ultérieurement, ceux qui sont supérieurs à 0,4 mm devront être de nouveau broyés, les fractions obtenues sont dispersées dans une solution glycinée à 50% (Photos 11).

Les critères micro morphologiques de détermination sont la forme, la taille et l'aspect des cellules, les inclusions cellulaires, la densité et la répartition des stomates ainsi que la morphologie des poils épidermiques. Des critères plus subjectifs tels que l'épaisseur ou la couleur des fragments sont également utiles.



Photos 11. Les principales étapes de l'analyse coprologique (© Rouag).

4.4.2.2.4. L'analyse quantitative du régime alimentaire :

La technique de Rodde (1977), reprise par Chapuis (1980) et Butet (1985) a été utilisée. Elle consiste en un comptage continu des fragments au microscope optique par balayage longitudinal de la lame. A chaque déplacement du champ oculaire, tous les fragments sont identifiés et comptés.

Pour rencontrer tous les items caractéristiques de l'échantillon et obtenir une distribution d'abondance significative de ces items ; le nombre minimum de fragments à considérer est de 200 fragments par échantillon (Chapuis, 1980 ; Butet, 1985). Afin de garantir la validité des résultats, trois lames de chaque échantillons de crottes sont préparées et des fragments ont été comptés au microscope optique sous un grossissement (x 100; Microscope Carl Zeiss) sur trois lignes horizontales, séparées par 2 mm, de chaque lame (El Mouden et *al.*, 2006).

Les fragments observables traversées sont identifiés en comparaison à l'atlas de référence, les critères micro-morphologiques de détermination précédemment évoqués sont pris en considération. Ces fragments observables sont aussi comptés.

Les résultats sont exprimés en abondance relative en pourcentage (A%) de chaque catégorie alimentaire après dénombrement de leur épidermes caractéristiques.



4.4.2.3. Performances et limites d'application de la méthode coprologique

L'analyse des pelotes fécales a été largement utilisée sur les tortues terrestres (par exemple, Luiselli, 2003), car elle est non invasive et peu susceptible de nuire aux espèces aux faibles densités (Luiselli, 2006). Cette méthode peut poser des biais ; les matériaux les plus tendres peuvent être digérés de sorte qu'ils ne sont pas identifiables dans les fragments de la matière fécale. Au cours du transit intestinal, les diverses actions mécaniques et chimiques infligées aux végétaux risquent d'éliminer certains épidermes fragiles. Ce problème a souvent été soulevé et les avis sont partagés. Les études les plus approfondies sur ce point montrent que le risque de disparition n'est toutefois pas trop élevé. A côté de ce problème de digestibilité, il faut signaler qu'au cours des analyses, l'identification n'est pas toujours facile sur la planche des références. Certains fragments restent parfois indéterminés. Ceci constitue une autre limite sur le plan qualitatif, mais que l'on rencontre également dans l'analyse des contenus stomacaux (Demuth et Buhlmann, 1997 ; Gunzburger, 1999 ; Pincheira-Donoso, 2008).

4.5. Rythme d'activité

Le rythme d'activité a été déterminé sur une période de sept mois (du mois de mars au mois de septembre). L'activité est exprimée en nombre moyen d'individus observés par sortie et par mois. On a considéré qu'un individu est inactif lorsqu'il est enterré ou en situation de repos (membre et tête rétractés) dans un abri (Lambert, 1981). L'heure de contact et les conditions météorologiques (Température ambiante, état du ciel, vent, etc.) sont notées pour chaque animal actif.

4.6. Traitement des données :

L'analyse du régime alimentaire de la tortue grecque est basée sur le calcul d'un certain nombre de paramètres permettant de mieux caractériser la composition et la structure des items alimentaires ingérés.

- **Abondance (Ab) :** L'abondance se définit comme étant l'effectif total d'une catégorie alimentaire (nombre d'items ingérés).



- **Abondance relative :** C'est l'abondance d'un item alimentaire A par rapport à l'abondance totale de tous les items alimentaires ingérés. Elle est exprimée en pourcentage.

$$A(\%) = (Ab / Ab_t) \times 100$$

Ab : Abondance de l'item A / **Ab_t :** Abondance totale de tous les items alimentaires

- **Diversité :**

L'indice de diversité permet d'exprimer la structure d'un peuplement et la façon dont les individus sont répartis entre divers espèces (Daget, 1979). Nous avons adapté l'indice de Shannon et Weaver pour calculer la diversité du régime alimentaire :

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i$$

P_i = abondance relative des fragments identifiés

Cette diversité mesure le niveau de complexité du peuplement (ici c'est l'ensemble des items alimentaires). Plus les items alimentaires sont nombreux, plus leur abondance est voisine et plus la diversité du régime alimentaire est élevée.

- **Equirépartition ou Equitabilité :**

Le calcul de l'équitabilité nous permet de distinguer dans quelle mesure les diversités (H') respectives aux items alimentaires se rapprochent de leur diversité maximale (H_{max}), laquelle correspond à l'équilibre stable compatible avec le milieu. L'indice d'équitabilité est donné par la formule suivante (Virguos et al., 1999).

$$E = (H' / H'_{\max})$$

H'_{max} = Log₂ S où **S :** Nombre total de catégories alimentaires

- **L'Analyse statistique :** H' et E pour les différents groupes (mâles, femelles et juvéniles) ont été calculées par une matrice de permutation de test, comparant la matrice réelle de données avec des données générées par 5000 bootstraps aléatoires, on a appliqué ensuite le test de Mantel (Manly 1997). Le chevauchement des niches alimentaires (Ojk) entre les groupes a été calculé par l'indice de Pianka (1986), avec des valeurs allant de 0 (pas de chevauchement) à 1 (recouvrement total).



Pour tester l'hypothèse selon laquelle il y'a un partage des ressources intraspécifique, nous avons utilisé l'analyse du modèle nul (Gotelli et Graves, 1996) sur le chevauchement de niche. L'apparition d'un partage intraspécifique non-aléatoire des ressources alimentaires chez *T. graeca* a été testée en comparant les matrices de données d'origine avec des matrices de données simulées générées par des simulations de Monte Carlo (Gotelli et Graves, 1996).

La normalisation de l'algorithme RA3 (Lawlor 1980) a été utilisé parce qu'il robuste pour les études de chevauchement niche (Gotelli et Graves, 1996). RA3 teste la structure des guildes par la conservation de la largeur de la niche pour chaque groupe de population. Pour éviter les biais d'algorithmes (Lehsten & Harmand 2006), pour chaque paire de groupes (mâle-femelle, mâle-juvénile et femelle-juvénile), 30.000 permutations aléatoires de Monte Carlo ont été générés. Ce nombre de permutations veille à ce que les biais d'algorithmes sont évités.

Les valeurs de chevauchement des niches ont été calculées pour chacune de ces matrices générées aléatoirement, puis comparer à des valeurs moyennes de chevauchement théoriques générées par permutations. La présence d'un important partage intraspécifique des ressources alimentaires entre les groupes de la population a été assumé quand $P_{obs < exp} < 0,05$ (Gotelli et Graves, 1996).

Les données sur la disponibilité des plantes ont été utilisées dans les calculs de chevauchement de niche et dans les calculs d'algorithmes (Gotelli & Entsminger 2001). Pour tester des différences alimentaires entre les trois groupes, nous avons utilisé le Test de la table de contingence (χ_2). Le critère p -niveau a été ajusté en utilisant la méthode de Bonferroni qui est un test de correction apportée au seuil de significativité en cas de comparaison multiple pour compenser le fait que lors de tests multiples, un test peut apparaitre significatif par simple fait du hasard. Les relations entre la disponibilité des espèces végétales et de la consommation (% des fragments dans les crottes) ont été évaluées par le coefficient de corrélation de rangs de Spearman.

Les tests statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel SPSS (version 11.0) et Statistica (version 7.0). Les seuils de signification sont fixés à 5% pour toutes les analyses statistiques.

Les simulations de Monte Carlo et les chevauchements de niche ont été calculés en utilisant le logiciel Ecosim (Version 7.68, Acquired Intelligence Corp., Kesey-Bear).

RESULTATS ET INTERPRETATIONS



RESULTATS ET INTERPRETATIONS

1. CARATERISATION DES POPULATIONS DES LEZARDS SYMPATRIQUES

1.1. LES PARAMETRES MORPHOLOGIQUES

Nous avons mesuré et comparé les caractères morphologiques (taille et poids) des deux espèces afin de mettre en évidence l'effet de ce facteur sur la stratégie alimentaire des lézards. Ainsi, ont été mesurés :

- ✓ 24 *Psammodromus algirus* (9 mâles, 7 femelles, 8 juvéniles).
- ✓ 28 *Acanthodactylus erythrurus* (11 mâles, 9 femelles, 8 juvéniles).

1.1.1. Longueur museau-cloaque (LMC) :

Pour avoir un aperçu sur la taille des différentes catégories de la population à savoir les adultes, les juvéniles, les mâles et les femelles, on a mesuré la tailles des individus en ce basant uniquement sur la tailles du museau au cloaque (Fig. 13). Les mensurations effectuées en prenant en compte la longueur totale y compris la queue n'est pas trop précise dans la mesure où la longueur de cette dernière est très variable et peut également être sujette à l'autotomie.

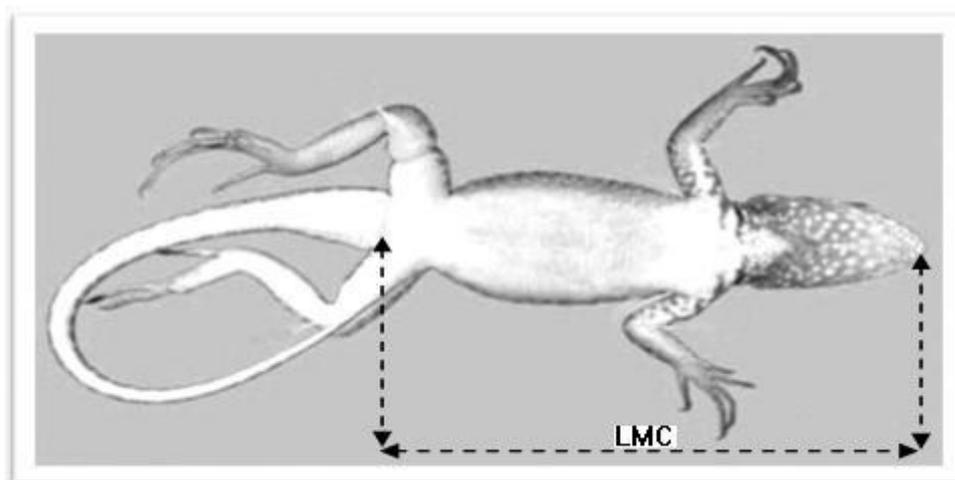


Figure 13 : Mesure de la taille des lézards (LMC)



➤ **Chez *Psammodromus algirus***

La population de *P. algirus* est composée de 33.33% d'individus dont la classe de taille est comprise entre 10 et 40 mm et qui sont considérés comme juvéniles. 66.67% d'individus dont la classe de taille est comprise entre 50 et 70 mm de longueur représentent la fraction des adultes (Fig. 14).

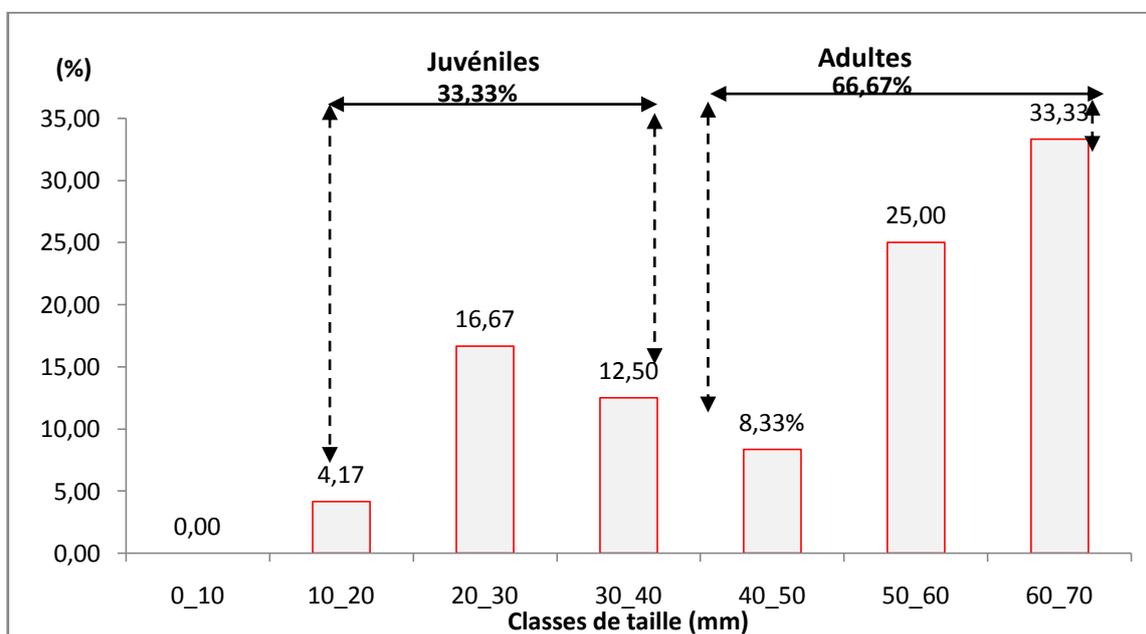


Figure 14. Classe de tailles de la population de *P. algirus* (n=24).

Le tableau suivant montre que :

- Les mâles adultes ont une taille qui varie de 56,40 mm à 69,20 mm. La longueur moyenne est de $61,60 \pm 4,03$ mm (N=9).
- Les femelles adultes avec une taille qui varie de 41 mm à 69,30 mm la longueur moyenne de $56,59 \pm 9,13$ mm (N=7).
- Les juvéniles ont une taille qui varie de 18,7 mm à 35,00 mm. La longueur moyenne est de $29,16 \pm 5,32$ mm (N=8).



Tableau 05. Classe de tailles de la population de *P. algirus*

	Min (mm)	Max (mm)	Moyenne	Ecartype	N	%
Mâles	56,4	69,2	61,6	4,03	9	37,5
Femelles	41	69,3	56,59	9,13	7	29,16
Juvéniles	18,7	35	29,16	5,32	8	33,33

❖ La taille moyenne des adultes pour les deux sexes confondus est de 59.40 ± 6.97 mm

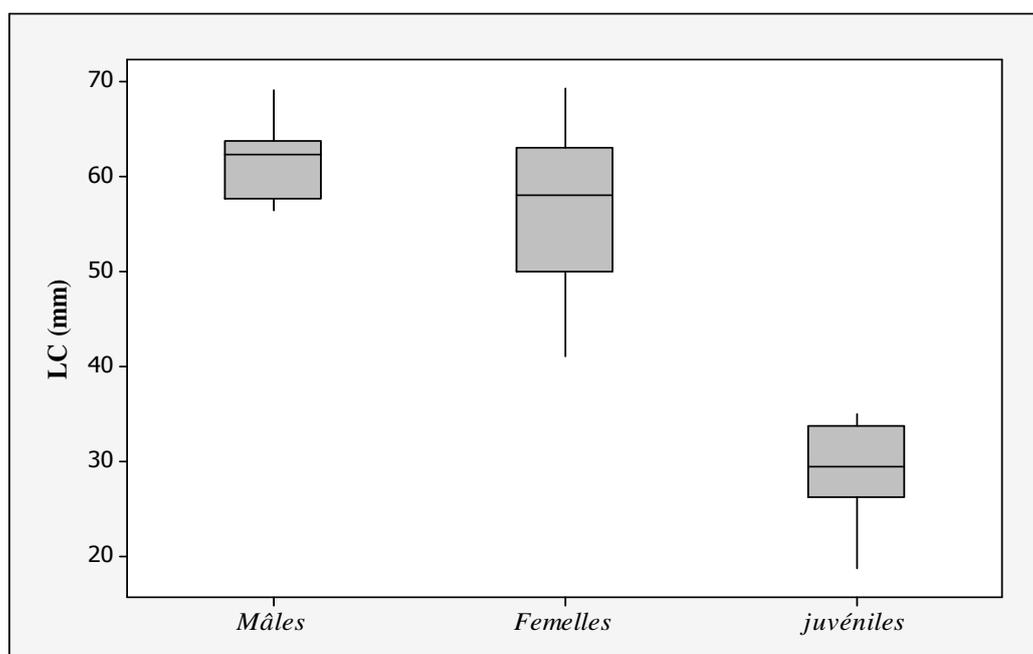


Figure 15. Distribution des tailles par sexes et âges chez *P. algirus*.

L'application du test F de Fisher montre qu'il n'y a aucune différence significative entre la taille des mâles et celles des femelles : ($F_{1,14}=2,20$; $p =0,160$). Une différence hautement significative existe entre la taille des adultes et des juvéniles : ($F_{1,23}=127,45$; $p =0,000$)



➤ **Chez *Acanthodactylus erythrurus***

La population d'*A. erythrurus* est composée par 28.57% d'individus juvéniles dont la taille est entre 20 et 50 mm et par 71.43% d'individus adultes dont la taille est comprise entre 50 et 80 mm (Fig. 16)

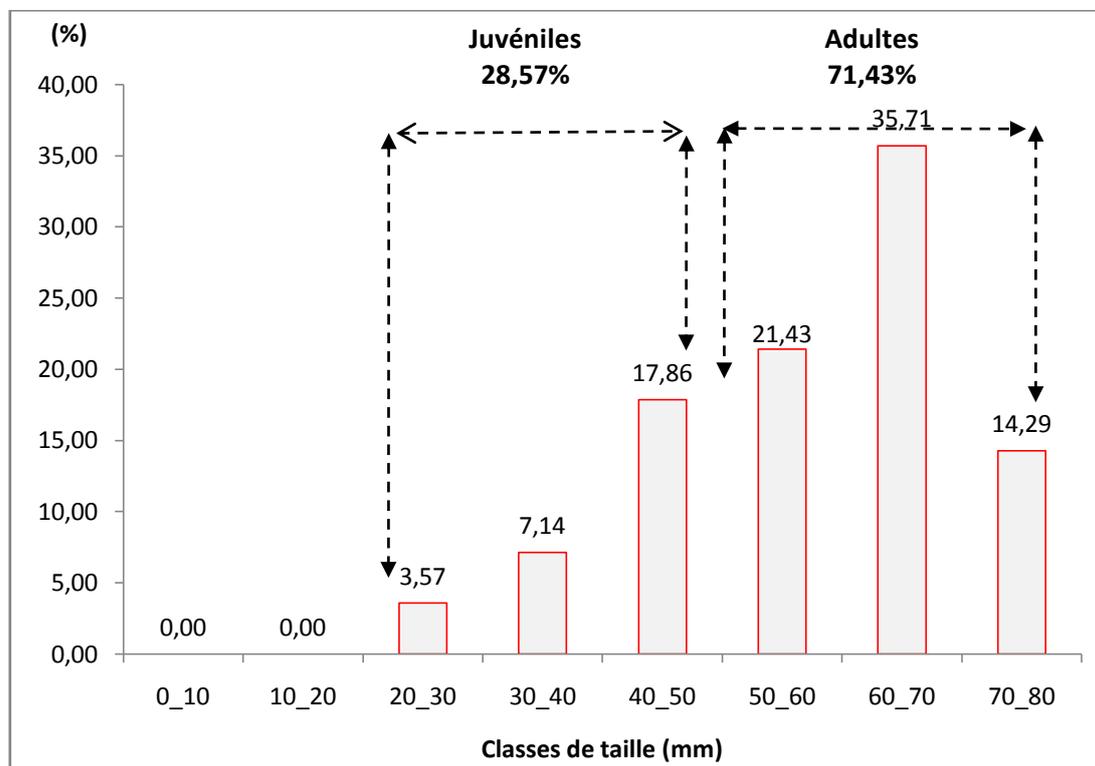


Figure 16. Classe de tailles de la population d'*A. erythrurus*.

Le tableau suivant montre que :

- Les mâles, ont une longueur entre 50 mm et 74 mm, avec une moyenne de $63,91 \pm 7,73$ mm (N=11)
- La taille des femelles varie de 51,25 à 76,19 mm, avec une moyenne de $65,26 \pm 7,87$ mm (N=9).
- Les juvéniles ont une longueur entre de 28 mm à 48,4 mm, la longueur moyenne est de $40,57 \pm 7,73$ mm (N=8).



Tableau 06. Classe de tailles de la population d'*A. erythrurus*.

	Minimum	Maximum	Moyenne	Ecartype	N	%
Mâles	50	74	63,91	7,73	11	39,28
Femelles	51,25	76,19	65,26	7,87	9	32,14
Juvéniles	28	48,4	40,57	7,73	8	28,57

❖ La taille moyenne des adultes pour les deux sexes confondus est de 64.52 ± 7.61 mm.

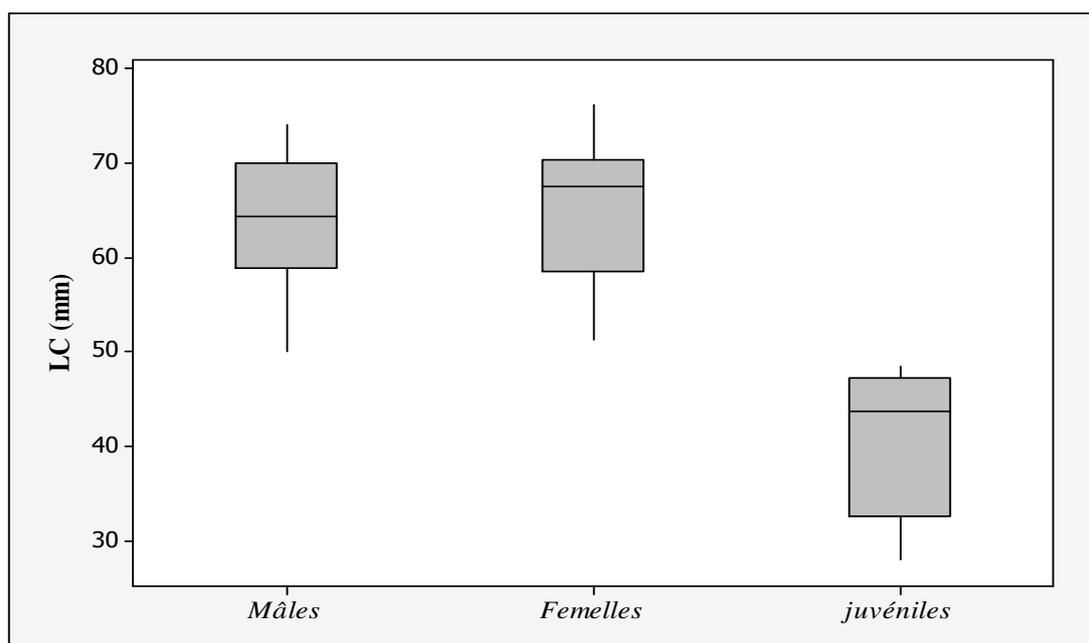


Figure 17. Distribution des tailles par sexes et âges chez *A. erythrurus*.

L'application du test F de Fisher montre qu'il n'y a pas de différences significatives entre la taille des mâles et celles des femelles. ($F_{1,18} = 0,15$; $p = 0,704$). Une différence hautement significative existe entre la taille des adultes et les juvéniles : ($F_{1,26} = 56,04$; $p = 0,000$)

1.1.2. Le poids

➤ Chez *Psammodromus algirus*

On a utilisé aussi le poids en tant que paramètre de comparaison intra et interspécifique. La figure 18 montre que la population de *P. algirus* est composée par 54.17% d'individus dont le



poids est compris entre 3 et 7 g. Les juvéniles ont un poids compris entre 0.5 et 2 g, ils représentent 33.33% de la population.

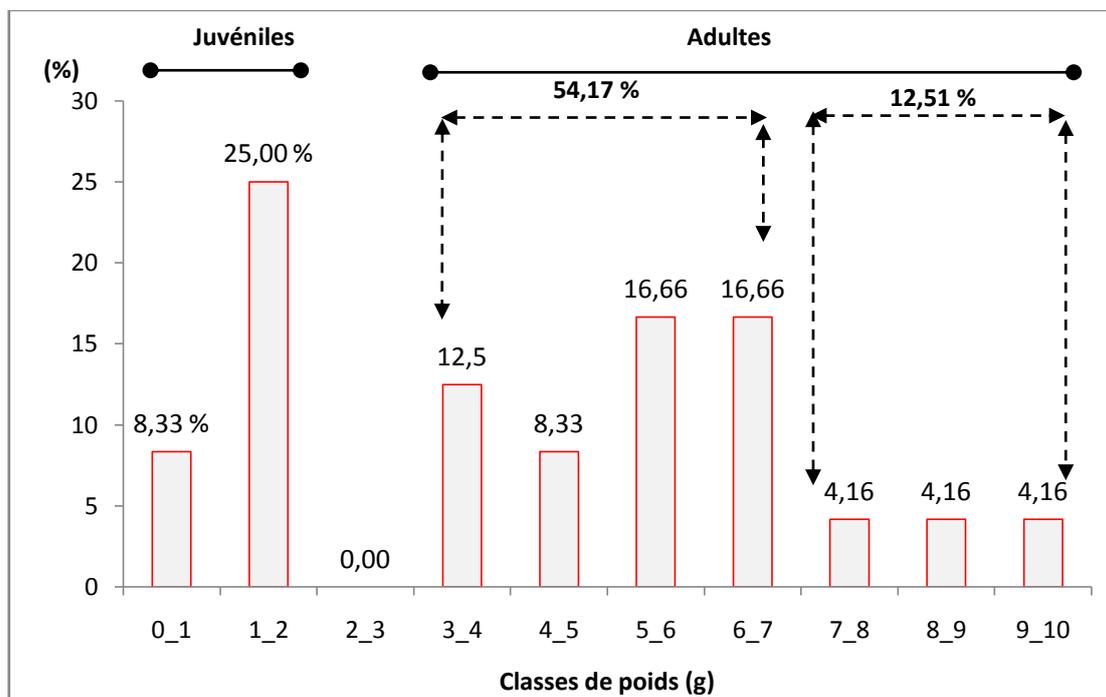


Figure 18. Classe de poids de la population de *P. algirus*.

Parmi les 24 individus pesés, on peut distinguer par âge et sexe :

- Les mâles, dont le poids varie de 5 à 9 g avec une moyenne de $6,69 \pm 1,19$ g (N=9).
- Les femelles, dont le poids varie de 3,5 à 9,5 g avec une moyenne de $5,43 \pm 2,22$ g (N=7).
- Les juvéniles, dont le poids varie de 0,5 à 2 g avec une moyenne de $1,07 \pm 0,49$ g (N=8).

Le tableau 07 indique les poids moyens des trois catégories d'individus (mâles, femelles et juvéniles) parmi les 24 individus pesés.



Tableau 07. Classes de poids (g) de la population de *P. algirus*.

	Moyenne (g)	Ecartype	Min (g)	Max (g)	N	%
Mâles	6,69	1,19	5	9	9	37,5
Femelles	5,43	2,22	3,5	9,5	7	29,16
Juvéniles	1,07	0,49	0,5	2	8	33,33

La figure 19 présente la distribution des poids moyens des différentes catégories d'individus. Il n'apparaît pas de différences statistique entre les poids des mâles et des femelles ($F_{1,14} = 2,13$; $p = 0,167$). Une différence hautement significative existe entre le poids des adultes et des juvéniles ($F_{1,22} = 61,18$; $p = 0,000$)

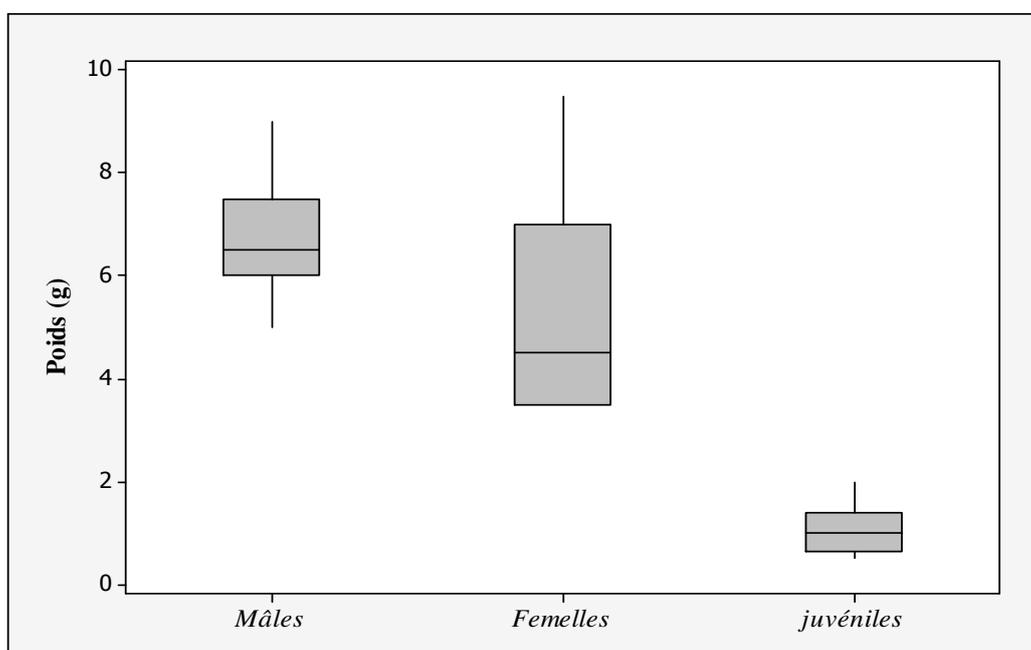


Figure 19. Différences de poids par sexes et âges chez *P. algirus*.

➤ **Chez *Acanthodactylus erythrurus***

La population d'*A. erythrurus* est composée par 57.14% d'individus dont le poids est compris entre 3 et 8 g. les individus dont le poids est compris entre 9 et 11 g représente 14.28% de la population. Les juvéniles ont un poids compris entre 1 et 3 g, ils représentent 28.57% de la population (Fig. 20).

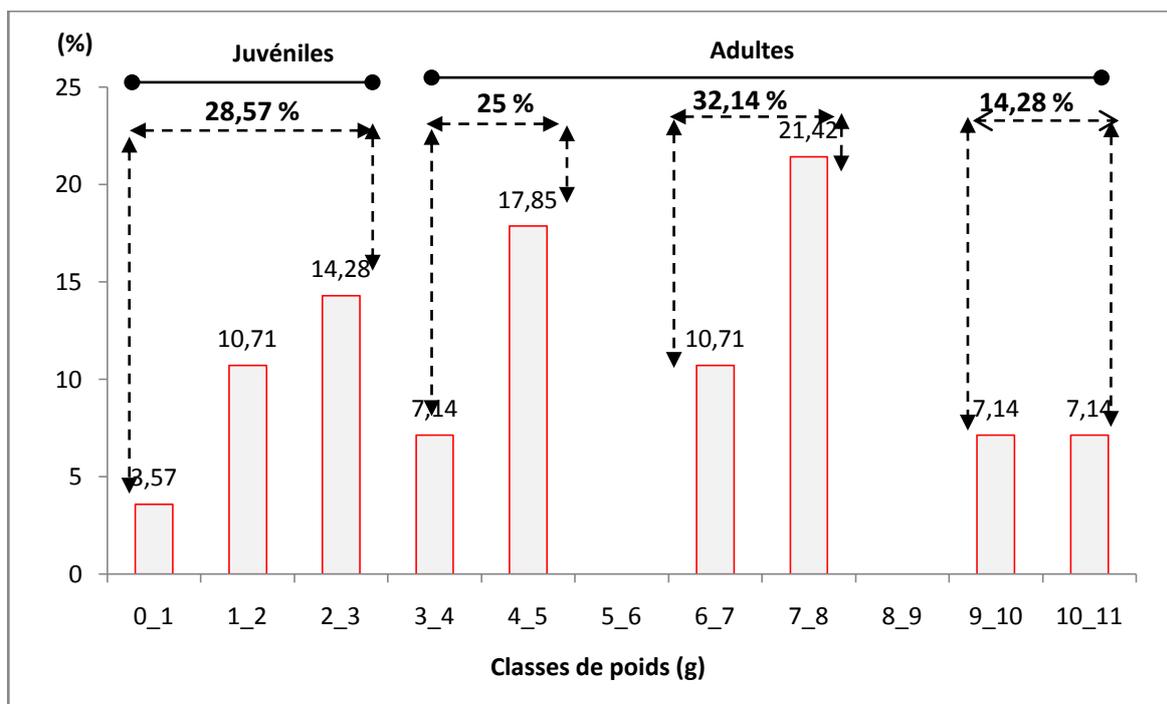


Figure 20. Classe de poids de la population d’*A. erythrurus*.

Parmi les 28 individus pesés, on peut distinguer par âge et sexe :

- Les femelles, dont le poids varie de 4 à 9,97 g avec une moyenne de $6,85 \pm 1,83$ g.
- Les mâles, dont le poids varie de 4 à 10,30 g avec une moyenne de $6,81 \pm 2,49$ g.
- Les juvéniles, dont le poids varie de 1 à 2,99 g avec une moyenne de $2,04 \pm 0,72$ g.

Tableau 08. Classes de poids de la population d’*A. erythrurus*.

	Moyenne	Ecartype	Minimum	Maximum	N	%
Mâles	6,80	2,49	4	10,3	11	39,28
Femelles	6,85	1,83	4	9,97	9	32,14
Juvéniles	2,03	0,71	1	2,99	8	28,57

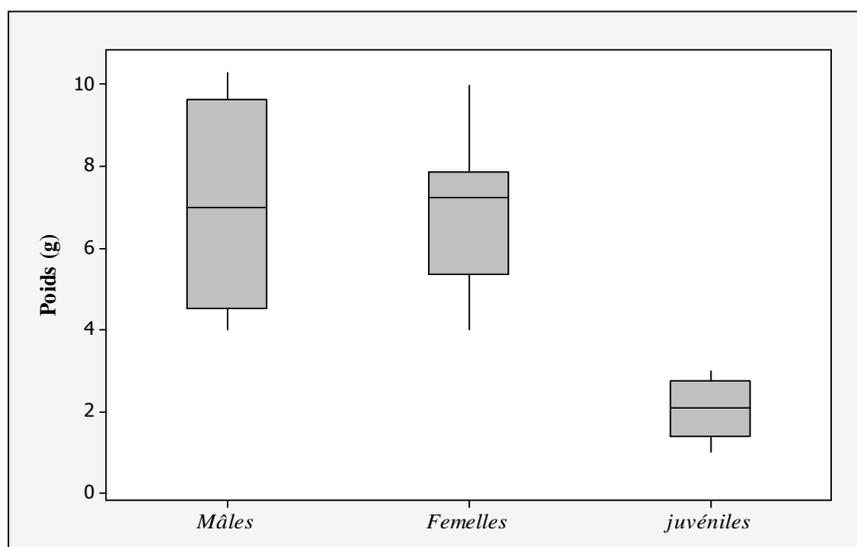


Figure 21. Distribution des poids par sexes et âges chez *A. erythrurus*.

L'application du test F de Fisher montre qu'il n'y a pas de différences significatives entre le poids des mâles et des femelles ($F_{1,18} = 0,00$; $p = 0,964$). Une différence hautement significative existe entre le poids des adultes et des juvéniles ($F_{1,26} = 36,91$; $p = 0,000$).

La figure 22 illustre les distributions de taille et de poids entre les deux espèces de lézards. Il apparaît que les tailles et poids des deux espèces ne présentent pas de différences significatives intraspécifiques et interspécifiques (One-Way Anova, LMC : $F_{3,32} = 2,11$; $p = 0,119$. Poids : $F_{3,32} = 0,86$; $p = 0,470$).

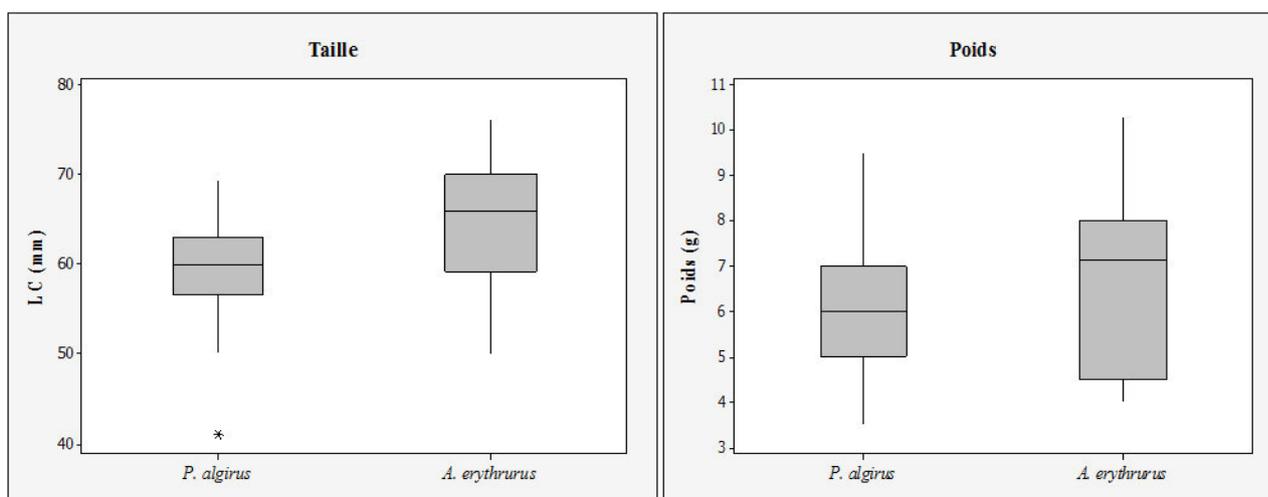


Figure 22. Distribution des tailles et des poids entre *P. algirus* et *A. erythrurus*.

Ainsi, les deux espèces de lézards ne se différencient pas par leurs tailles et leurs poids.



1.2. LA NICHE SPATIALE

1.2.1. Structure de la végétation

Les quatre stations d'étude se présentent comme une succession végétale où le degré d'ouverture de la végétation (taux de recouvrement) ainsi que la hauteur évoluent positivement et régulièrement d'une station à une autre (Tab. 9).

Tableau 09. Paramètres de structure de la végétation au niveau des 4 stations.

		Station 1	Station 2	Station 3	Station 4
Strate buissonnante	Hauteur HSB (cm)	30,5	32,44	64,4	125,8
	Recouvrement RSB (%)	10,38	19	28,1	51,8
Strate herbacée	Hauteur HSH (cm)	2,32	4,62	4,6	00
	Recouvrement RSH (%)	70,62	2,67	2,7	00

RSB : recouvrement strate buissonnante ; RSH : recouvrement strate herbacée
 HSB : hauteur strate buissonnante ; HSH : hauteur strate herbacée.

Au niveau de la station 1, le recouvrement de la strate buissonnante est le plus faible et atteint 10,38% pour une hauteur moyenne de 30,5 cm. Par contre la strate herbacée est la plus dense avec un taux de recouvrement de 70,62 %. Il s'agit d'anciennes zones agricoles dans lesquelles sont conservés quelques éléments de la végétation originelle.

Les stations 2 et 3 sont des milieux semi-ouverts avec des strates buissonnantes respectives de 19 % et 28,1 % de recouvrement et une hauteur de 32,44 cm et 64,4 cm. La strate herbacée est pratiquement absente à part quelques espèces éparpillées.

La station 4 (maquis haut) est caractérisée par le couvert végétal le plus dense. Avec 51,8% de recouvrement moyen la strate buissonnante composée essentiellement de *Quercus coccifera* atteint une hauteur moyenne de 125,8 cm. La strate herbacée est pratiquement absente.



1.2.2. Variation de l'abondance de *Psammodromus algirus* et d'*Acanthodactylus erythrurus* dans la succession végétale.

L'estimation des abondances de *P. algirus* et d'*A. erythrurus* a été effectuée au niveau des 4 stations d'échantillonnage par la méthode des transect ; en calculant l'indice de densité (Id) par la moyenne des abondances sur 6 transects réalisés dans chaque station (Tab. 10).

Tableau 10. Indice de densité spécifique de deux Lézards dans les stations échantillonnées.

Milieux	Station 1	Station 2	Station 3	Station 4
<i>espèces</i>	Id (ind/km)			
<i>P. algirus</i>	0,50	8,66	10,00	1,50
<i>A. erythrurus</i>	0,66	4,33	2,33	00

En examinant le tableau 10 on constate que *P. algirus* est plus abondant qu'*A. erythrurus*. Les deux espèces manifestent leurs plus fortes densités dans les stations 2 et 3 avec des valeurs respectives de 8,66 ind/km et 10 ind/km pour le Psammodrome et 4,33 ind/km et 2,33 ind/km pour l'Acanthodactyle. Les stations 1 et 4 connaissent une remarquable chute de l'indice de densité des deux espèces.

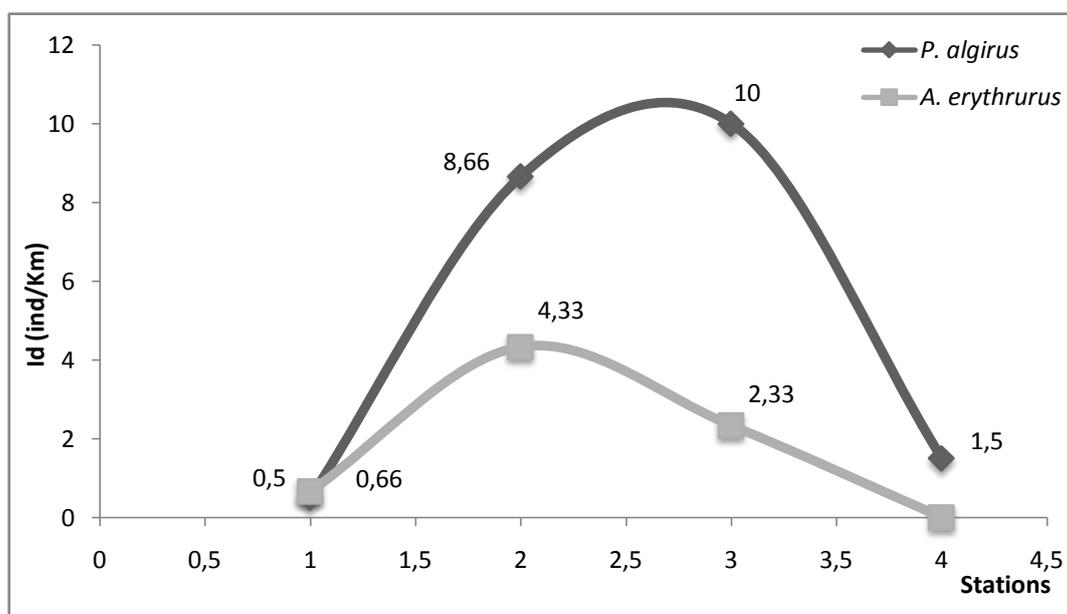


Figure 23. Variation de l'indice de densité des deux espèces au niveau des 4 stations.



La figure 23 montre des courbes en forme de cloche pour les deux espèces se qui veut dire que ces deux dernières évite aussi bien les milieux très découverts comme les pelouses (station 1) ; que les milieux très fermés comme le maquis haut (station 4).

L'analyse de la variance (One-Way Anova : $F_{1,6} = 1,63$; $p = 0,249 > 0,05$) ne montre pas de différence significative dans la distribution des deux espèces à travers les différentes stations étudiées

1.2.3. Influence du recouvrement de la végétation

Pour mieux comprendre l'impact du recouvrement de la végétation (essentiellement buissonnante dans ce type de milieux dunaires) sur l'abondance et la distribution des deux espèces de lézards et aussi afin de vérifier s'il y a une ségrégation spatiale au niveau des micro-habitats, on a classé le recouvrement de la strate buissonnante pour tout les contacts effectués dans toutes les stations confondues (RSB), selon une échelle de 20% d'écart de recouvrement (Tab. 11). Le nombre de contact pour chaque espèce dans chaque classe de strate a été exprimé en pourcentage afin de pallier l'impact de la forte densité du *Psammodrome* par rapport à celle de l'*Acanthodactyle*.

Tableau 11. Fréquences d'observations des lézards par classe de recouvrement des buissons

RSB (%)	<i>P. algirus</i> (%)	<i>n</i>	<i>A. erythrurus</i> (%)	<i>n</i>
0 – 20	6,12	15	28,41	25
20 – 40	34,69	86	42,06	37
40 – 60	34,69	86	19,31	17
60 – 80	24,49	61	10,22	9
80 – 100	0,00	0	0,00	0

RSB : recouvrement strate buissonnante

En examinant la figure 24 on constate que les deux espèces occupent les mêmes classes de recouvrement mais ils ne les exploitent pas de la même manière. En effet, l'*Acanthodactyle* montre une grande affinité pour les milieux les plus dégagés avec un taux de présence qui va de 28,41% à 42,06% entre 0% et 40% de recouvrement de végétation. Lorsque le recouvrement atteint 60 à 80 % le taux de présence de l'espèce descend à 10,22%. A 100% de recouvrement, l'*Acanthodactyle* est totalement absent. Il existe une corrélation négative (Corrélation de Pearson) entre la fréquence d'observation d'*A. erythrurus* et le taux de recouvrement de la végétation buissonnante : $r_{\text{acantho}} = -0,86$ ($p=0,059$).



Le Psammodrome fréquente peu les endroits très dégagés, il exprime sa forte présence entre 20 et 60 % de recouvrement avec un taux global de présence de 69.38%. Quand le milieu se referme, le taux de présence du Psammodrome diminue aussi et devient nul lorsque le recouvrement dépasse 80%. Aucune relation n'existe entre la fréquence d'observation de *P. algirus* et le recouvrement de la végétation buissonnante : $r_{\text{psamo}} = -0,22$ ($p=0,723$).

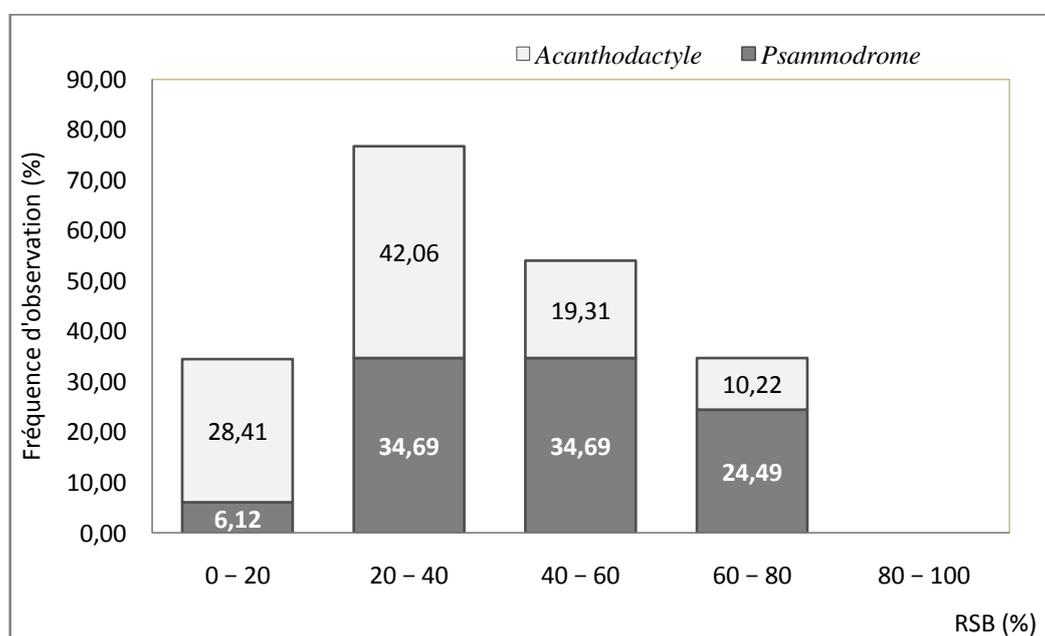


Figure 24. Distribution des deux espèces selon le recouvrement de la végétation.

L'application du test khi-deux (χ^2) nous a révélé une différence significative ($\chi^2 = 39,679$; $p=0,000 < 0,05$) dans l'occupation des différentes classes de recouvrement entre les deux espèces de lézards.

1.2.4. Influence de la hauteur de la végétation

Pour vérifier aussi l'impact de la hauteur de la végétation sur l'abondance et la distribution des deux espèces de lézards au niveau des micro-habitats, on a classé la hauteur de la strate buissonnante (HSB) pour tous les contacts effectués dans toutes les stations confondues selon une échelle de 20 cm d'écart (Tab. 12). De la même manière que pour le recouvrement. De même le nombre de contacts pour chaque espèce dans chaque classe de strate a été exprimé en pourcentage.



Tableau 12. Fréquences d'observations des deux espèces par rapport à la hauteur des buissons

HSB (cm)	<i>P. algirus</i> (%)	<i>n</i>	<i>A. erythrurus</i> (%)	<i>n</i>
0 – 20	0	0	2,27	2
20 – 40	3,92	10	12,5	11
40 – 60	21,57	53	26,13	23
60 – 80	9,80	24	31,81	28
80 – 100	19,61	49	12,52	11
100 – 150	15,69	39	9,09	8
150 – 200	29,41	73	5,68	5

HSB : hauteur strate buissonnante

La fréquence d'observation d'*A. erythrurus* diminue considérablement au-delà de 80 cm de hauteur (voir figure 24). A l'inverse la fréquence du *Psammodrome* est très faible (3.92%) entre 0-40 cm de hauteur ; au-delà, elle augmente et surtout à partir de 80 cm de hauteur, quant celle de l'*Acanthodactyle* diminue. En effet, plus de 60% des contacts ont été réalisés entre 80-200 cm de hauteur.

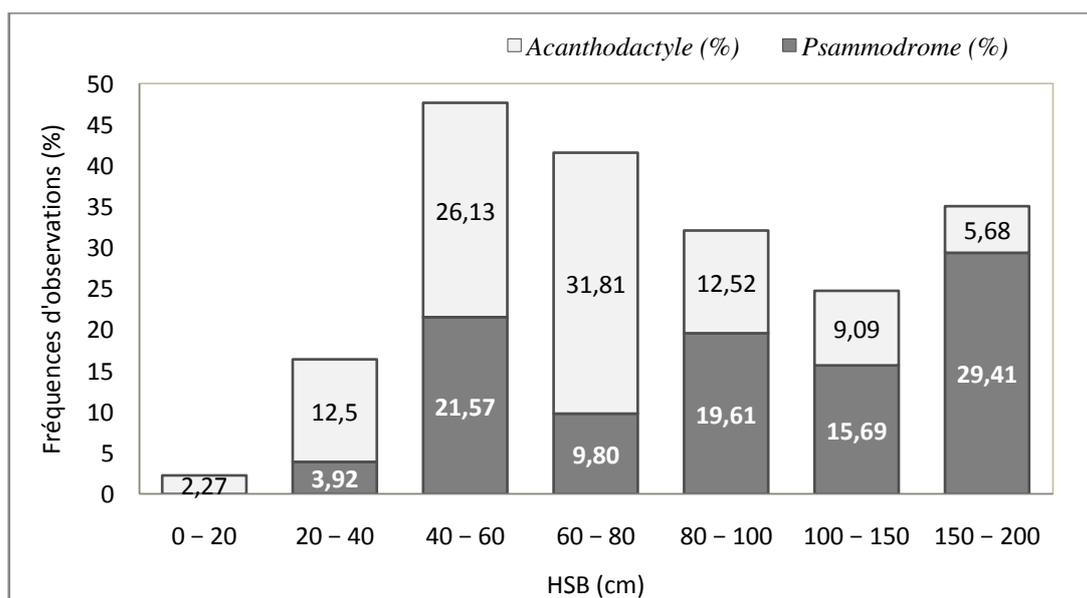


Figure 25. Distribution des deux espèces selon la hauteur du buisson

L'abondance de *Psammodromus algirus* est corrélée positivement avec la hauteur de la strate buissonnante ; $r_{\text{psamo}} = 0.818$ ($p = 0,025$). Il n'y a pas de corrélation entre la fréquence



d'observation d'*A. erythrurus* et la hauteur de la strate buissonnante : $r_{\text{acantho}} = -0,073$ ($p = 0,877$). L'application du test khi-deux (χ^2) nous a révélé une différence significatives ($\chi^2 = 48,92$; $p=0,000 < 0,05$) dans l'occupation des différentes classe de hauteur entre les deux espèces.

1.2. DOMAINE VITAL

Chez *P. algirus*, le domaine vital moyen pour les mâles est de 1042,71 m², il est plus important que celui des femelles 855,2 m². Les juvéniles ont un domaine vital moyen de 184,4 m². Pour l'ensemble de la population le domaine vital moyen est de 960,73 m².

Tableau 13. *Domaine vitale par âge et sexe.*

Espèces	Mâles	Femelles	Juvéniles
	Moy (min- max)	Moy (min- max)	Moy (min- max)
<i>P. algirus</i>	1042,71 m ² (790,73-1382,10)	855,2 m ² (563,47-1454,95)	183,58 m ² (88,72-331,12)
<i>A. erythrurus</i>	1060,47 m ² (639,68-1571,10)	1066,39 m ² (639,68-1523,25)	337,41 m ² (171,4-485,17)

L'application du test *F* de Fisher montre qu'il n'y a aucune différences significatives entre les domaines vitaux des mâles et femelles ($F_{1,14} = 2,10$; $p = 0,169$). Par contre une différence hautement significative existe entre les adultes et les juvéniles ($F_{1,22} = 68,73$; $p = 0,000$).

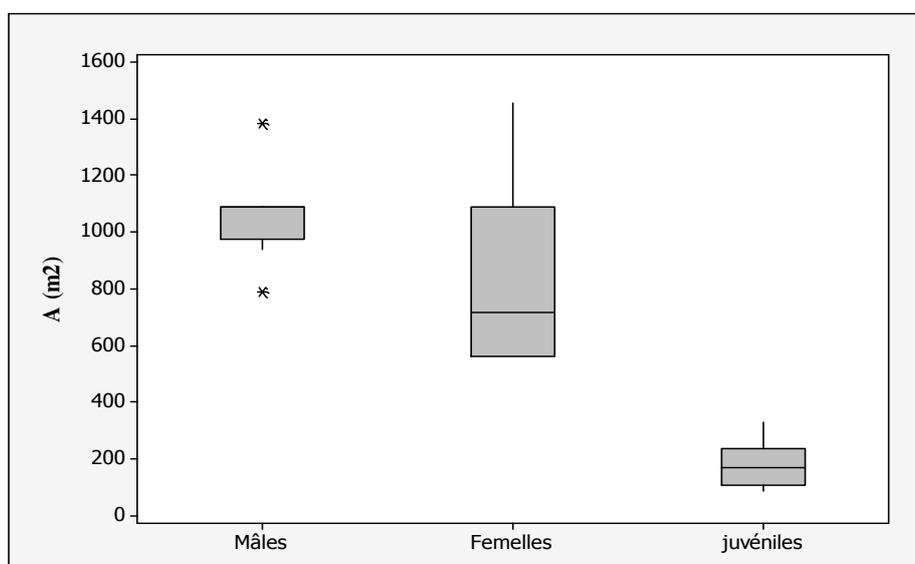


Figure 26. *Différence dans la taille du domaine vital par sexes et âges chez P. algirus.*



Chez *A. erythrurus* le domaine vital mesuré des femelles (1066,39 m²) est légèrement supérieur à celui des mâles (1060,47 m²). Les juvéniles ont un territoire moins important (337,41 m²). Pour la population totale le domaine vital est de 1063,43 m².

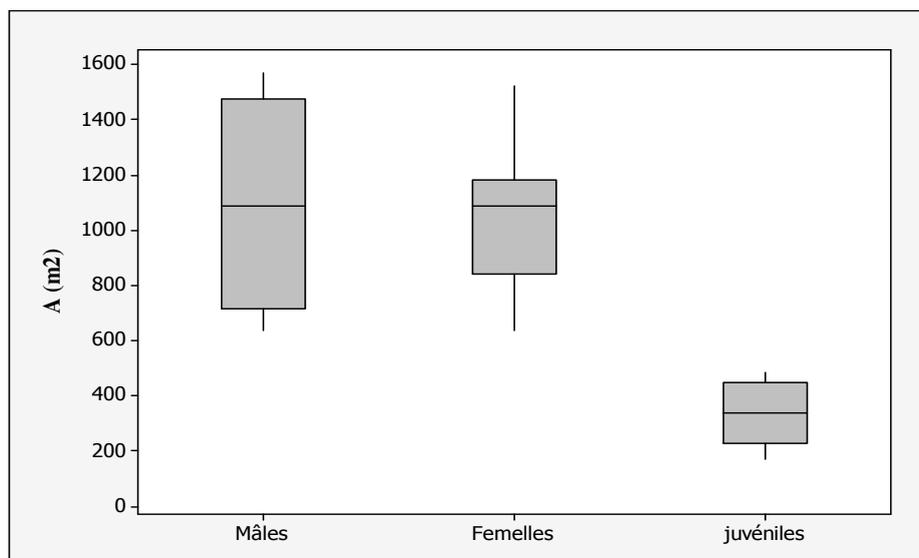


Figure 27. Différence dans la taille du domaine vital par sexes et âges chez *A. erythrurus*.

L'application du test *F* de Fisher montre qu'il n'y a aucune différences significatives entre les domaines vitaux des mâles et femelles ($F_{1,18} = 0,00$; $p = 0,972$). Par contre une différence hautement significative existe entre les adultes et les juvéniles ($F_{1,26} = 38,03$; $p = 0,000$)

La surface moyenne du domaine vital des adultes de l'*Acanthodactyle* ($1046,2 \text{ m}^2 \pm 262,47$) est supérieure à celle du *Psammodrome* ($977,7 \text{ m}^2 \pm 314,75$).

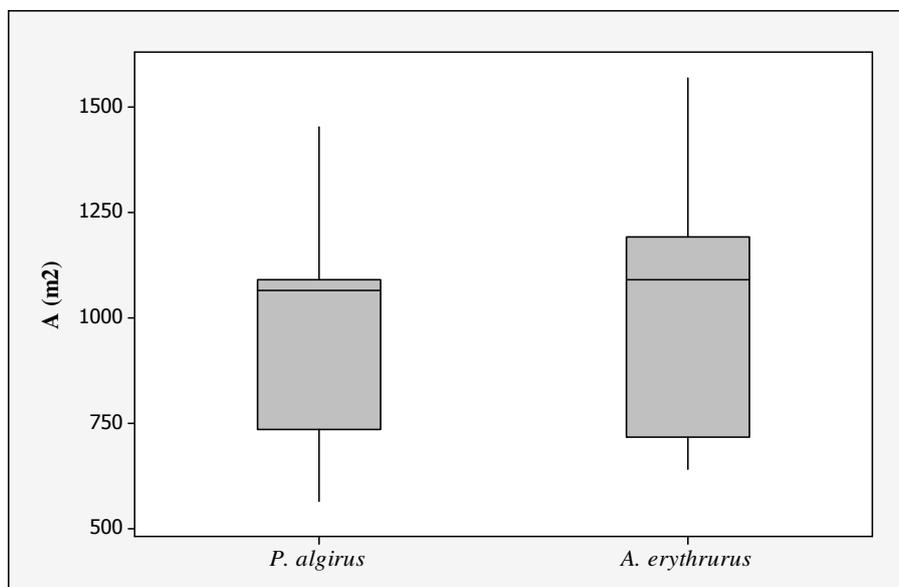


Figure 28. Différence dans la taille du domaine vital entre *P. algirus* et *A. erythrurus*.



L'application du test F de Fisher montre qu'il n'y a aucune différences significatives entre les domaines vitaux de *Psammodromus algirus* et *Acanthodactylus erythrurus* ($F_{1,34} = 0,49$; $p = 0,489$).

1.4. LA NICHE TROPHIQUE

1.4.1. Diversité du régime alimentaire

Au total 14 items proies ont été trouvés dans les estomacs des deux espèces, répartis entre Insectes, Arachnides, Myriapodes et débris végétaux. Le régime alimentaire de l'Acanthodactyle est le plus diversifié avec 12 items proies alors que celui du Psammodrome 8 items proies (Tab. 14). Les Lépidoptères sont représentés par des chenilles.

Pour l'analyse des données, les Formicidés seront séparés des Hyménoptères en raison du caractère grégaire de ces derniers, pouvant occasionner des captures massives par un seul individu et qui peut biaiser les résultats.

Tableau 14. Diversité du régime alimentaire des deux espèces de lézards.

Classe des proies	Items proies	<i>A. erythrurus</i>	<i>P. algirus</i>
Insectes	1. Coléoptères	*	*
	2. Hyménoptères (abeilles et fourmis)	*	*
	3. Diptères	*	*
	4. Orthoptères	*	*
	5. Lépidoptères (Chenilles)	*	
	6. Dermaptères	*	
	7. Odonates	*	
	8. Dictyoptères		*
	9. Collemboles		*
Arachnides	10. Aranéides	*	*
	11. Acariens	*	
	12. Scorpions	*	
Myriapodes	13. Chilopodes	*	
Végétation	14. Débris végétaux	*	*
Richesse (S)		12	8



1.4.2. Abondance

Au total 98 proies ont été récoltées dans l'estomac de *Psammmodromus algirus* et 258 proies dans celle d'*Acanthodactylus erythrurus*.

Chez les deux espèces de lézards, les catégories les plus abondantes sont les coléoptères et les diptères en plus des formicidés chez l'Acanthodactyle. Certaines proies ne sont présentes que chez l'Acanthodactyle telles que les dictyoptères et les collemboles. D'autres sont présentes uniquement chez le Psammodrome telle que les chenilles de Lépidoptères, les Dermaptères et les Odonates (Tab. 15).

Tableau 15. Abondance des items proies dans les estomacs des deux espèces de lézards.

Classe des proies	Items proies	<i>A. erythrurus</i>	<i>P. algirus</i>
Insectes	1. Coléoptères	95	21
	2. Hyménoptères (abeilles)	4	4
	3. Formicidés (Fourmis)	67	11
	4. Diptères	37	25
	5. Orthoptères	8	11
	6. Lépidoptères (Chenilles)	6	0
	7. Dermaptères	1	0
	8. Odonates	1	0
	9. Dictyoptères	0	1
	10. Collemboles	0	3
Arachnides	11. Aranéides	14	12
	12. Acariens	3	0
	13. Scorpions	1	0
Myriapodes	14. Chilopodes	5	0
Végétation	15. Débris végétaux	11	4
	16. Indéterminées	5	6
Total		258	98



1.4.2.1. Abondances relatives

Le régime alimentaire de *Psammodromus algirus* est dominé dans l'ordre par deux catégories taxonomiques de proies qui sont (Tab. 16) :

- Les Diptères avec un total de 25,51 %,
- Les Coléoptères, avec 21,43 %,

Les autres catégories sont représentées par :

- Les Fourmis (Hyménoptères), avec 11,22 %.
- Les Arachnides, avec 12,24 %.
- Les Orthoptères, avec 11,22 %

Tableau 16. Abondance relative *i* (%) des proies ingérées.

Classe des proies	Items proies	<i>A. erythrurus</i>	<i>P. algirus</i>
Insectes	1. Coléoptères	36,82	21,43
	2. Hyménoptères (abeilles)	1,55	4,08
	3. Formicidés (Fourmis)	25,97	11,22
	4. Diptères	14,34	25,51
	5. Orthoptères	3,10	11,22
	6. Lépidoptères (Chenilles)	2,33	0
	7. Dermaptères	0,39	0
	8. Odonates	0,39	0
	9. Dictyoptères	0	1,02
	10. Collemboles	0	3,06
Arachnides	11. Aranéides	5,43	12,24
	12. Acariens	1,16	0
	13. Scorpions	0,39	0
Myriapodes	14. Chilopodes	1,94	0
Végétation	15. Débris végétaux	4,26	4,08
	16. Indéterminées	1,94	6,12



Quant au régime alimentaire d'*A. erythrurus*, il est dominé par trois catégories taxonomiques de proies qui sont :

- les Coléoptères à raison de 36,82%
- les Formicidés (Ordre : Hyménoptères) à raison de 25,97%
- les Diptères à raison de 14,34%

Les Arachnides totalisent 6,98 % des proies ingérées et les Orthoptères représentent 3,10% du régime alimentaire.

D'une manière générale, les autres catégories de proies : Lépidoptères, Hyménoptères (abeilles), Acariens, Odonates, Dermaptères, Scorpions, Acariens, restent faiblement consommées par les deux espèces. (Fig. 29)

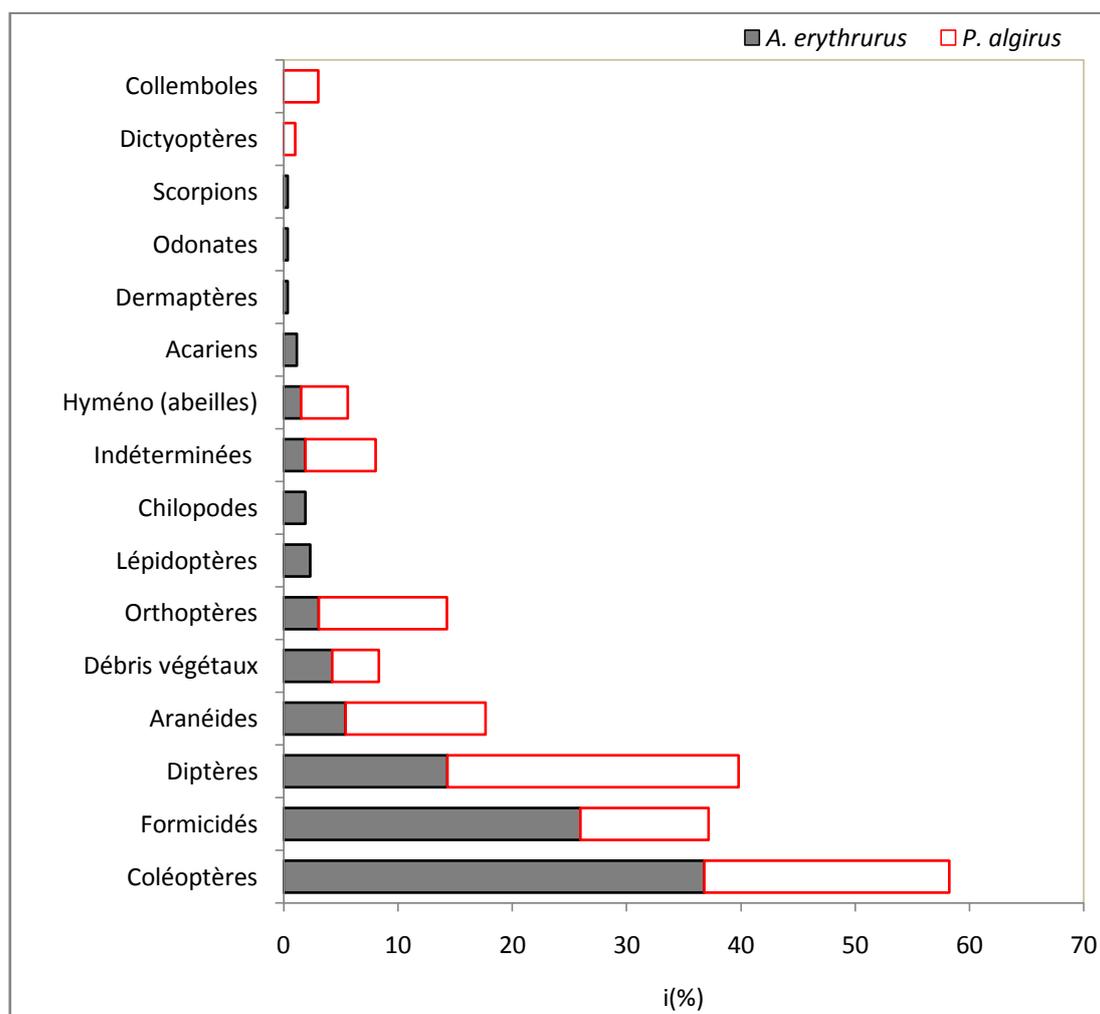


Figure 29. Abondance relative des différentes catégories de proies dans le régime alimentaire des deux espèces de lézards.



- Régime alimentaire par sexe et classe d'âges

- Chez *Psammodromus algirus*

Chez les mâles de *Psammodromus algirus*, Les Diptères sont les proies les plus consommées. Ils totalisent à eux seuls 44 % des proies ingérées. Viennent ensuite les Coléoptères avec 16 %. Les Orthoptères suivent avec un total de 12 %. Les Formicidés représentent 6% des proies ingérées. Viennent ensuite les autres types de proies avec des abondances relatives faibles et dont le total ne dépasse pas les 10% du spectre alimentaire de *P. algirus*.

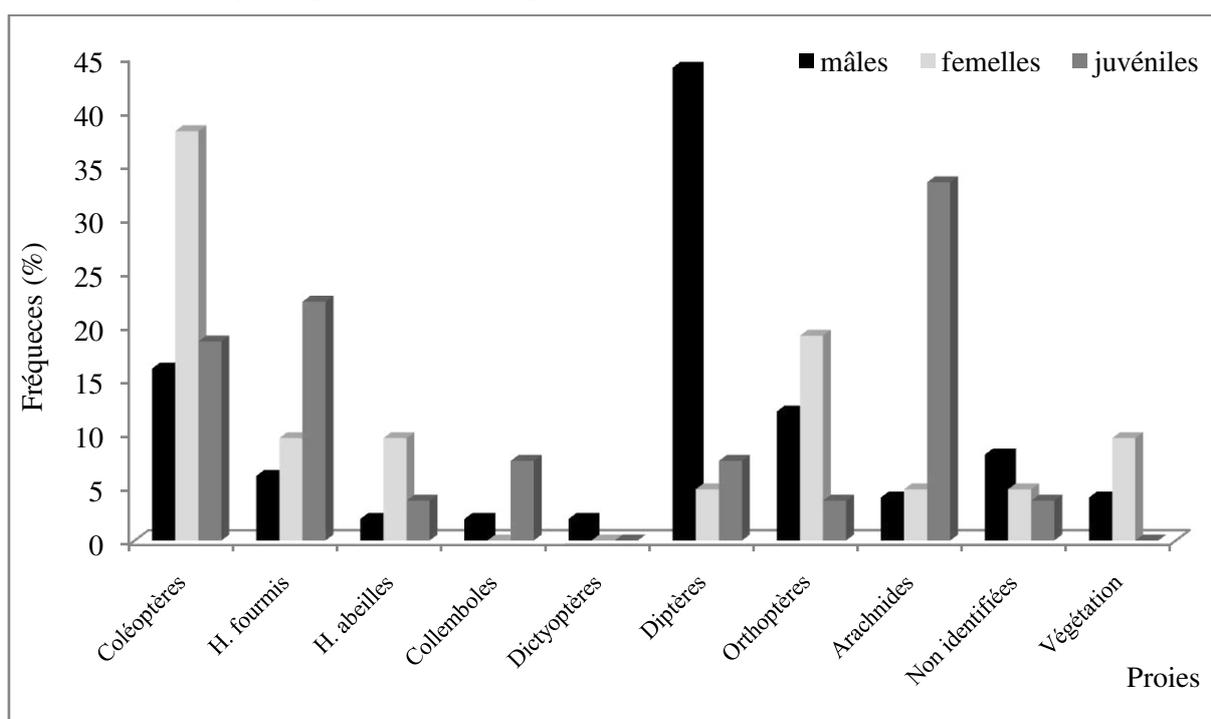


Figure 30. Spectre du régime alimentaire par âges et sexes chez *P. algirus*.

Pour les femelles, la figure 30 montre bien que les Coléoptères sont les proies les plus consommées avec des abondances relatives de 38,10 %. Les Orthoptères suivent avec un total de 19,05 % de l'ensemble des proies consommées. Les fourmis et les abeilles et aussi les débris végétaux ont une même abondance (9,52 %). Les Diptères et les Arachnides, avec 4,76%, sont faiblement représentés dans la composition du régime alimentaire pour les femelles. Les juvéniles s'attaquent surtout aux Arachnides représentés uniquement par les



Aranéides, avec 33,33%. Ce sont les proies les plus ingérées, suivies par les Formicidés (22,22%) et les Coléoptères (18,52%).

➤ *Chez Acanthodactylus erythrurus*

Chez les mâles d'*Acanthodactylus erythrurus*, Les Coléoptères avec 41,73% d'abondance relative sont les proies les plus consommées. Viennent ensuite les Formicidés avec 28,78% et les Diptères avec 15,11% des proies ingérées. Orthoptères, Lépidoptères, Arachnides et débris végétaux sont des proies accessoires avec une abondance relative totale qui ne dépasse pas les 10% des proies consommées.

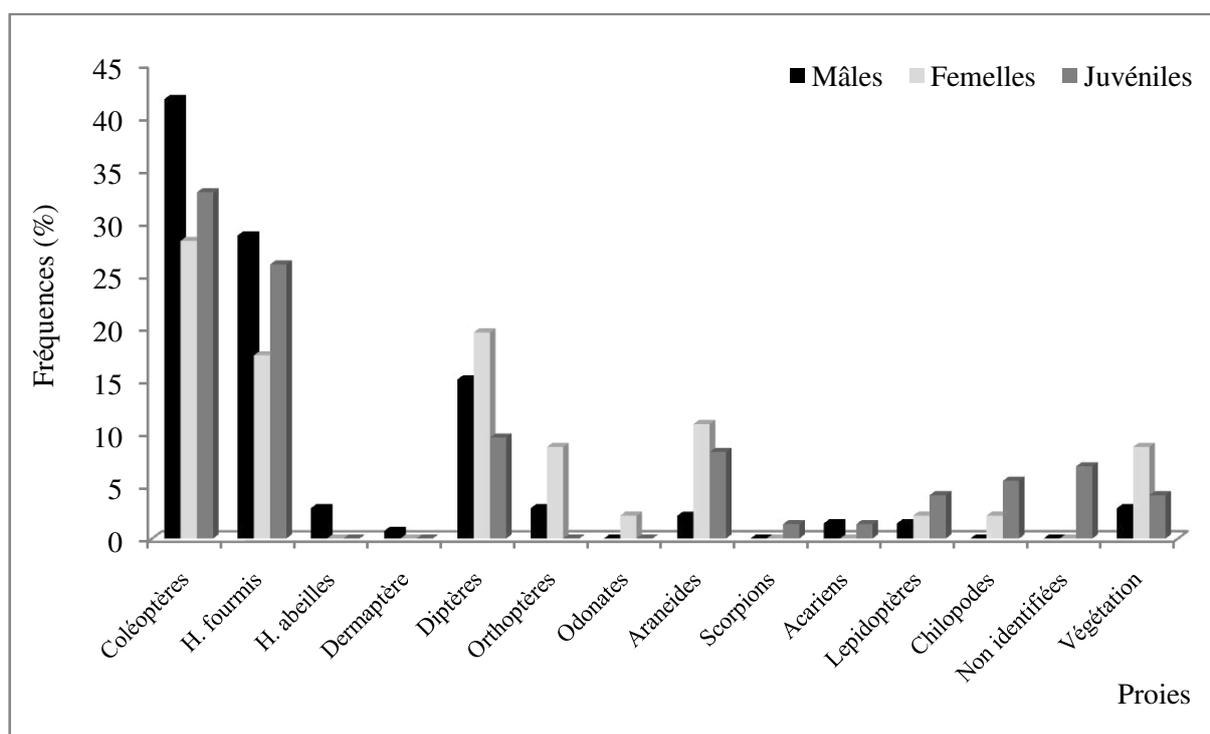


Figure 31. Spectre du régime alimentaire par âges et sexes chez *A. erythrurus*.

Le régime alimentaire des femelles est très diversifié, les coléoptères constituent 28,26% des proies, suivi par les Diptères (19,57%) et les Formicidés (17,39%). Les Arachnides sont



présents dans les estomacs de femelles à la hauteur de 10,87%. Enfin, les Orthoptères et les débris végétaux représentent 8.70% chacun du spectre alimentaire.

Les juvéniles ont un régime alimentaire aussi diversifié mais dominé par les coléoptères (32,88%) et les Formicidés (26,03%). Les Arachnides et les Diptères ont des abondances relatives respectives de 10,96% et 9,59%. Chilopodes, Lépidoptères, Dermaptères et végétaux restent présents mais avec de faibles proportions.

1.4.2.2. Degré de présence

Tableau 17. Répartition des proies de *P. algirus* et *A. erythrurus* selon le degré de présence *D* (%).

Items proies	D (%)	
	<i>A. erythrurus</i>	<i>P. algirus</i>
• Coléoptères	100,0	70,83
• Formicidés	77,8	33,33
• Diptères	55,6	25,00
• Arachnides	48,1	33,33
• Débris végétaux	40,7	16,67
• Orthoptères	25,93	41,67
• Lépidoptères	14,8	-
• Chilopodes	11,1	-
• Hyménoptères (abeilles)	7,4	12,50
• Dermaptères	3,7	-
• Odonates	3,7	-
• Collemboles	-	12,50
• Dictyoptère	-	4,17
• Indéterminées	18,5	16,67



➤ *Chez Psammodromus algirus*

Le régime alimentaire de *P. algirus* est dominé par les Coléoptères avec 70,83 % des proies ingérées. Les Orthoptères, les Arachnides, les Fourmis et les Diptères ont des fréquences respectives de 41,67 %, 33,33%, 33,33 % et 25%. On relève souvent des débris de végétation (16,67%). Les abeilles et les collemboles, avec 12,5 % pour chaque catégorie, représentent des proies accessoires. Avec seulement 4,17% de présence, les Dictyoptères sont des proies accidentelles chez le Psammodrome algire.

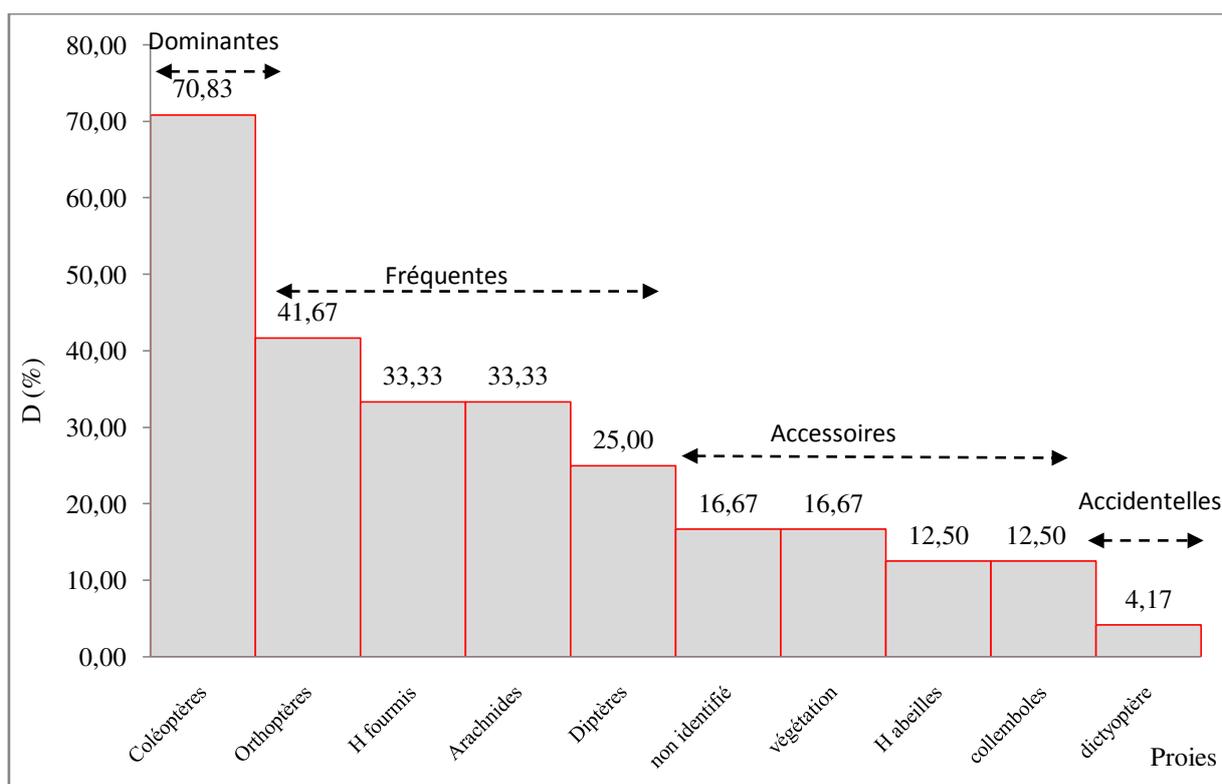


Figure 32. Fréquences des proies ingérées par le Psammodrome algire.

Les Coléoptères sont les proies les plus consommées pour les adultes et le juvéniles. En revanche, les Arachnides sont plus consommées chez les juvéniles (62,5%) ; alors que les Orthoptères sont plus consommés chez les adultes (56,25%) (Tab. 18).



Tableau 18. Degré de présence *D* (%) des proies dans le spectre alimentaires des catégories d'âges et de sexes chez *P. algirus*.

D (%)	Mâles (N=9)	Femelles (N=7)	Juveniles (N=8)	Adultes (N=16)
Coléoptères	77,78	71,43	62,5	81,25
H. fourmis	33,33	28,57	37,5	31,25
H. abeilles	11,11	28,57	12,5	18,75
Collemboles	11,11	0,00	25	6,25
Dictyoptère	11,11	0,00	0	6,25
Diptères	33,33	14,29	25	25
Orthoptères	66,67	42,86	12,5	56,25
Arachnides	22,22	14,29	62,5	18,75
Non identifiés	22,22	14,29	12,5	18,75
Végétation	22,22	28,57	0	25

❖ **Comparaison entre le régime alimentaire des mâles et des femelles :**

L'application du test t de Student pour comparer entre le régime alimentaire des mâles et des femelles ne révèle aucune différence significative ($p=0,504$; $t=0,68$; $ddl=14$). Le spectre taxonomique des mâles est plus large que celle de la femelle avec deux catégories en plus (les collemboles et les dictyoptères) qui ne figure pas dans le régime alimentaire des femelles.

❖ **Comparaison du régime alimentaire entre les adultes et les juvéniles :**

L'application du test t de Student pour comparer entre le régime alimentaire des adultes et des juvéniles ne révèle aucune différence significative ($p=0,720$; $t = 0,16$; $ddl=17$)

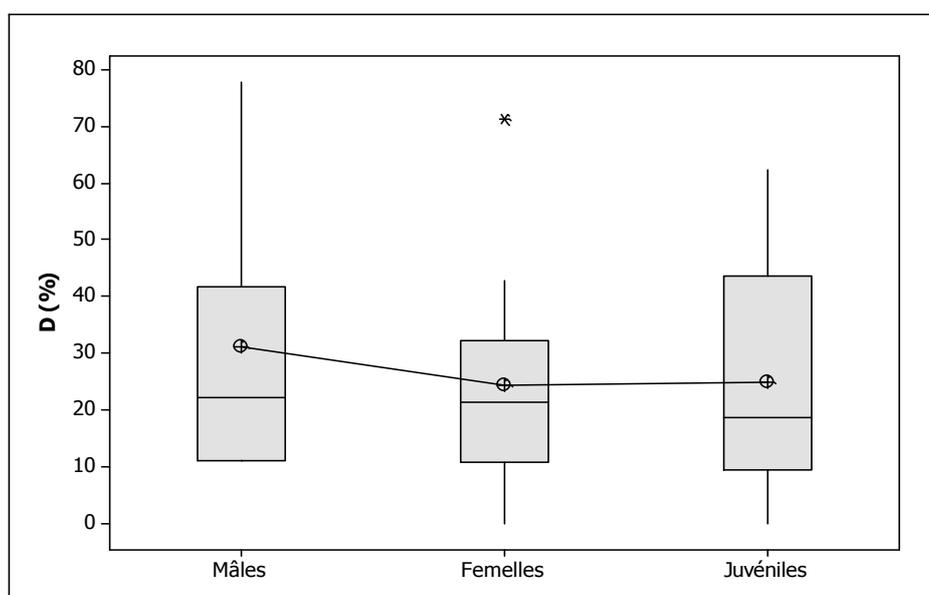


Figure 33 : Variation du régime alimentaire par catégories d'âges et sexes chez *P. algirus*



➤ *Chez Acanthodactylus erythrurus*

Les Coléoptères sont présents dans 100% des estomacs d'*A. erythrurus*. Cet ordre est omniprésent dans les contenus stomacaux des individus capturés. Les ordres les moins consommés sont les Dermaptères et les Odonates.

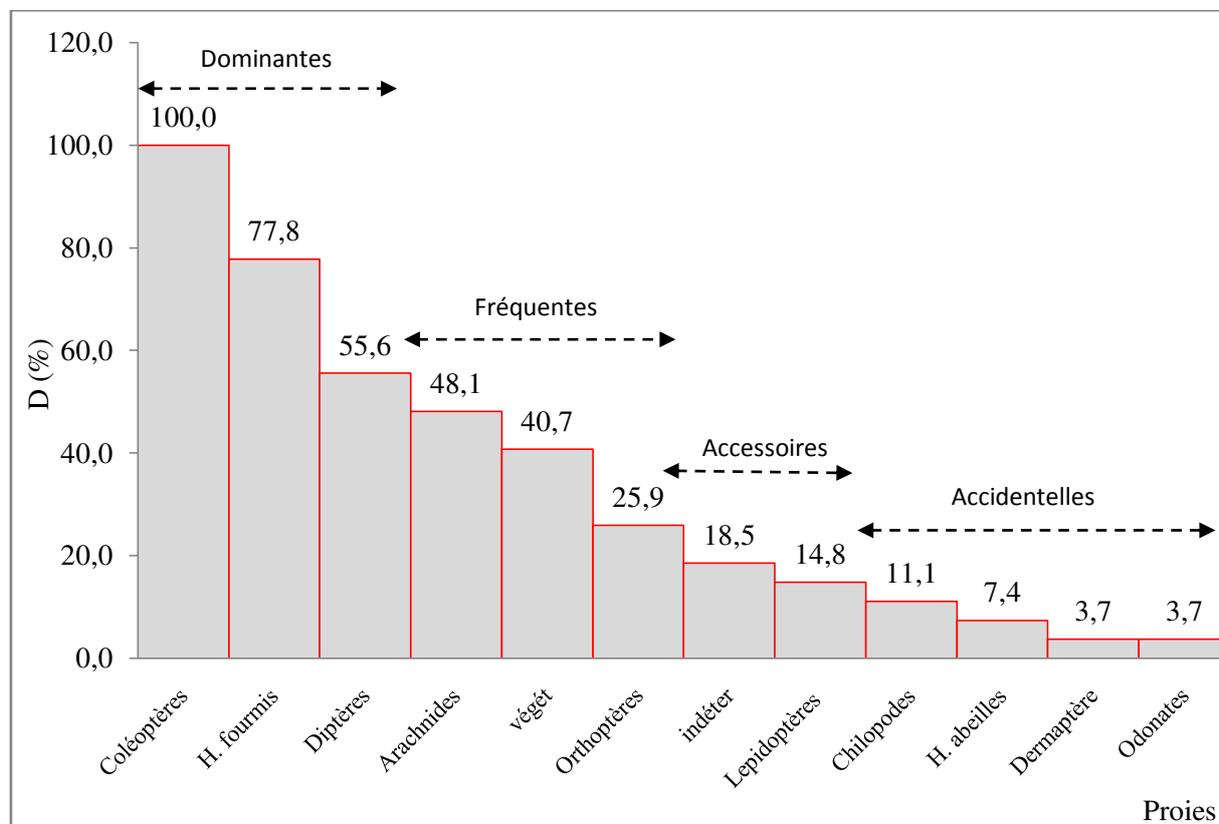


Figure 34. Fréquences des proies ingérées par l'*Acanthodactyle*.

Le régime alimentaire d'*Acanthodactylus erythrurus* est caractérisé par la dominance de trois items proies : les Coléoptères avec un degré de présence de 100%, les formicidés (77,8%) et les Diptères avec 55,6%. Arachnides, débris végétaux et Orthoptères sont des proies considérées comme fréquentes avec respectivement des degrés de présences de 48,1%, 40,7% et 25,93%. Les Lépidoptères sont consommés accessoirement et les proies accidentelles sont représentées par des Chilopodes, abeilles, Dermaptères et Odonates, dont les degrés de présences sont compris entre 3% et 11%.



Le régime alimentaire des adultes est plus diversifié que celui des juvéniles. Les Coléoptères sont consommés pratiquement dans les mêmes proportions pour les adultes (95%) et les juvéniles (100%). En revanche, les juvéniles ne consomment pas les Orthoptères mais ils sont remplacés par une forte présence des Arachnides (75%) (Tab. 19).

Tableau 19. Degré de présence *D* (%) des proies dans le spectre alimentaire des catégories d'âges et de sexes chez *A. erythrurus*.

D (%)	Mâles (N=11)	Femelles (N=9)	Juvéniles (N=8)	Adultes (N=16)
Coléoptères	100	87,5	100	95
H. fourmis	72,72	62,5	100	65
Diptères	45,45	50	62,5	50
Arachnides	27,27	44,44	75	35
Végétaux	36,36	44,44	37,5	40
Orthoptères	27,27	44,44	0	35
Indéterminées	0	0	62,5	0
Lépidoptères	9,09	11,11	25	10
Chilopodes	0	11,11	25	5
H. abeilles	18,18	0	0	10
Dermaptères	9,09	0	0	5
Odonates	0	11,11	0	5

❖ **Comparaison entre le régime alimentaire des mâles et des femelles :**

L'application du test *t* de Student pour comparer entre le régime alimentaire des mâles et des femelles ne révèle aucune différences significatives ($p = 0,887$; $t = - 0,14$; $ddl = 21$) les deux sexes s'alimentent dans les mêmes proportions des mêmes catégories taxonomique de proies.

❖ **Comparaison du régime alimentaire entre les adultes et les juvéniles :**

L'application du test *t* de Student pour comparer entre le régime alimentaire des adultes et des juvéniles ne révèle aucune différences significatives ($p = 0,514$; $t = - 0,66$; $ddl = 21$).

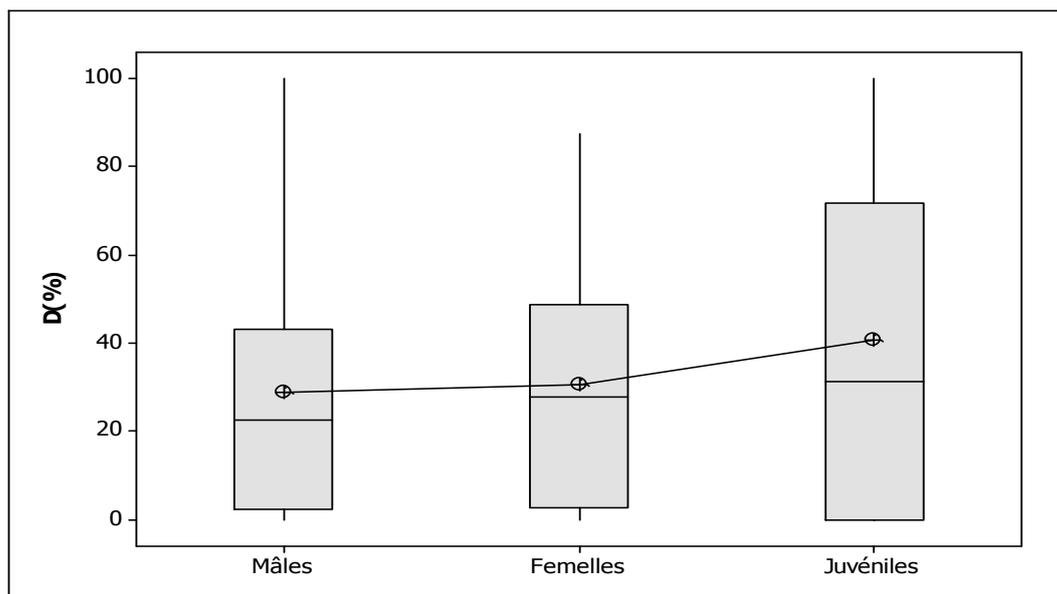


Figure 35 : Variation du régime alimentaire par catégories d'âges et sexes chez *A. erythrurus*

1.4.3. Chevauchement de niche

Le chevauchement des niches trophiques du *Psammodrome* et de l'*Acanthodactyle* calculé par la formule de Pianka montre que les deux espèces exploitent les mêmes ressources alimentaires. Le chevauchement des niches observé calculé par l'abondance des items proies ($O_{jk} = 0,836$) est significativement plus élevé que celui prévu ($x = 0,470 \pm 0,014$) après une simulation Monte Carlo sous RA2 ($P_{(obs \leq exp)} = 0,999$; $P_{(obs \leq exp)} = 0,001$), est très proche sous l'algorithme RA3 (chevauchement moyen simulé = $0,304 \pm 0,033$; $P_{(obs \leq exp)} = 0,994$; $P_{(obs \leq exp)} = 0,060$).

Si on calcule le chevauchement en utilisant le degré de présence (D) qui est le pourcentage des estomacs contenant une catégorie de proies, Le chevauchement des niches observé est très élevé ($O_{jk} = 0,923$), et il est significativement plus élevé que la valeur nulle de simulation sous les deux algorithmes RA2 (valeur de chevauchement simulée = $0,522 \pm 0,018$; ($P_{(obs \leq exp)} = 0,998$; $P_{(obs \leq exp)} = 0,002$) et RA3 (moyenne de chevauchement simulée = $0,459 \pm 0,030$; $P_{(obs \leq exp)} = 0,996$; $P_{(obs \leq exp)} = 0,004$).

Ces résultats démontrent donc que les deux espèces de lézards sympatriques *P. algirus* et *A. erythrurus* partagent les mêmes ressources trophiques sans la moindre ségrégation.



1.4.4. Paramètres de structure du peuplement du pool alimentaire

L'examen du tableau 20 montre que la diversité du spectre alimentaire est plus importante chez les femelles et les juvéniles des deux lézards, ceci est dû sans doute au fait que le régime alimentaire des mâles d'*A. erythrurus* est dominé par les coléoptères et celui de *P. algirus* par les Diptères.

Tableau 20. Variation de la diversité et de l'Équitabilité.

		<u>Mâles</u>	<u>Femelles</u>	<u>Juvéniles</u>	<u>Population</u>
H'	<i>A. erythrurus</i>	2,21	2,74	2,39	2,47
	<i>P. algirus</i>	2,34	2,42	2,41	2,74
H_{max}	<i>A. erythrurus</i>	3,17	3,17	2,81	3,46
	<i>P. algirus</i>	3,17	2,81	2,81	3,17
E	<i>A. erythrurus</i>	0,70	0,86	0,85	0,71
	<i>P. algirus</i>	0,74	0,86	0,86	0,86

L'équitabilité est la plus importante chez le Psammodrome algire (0,86), cela veut dire que toutes les proies se répartissent de manière presque équilibrée entre les différentes espèces qui forment le spectre alimentaire de *P. algirus*. Le régime alimentaire d'*A. erythrurus* est constitué à 63,77% de Coléoptères et formicidés, les 36,23% restant sont réparties entre 9 espèces de proies, ce qui explique la faible équitabilité par rapport à celle du Psammodrome (Fig. 36).

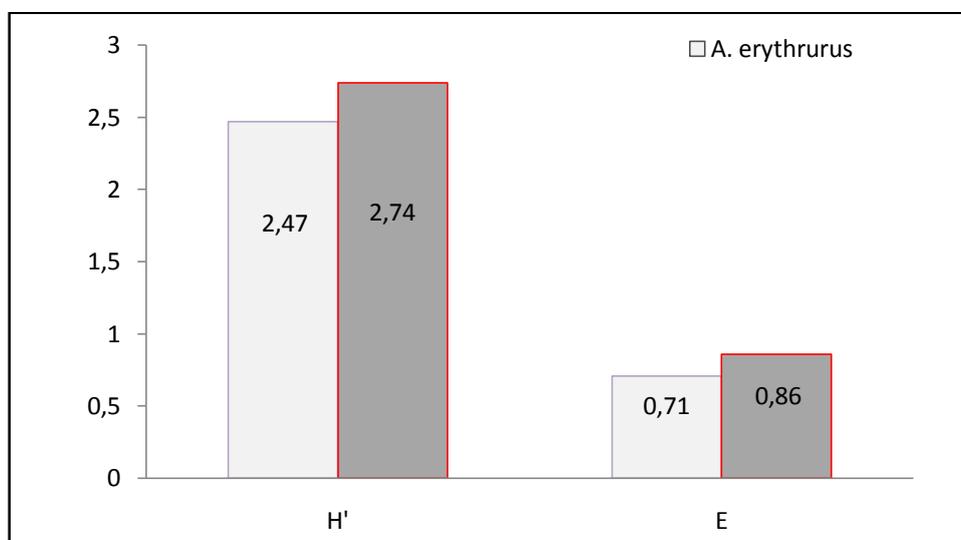


Figure 36. Diversité et Équitabilité du spectre alimentaire des deux espèces de lézards.



1.5. LA NICHE TEMPORELLE

Le rythme d'activité journalier a été analysé indépendamment en été et au printemps pour les deux espèces.

1.5.1. Chez *Psammodromus algirus*

Au printemps, l'allure générale du cycle journalier d'activité du Psammodrome algire est répartie sur toute la journée de 8h à 17h avec un maximum d'activité en milieu de la journée, les individus s'activent à partir de 8 h et le pic d'activité est observé entre 11 heures et 14 heures. En fin de journée, on constate un ralentissement de l'activité.

Pour le rythme journalier en été le Psammodrome algire privilégie une période d'activité qui s'étale sur la matinée de 8 heure jusqu'à midi. Le lézard reprend son activité vers la fin de la journée avec un maximum entre 16h et 17h.

Il existe une différence hautement significative dans l'activité entre les deux saisons ($U = 40,5$; $p < 0,0001$). L'examen de la figure 37 montre que le rythme d'activité est franchement unimodale durant le printemps (un pic d'activité entre 11:14 h) et bimodal Durant l'été (un grand pic entre 08 :12 h et un second entre 15:17 h).

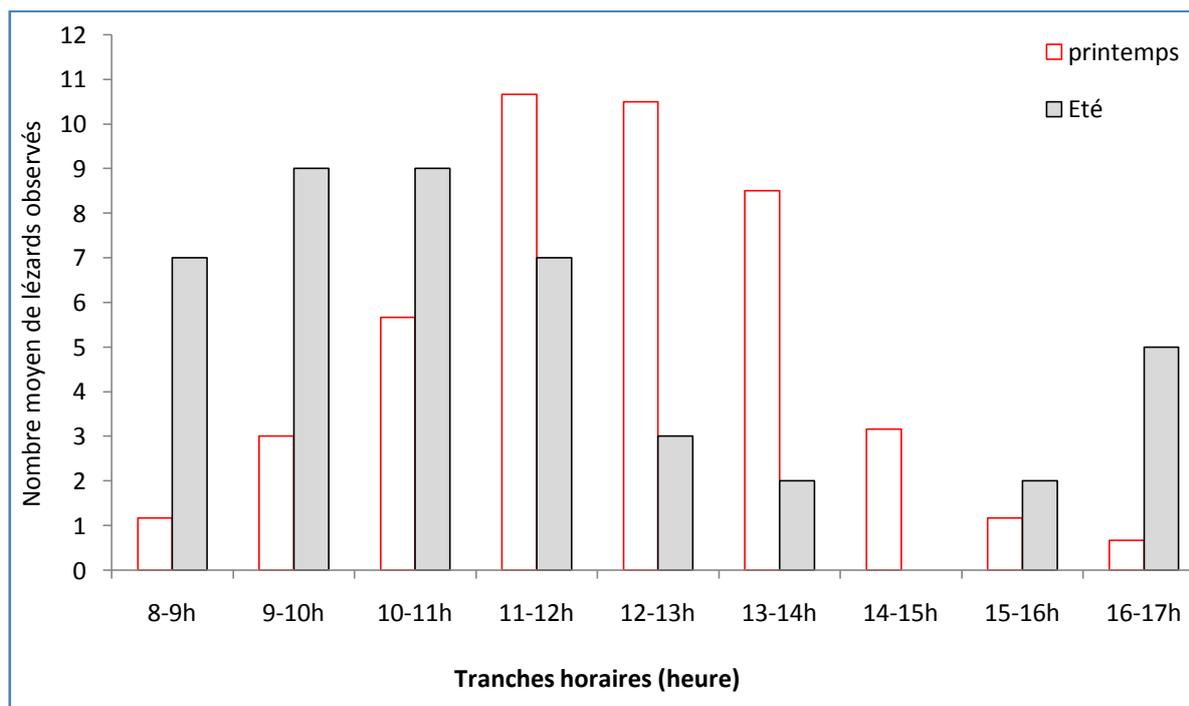


Figure 37. Variation du rythme d'activité journalier et saisonnier de *Psammodromus algirus*.



1.5.2. Chez *Acanthodactylus erythrurus*

Le rythme d'activité printanier de l'*Acanthodactyle* ressemble globalement à celui du *Psammodrome* avec un pic d'activité au milieu de la journée entre 11h et 13h. En été, l'activité des lézards commence dès la levée du jour. L'activité maximale est observée dans la tranche horaire 10h/11h, elle diminue après et reprend légèrement vers la fin de la journée entre 15-17 h.

Chez *Acanthodactylus erythrurus*, Le nombre moyen d'individus observés par intervalle de temps diffère significativement entre les deux saisons ($U = 39.5, p < 0.001$).

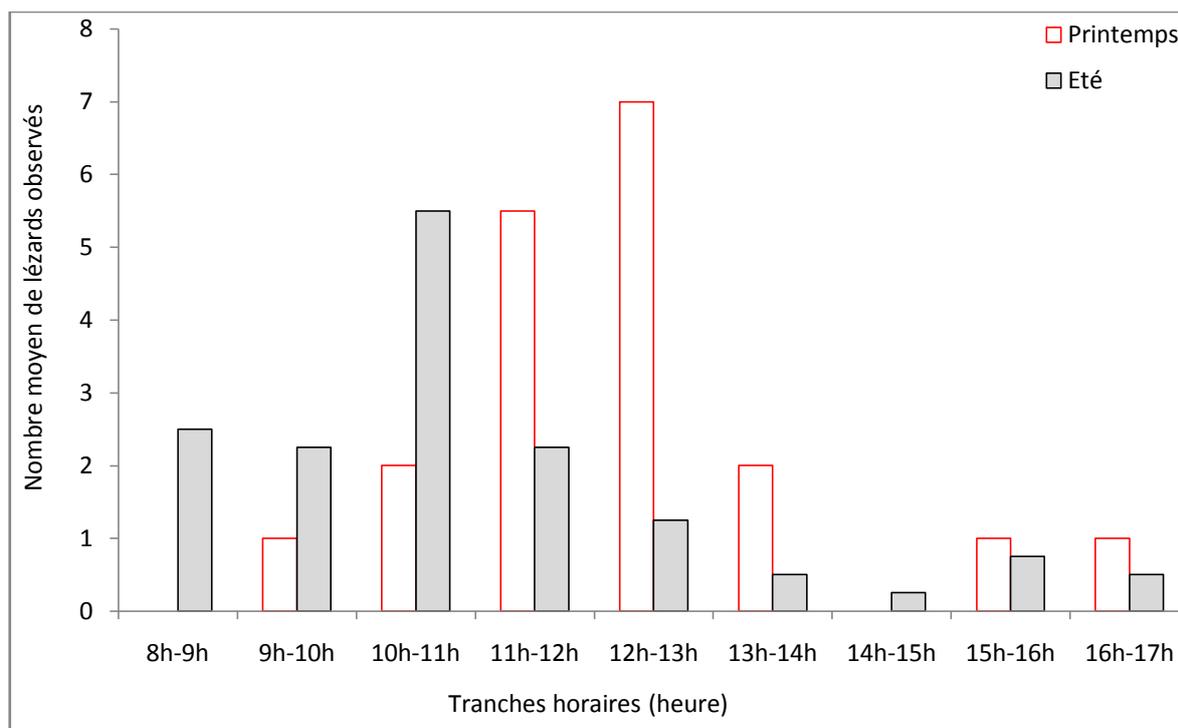


Figure 38. Variation du rythme d'activité journalier et saisonnier d'*Acanthodactylus erythrurus*.

Sur le plan interspécifique, il existe une différence hautement significative que se soit au printemps ($U = 57,6, p < 0,0001$) ou bien durant l'été ($U = 53,2, p < 0,0001$).

Ces analyses révèlent bien une ségrégation temporelle dans les rythmes d'activités journaliers et saisonniers des deux espèces de lézards sympatriques.



2. CARACTERISATION DE LA POPULATION DE LA TORTUE MAURESQUE

2.1. Etude des paramètres démographiques de la population

2.1.1. Estimation de la densité

La densité obtenue par la méthode de capture-marquage-recapture (CMR) pour la population de la région de Boumalek est de 3.73 ind/ha. En fait, lors de l'opération capture recapture on a marqué dans un premier temps 32 individus, après une période de 15 jours on a procédé à la recapture. Parmi les 13 individus recapturés, 03 individus sont marqués. A ce niveau puisque $m < 20$ on a appliqué la formule de Bailey (1951). L'estimation de la densité de la population est de 112 individus sur une superficie de 30 ha.

2.1.2. Sex-ratio

Le sexe est déterminé avec certitude sur les individus adultes dont la longueur de la carapace est supérieure à 80 mm. Les mâles présentent des caractères sexuels secondaires externes qui les distinguent des femelles. Leurs carapaces montrent une concavité accusée du plastron. La queue est plus longue chez les mâles. Le sex-ratio est 1.06 : (35 mâles : 33 femelles). Le sex-ratio est très proche de l'égalité (test binomial, $P > 0,8$).

2.1.3. Structure d'âge

La figure 39 montre que la population est mieux représentée par la classe moyenne de 12 à 20 ans (54.54 %). La classe de 7-11 ans ne représente que 11.36 %. Alors qu'environ 17% de la population totale est constituée de juvéniles (1-6 ans).

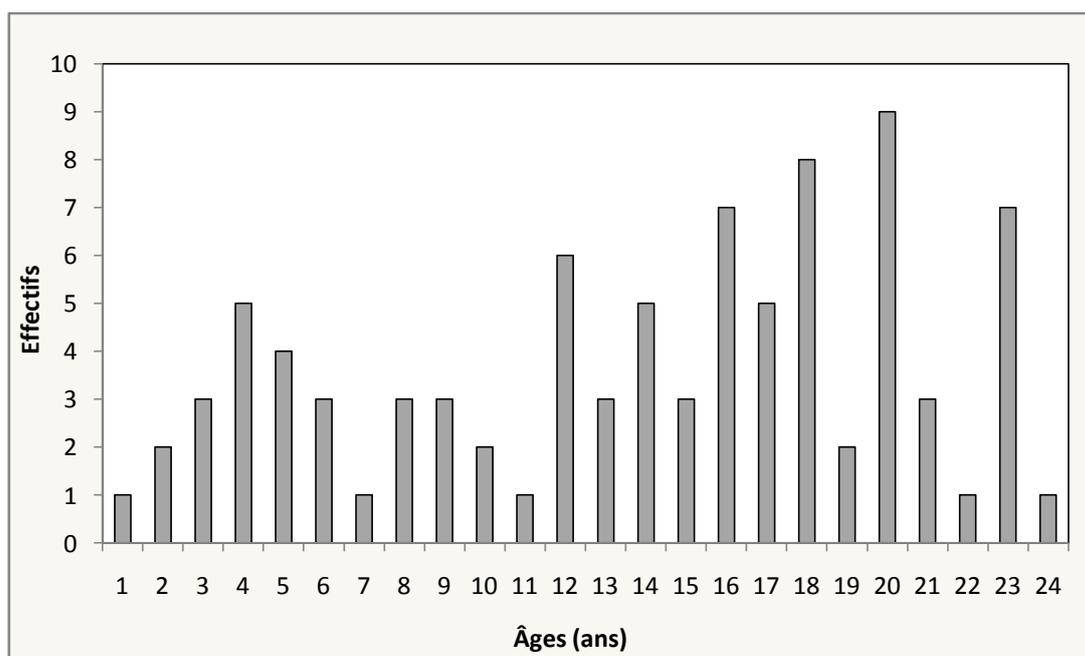


Figure 39. Structure d'âge de la population de *Testudo graeca graeca* (n=88)



2.1.4. Structure par taille

La distribution fréquence-taille de la population est représentée par la figure 40. La proportion des juvéniles (taille < 90 mm) est d'environ 6.17 %. La fraction des adultes montre une structure déséquilibrée. Les mâles adultes dont la taille est supérieure à 100 mm représentent 43.2 % de la population. 82.85% d'entre eux ont une longueur de la carapace comprise entre 130 à 160 mm. La proportion des femelles adultes est de 50.61% dans la population, dont 73.16% ont une taille comprise entre 150 et 190 mm.

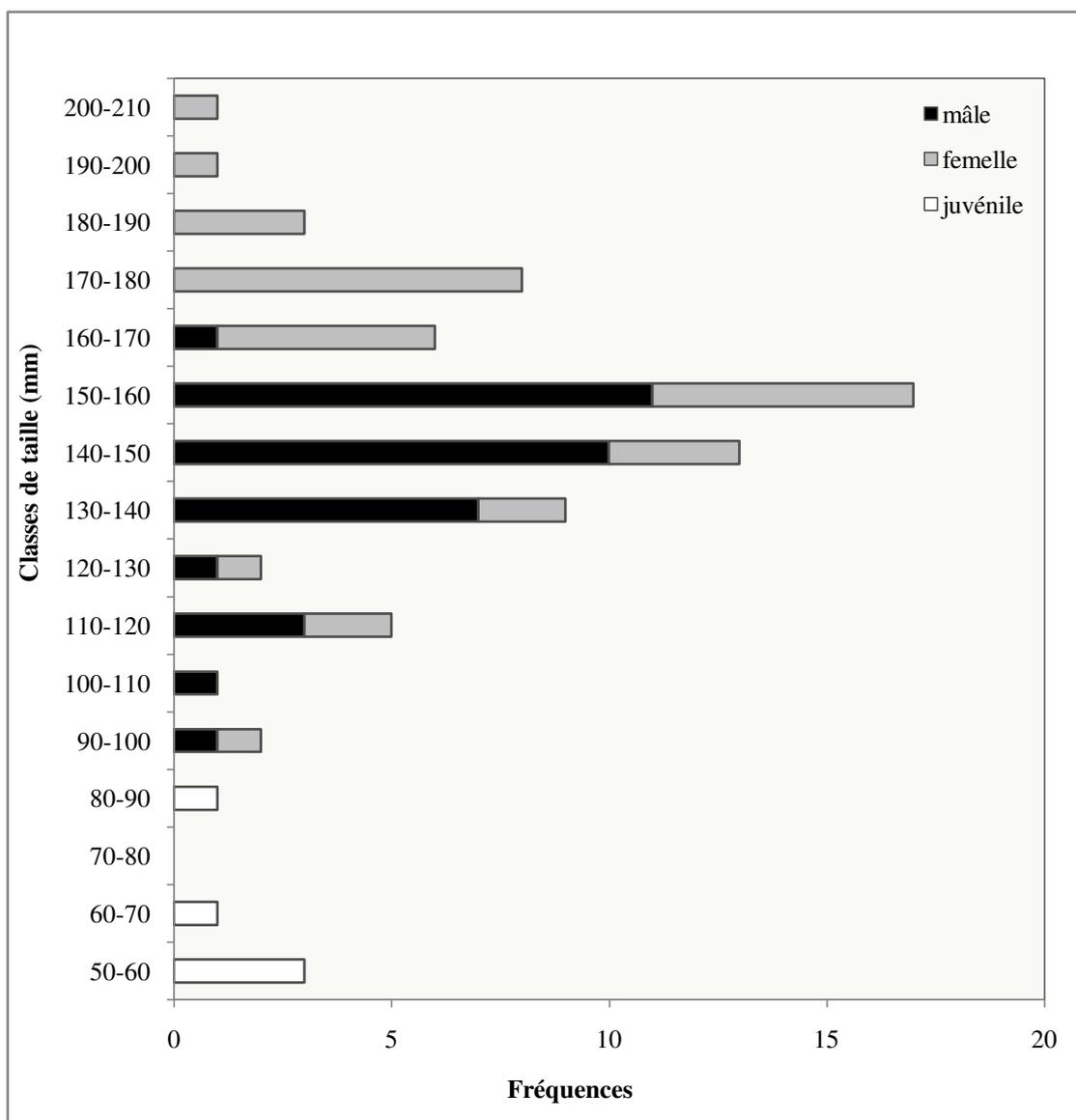


Figure 40. Distribution des tailles des dans la population de *Testudo graeca graeca* (n=73)



2.1.5. Croissance

L'analyse de la courbe de croissance (Fig. 41) montre que la croissance est rapide au stade juvénile et se ralentit à partir de l'âge de 12-13 ans. L'examen des anneaux de croissance sur les écailles épidermiques de la carapace permet aussi de déduire que la croissance est de nature discontinue ; elle est importante au stade jeune (où les bourrelets sont plus larges) et se ralentit après un certain nombre d'anneaux de croissance (généralement à partir de 9-12 chez les mâles et 8-10 pour les femelles).

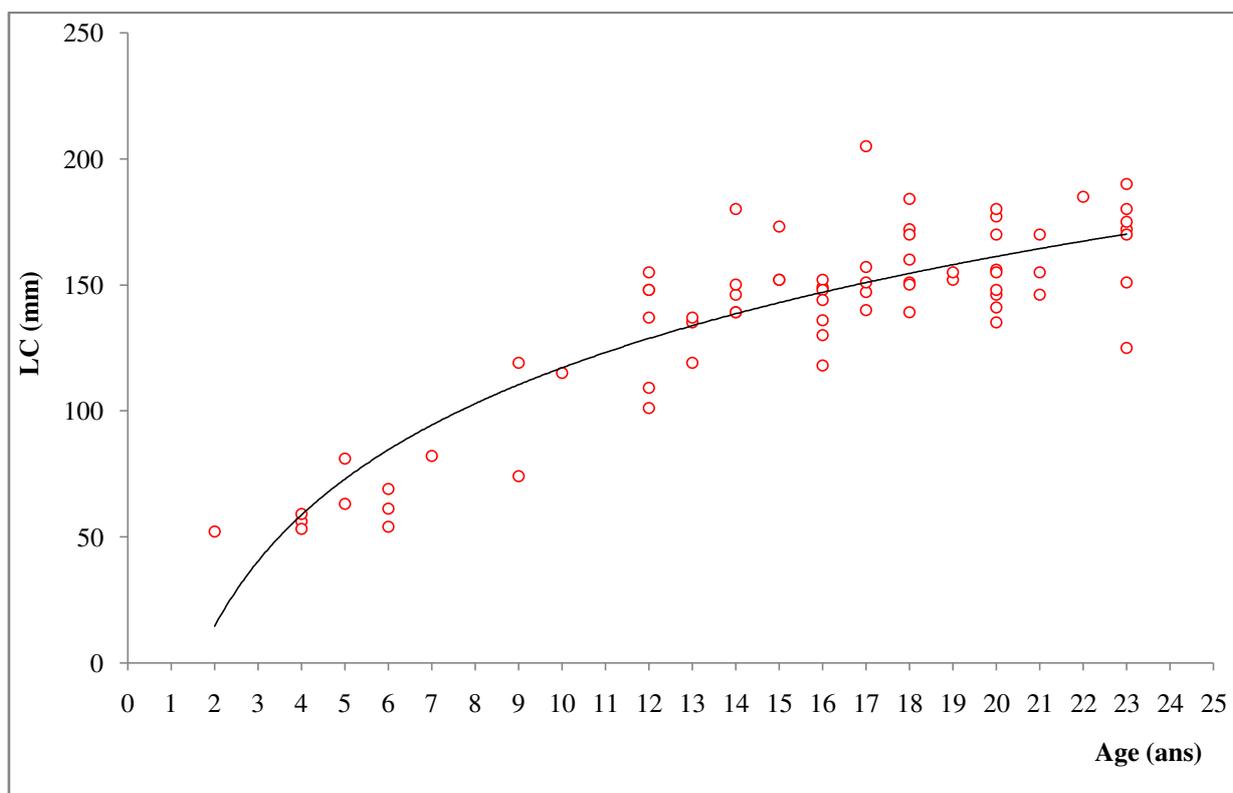


Figure 41. Courbe de croissance staturale de la population de *Testudo graeca graeca* (n=72)

Les résultats figurant sur le tableau 21 représentent les vitesses instantanées de croissance staturale (V.I.C.S.) de 7 individus adultes, marqués en juin 2004 et qui ont été recapturés en 2005.



Tableau 21. Croissance staturale de quatre individus de *Testudo graeca graeca*.

Code de l'individu	Sexe	intervalle de temps (Jours)	LC (mm) entre t1 et t2		V.I.C.S (x10 ⁻³ mm/j)
md3	femelle	309	109	116,82	25,31
mg8	femelle	345	125	166	118,84
mg1mg10	mâle	345	141	151,5	30,43
md10	mâle	309	156	161,7	18,45
mg5	mâle	309	119	132,49	43,66
mg5	mâle	345	119	130,37	32,96
mg7	mâle	345	109	119,31	29,88

Les cinq mâles présentent une V.I.C.S. moyenne de l'ordre de (31,07). 10⁻³ mm/j, ce qui correspond à un taux annuel moyen de croissance de 11.34 mm/an. Les deux femelles ont une V.I.C.S. moyenne de (72,07). 10⁻³ mm/j, soit un taux annuel moyen de croissance de 26,30 mm/an.

2.1.6. Maturité sexuelle

La maturité sexuelle est atteinte à l'âge de 7 à 8 ans chez les mâles et à 9 à 11 ans chez les femelles. Ages à partir duquel le resserrement des anneaux de croissance devient de plus en plus marqué. Les mâles présentent des caractères sexuels secondaires externes qui les distinguent des femelles. Ces caractères se manifestent au niveau de la carapace par une concavité accusée de la partie postérieure du plastron et une forte courbature vers l'extérieur de la supracaudale. La queue est plus longue chez les mâles que chez les femelles.

2.1.7. Mortalité

Le taux de mortalité est estimé à 3.94 %. La majorité des cadavres, représentés principalement par des carapaces, ont été trouvés surtout à la l'intérieur des touffes de *Chamaerops humilis*. Certains cadavres avaient un tiers de la carapace endommagé avec la présence de traces de canines témoignant d'une prédation par des mammifères. La mortalité est due essentiellement aux incendies provoqués par les riverains dans les touffes de *C. humilis* lorsqu'un serpent est observé. Certaines tortues sont les victimes des coups de pioches et d'autres peuvent mourir écrasés par les tracteurs (Photo 12).



Photo 12. Carapace endommagée suite à un traumatisme

2.1.8. Dimorphisme sexuel

Tableau 22. Paramètres morphologiques de *Testudo graeca graeca*.

	Mâles (N=32)	Femelles (N=30)
LC (mm)	142,25 ± 12,57 (109 - 160)	162,16 ± 22,29 (101 - 205)
P (gr)	638,56 ± 159,84 (216 - 882)	998,82 ± 315,01 (256 - 1480)

Au total, 62 individus adultes ont été mesurés. Les mâles adultes de la population présentent une longueur moyenne de la carapace de 142,25 mm et un poids moyen de 638,56 g. Quant aux femelles, elles présentent une longueur moyenne de 162,16 mm et un poids moyen de 998,82 g. La population montre un net dimorphisme sexuel. En conséquence, les femelles présentent une taille et une masse corporelle moyennes significativement supérieures de celles des mâles adultes (Test *t* de Student : $t = -4,29$; $p < 0,001$; $ddl = 45$ et $t = -5,55$; $p < 0,0001$; $ddl = 40$ respectivement).

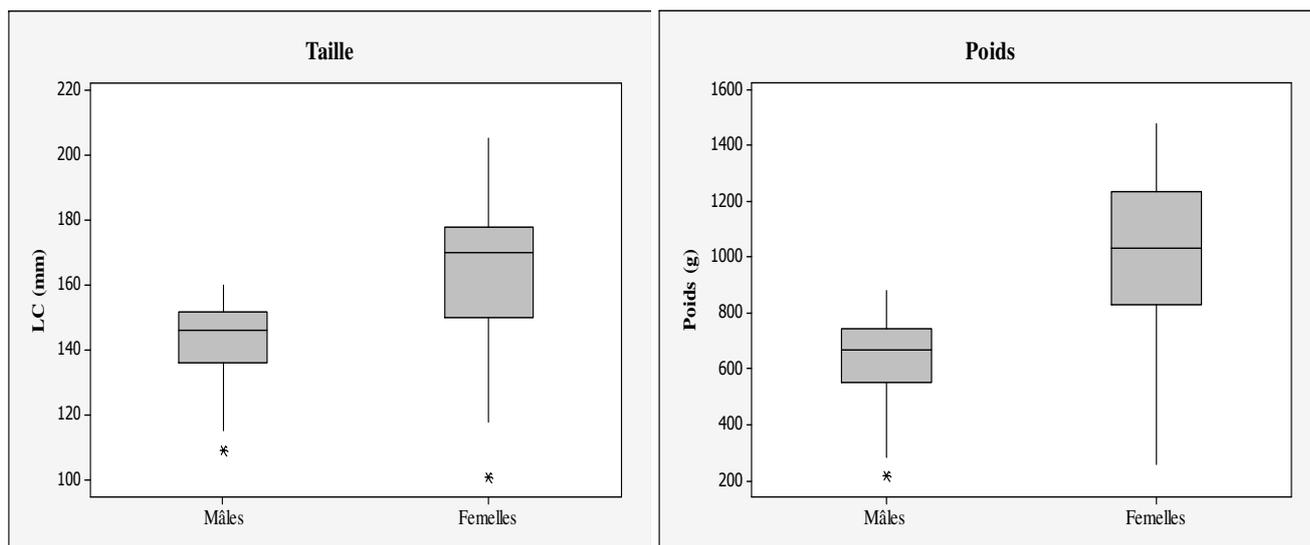


Figure 42. Dimorphisme sexuel de la taille et du poids chez *Testudo graeca graeca*.

2.2. Estimation du domaine vital

L'estimation du domaine vital a été effectuée seulement à partir de 7 tortues (2 femelles et 5 mâles) recapturées chacune à trois reprises durant la saison de travail. Les coordonnées des emplacements des tortues ont été marquées par un GPS. En reliant les points pour chaque individu le logiciel nous donne la superficie du domaine vital. En utilisant la formule de Turner on obtient la superficie du domaine corrigée et qui correspond à l'aire théoriquement exploité par la tortue pour toutes ces activités biologiques.

Le domaine vital corrigé pour les mâles varie de 0,191 ha (1910 m²) à 0,621 ha (6210 m²) avec une valeur moyenne de 0,287 ha (2870 m²). Pour les femelles le domaine vital corrigé est plus important que celui des mâles avec une valeur moyenne de 0,354 ha (3540 m²).

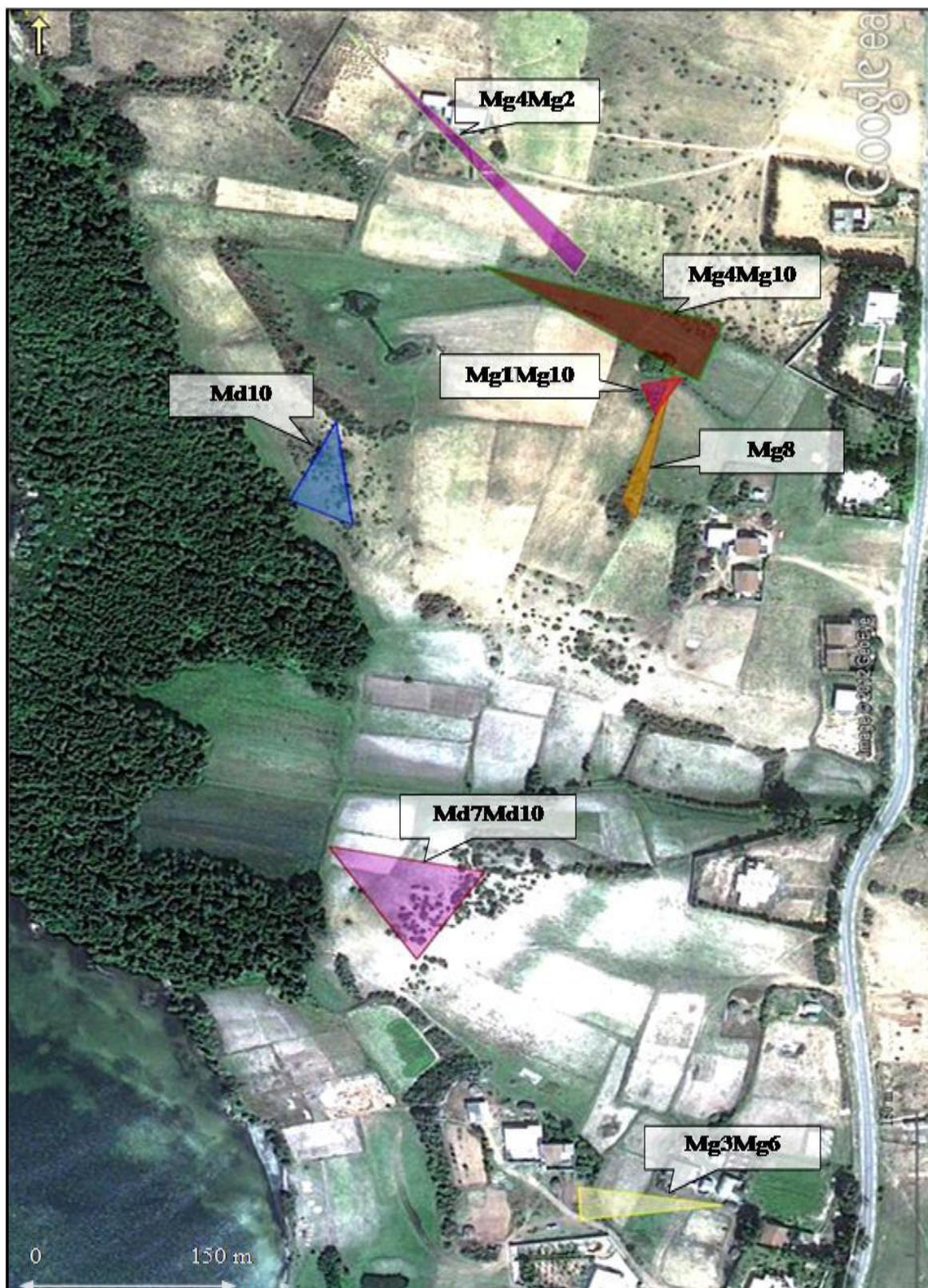


Figure 43. Illustration des domaines vitaux de 7 tortues (2 femelles et 5 mâles) calculés par la méthode des polygones convexes (Photo : Google earth).



Dans le tableau 23 figure les valeurs calculées des domaines vitaux des 7 tortues marquées et recapturées au moins trois fois dans la zone d'étude.

Tableau 23. *Domaine vital de quelques individus calculé par la méthode du polygone convexe.*

Code	Poids (g)	LC (mm)	Age	Sexe	Domaine vital (ha)	Domaine vital corrigé (ha)	Domaine vital moyen (ha)
mg8	1035	166,2	22	♀	0,031	0,112	0,354 (0,112-0,596)
g4g10	1150	172	23	♀	0,168	0,596	
g4 g2	708	147,6	16	♂	0,096	0,340	0,287 (0,191-0,621)
mg3mg6	524	135	20	♂	0,054	0,191	
d7d10	470	130,28	13	♂	0,175	0,621	
md10	860	161,7	22	♂	0,067	0,240	
mg1mg10	690	141	20	♂	0,013	0,045	

Le tableau suivant montre les valeurs calculées des distances moyennes parcourues chaque jour par les individus recapturés. Les mâles sont les plus actifs avec une distance moyenne parcourue par jour de (4,31 m/j). Chez les femelles parcourent en moyenne 2,60 m/j. les moins actifs sont les juvéniles avec 0,89 m/j.

Aucune différence n'existe entre les distances parcourue par les mâles et les femelles ($p = 0,291$; $t = -1,12$; $ddl = 9$). Par contre une différence significative existe entre les distances parcourues par les adultes et les juvéniles ($p = 0,017$; $t = 2,81$; $ddl = 10$)

Tableau 24. *Distance parcourue de quelques individus recapturés.*

Code	Poids (g)	LC (mm)	Age (ans)	Sexe	(t ₁ -t ₂) Nombre de jours	Distance parcourue (m)	Distance p./jour (m)	Distance moyenne p./jour/sexe (m)
mg3mg5	1275	166	33	♀	14	6	0,43	2,60
md8	1015	162	19	♀	30	109	3,63	
g5 g11	894	152,69	25	♀	37	15	0,41	
md5	1200	170	20	♀	34	195	5,74	
mg8	1035	166,2	22	♀	30	84	2,8	
md3	116	76,82	4	Juv.	41	20	0,49	0,89
g4 d6	48	56,8	3	Juv.	38	10	0,26	
g2d2	55	60,1	3	Juv.	24	46	1,92	
g7 d2	590	138,88	15	♂	15	28	1,87	4,31
g4 d2	708	147,6	16	♂	28	174	6,21	
mg3mg6	524	135	20	♂	26	60	2,31	
d7d10	470	130,28	13	♂	31	124	4	
md10	860	161,7	22	♂	23	57	2,48	
mg1mg10	690	141	20	♂	3	27	9	
mg1mg10	690	141	20	♂	3	27	9,00	



Nous avons essayé de vérifier si les paramètres morphologique ont un rapport avec les distances parcourues par toutes tortues. De faibles corrélations existent entre la distance parcourue et le poids ainsi que la longueur de la carapace avec des valeurs respectives de $r=0.49$ ($p=0.204$) et $r = 0.3613$ ($p=0.484$) mais elles ne sont pas significatives

Chez les femelles, une faible corrélation existe entre la distance journalière parcourue et la le poids: $r = 0,206$ ($p=0,703$) ainsi que la distance parcourue $r=0,629$ ($p=0,255$) mais elles ne sont pas significatives.

Chez les mâles aussi les corrélations ne sont pas significatives que se soit pour le poids $r = 0,185$ ($p=0,724$) ou la longueur de la carapace: $r = -0.031$ (0.953).

Les faibles corrélations correspondent à un faible taux de recapture des tortues. Pour bien mettre en évidence l'impact des paramètres morphologiques et le mouvement des tortues un suivi journalier des déplacements de ces derniers et la meilleure méthode pour connaitre les distance réelle parcourues. Ceci nécessite un matériel spécifique de radio-tracking qui n'était à notre disposition.

2.3. Analyse de l'habitat

Pour analyser l'habitat de la tortue mauresque nous nous sommes basé sur la superposition des domaines vitaux des tortues recapturées et de la structure de la végétation.

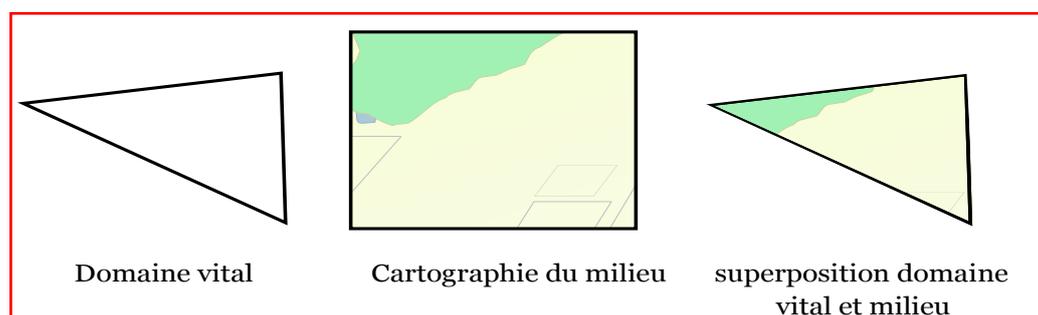


Figure 44 : Méthode utilisée pour étudier les habitats au sein des domaines vitaux.

L'analyse du domaine vital des sept tortues fait ressortir 3 principaux types d'habitats exploités régulièrement durant la saison d'activité. Ces milieux sont représentés par des formations types : aulnaie, groupements à *Chamaerops humilis* et les prairies (Tableau 25).



Tableau 25. Analyse des habitats au sein des domaines vitaux.

Code	Domaine vital corrigé (ha)	<i>Chamaerops humilis</i> %	Prairie %	Aulnaie %
mg8	0.112	50	50	0
mg4mg10	0.596	10	90	0
mg4mg2	0.340	20	80	0
mg3mg6	0.191	25	75	0
md7md10	0.621	50	50	0
md10	0.240	40	50	10
mg1mg10	0.045	40	60	0
Taux d'occupation		33.57	65	1.42

La carte de répartition des tortues a été réalisée à partir des données cumulées de toutes les observations. L'analyse de la carte de répartition fait ressortir que cette dernière ne se fait pas de manière régulière sur l'ensemble du site. En fait, on peut constater l'existence de quatre grands noyaux de 20 individus et un petit de 10 individus.

Les affinités entre la présence des tortues et la structure végétale du site ont été élaboré par une superposition des deux couches (Fig. 45). On constate, une relation très étroite entre la distribution des tortues et la présence du palmier nain (*Chamaerops humilis*) dans la zone d'étude. En fait, le *C. humilis* est l'habitat idéal pour les tortues dans ce milieu où il joue un double rôle dans la thermorégulation et aussi en tant qu'abris.

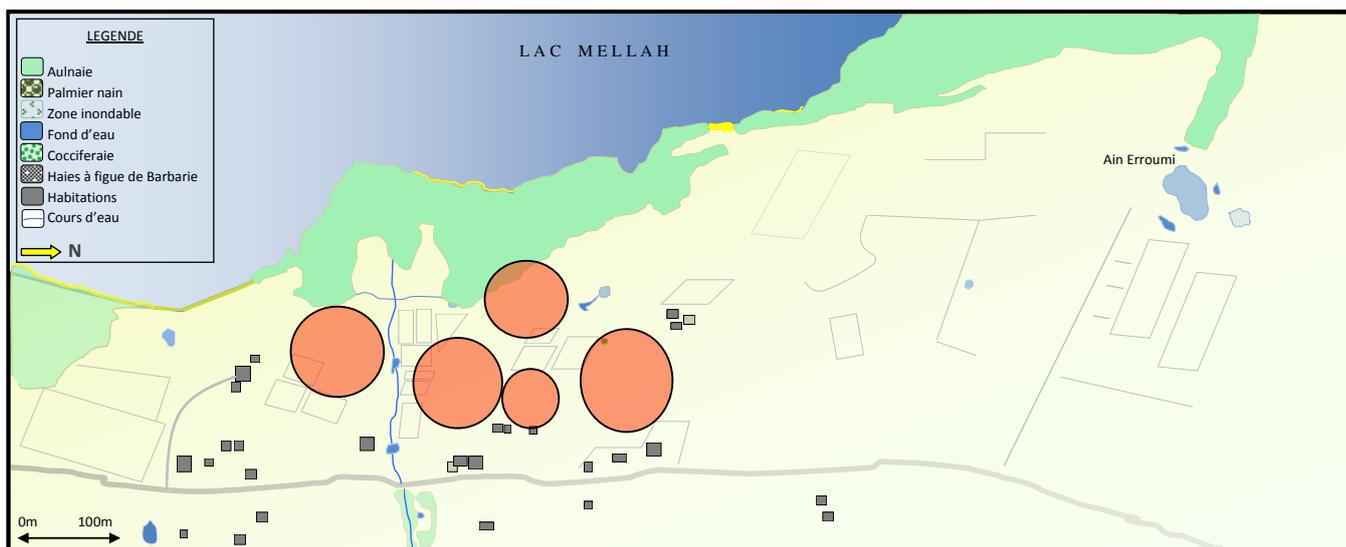


(A)



 Distribution des tortues dans la zone d'étude

(B)



 Distribution des touffes de *Chamaerops humilis* dans la zone d'étude

Figure 45. Distribution des tortues dans la zone d'étude (A) en relation avec la structure du couvert végétal (B).

Approche fonctionnelle de l'écologie de deux espèces de Reptiles Lacertidés insectivores (*Psammodromus algirus* et *Acanthodactylus erythrurus*) et d'un reptile chélonien phytophage (*Testudo graeca*), dans un maquis dunaire du parc national d'El-Kala (Wilaya d'El-Tarf)



2.4. Etude du régime alimentaire de *Testudo graeca*

2.4.1. Inventaire floristique

L'examen du tableau 26, fait ressortir une richesse totale de 44 espèces végétales. *Toutes les espèces ont été classées en deux grands groupes* : les Dicotylédones et les Monocotylédones en plus des Gymnospermes, représentées par une seule espèce (*Juniperus oxycedrus*).

Les Dicotylédones sont présentes dans tous les relevés effectués durant l'échantillonnage botanique, elles sont représentées par 34 espèces de familles différentes. On peut citer : *Anagallis arvensis*, *Trifolium compestre*, *Lotus ornithopodiodes*, *Chrysanthemum coronarium*,...

Les Monocotylédones sont représentées par les Poacées (Graminées) avec les deux principales espèces : *Hordeum murinum* et *Cynodon dactylon*. Les quatre autres familles sont peu nombreuses, elles sont principalement localisées dans l'aulnaie du lac El-Melah. On cite, les Cypéracées représentée par une seule espèce : *Carex remota*, les Alliées avec *Allium triquetrum*, les Smilacacées : *Smilax aspera* et les Iridacées représenté par *Iris pseudacorus*. En plus des Ptéridophytes, représentés par la fougère *Pteridium aquilinum*, présente essentiellement au niveau de l'Aulnaie.

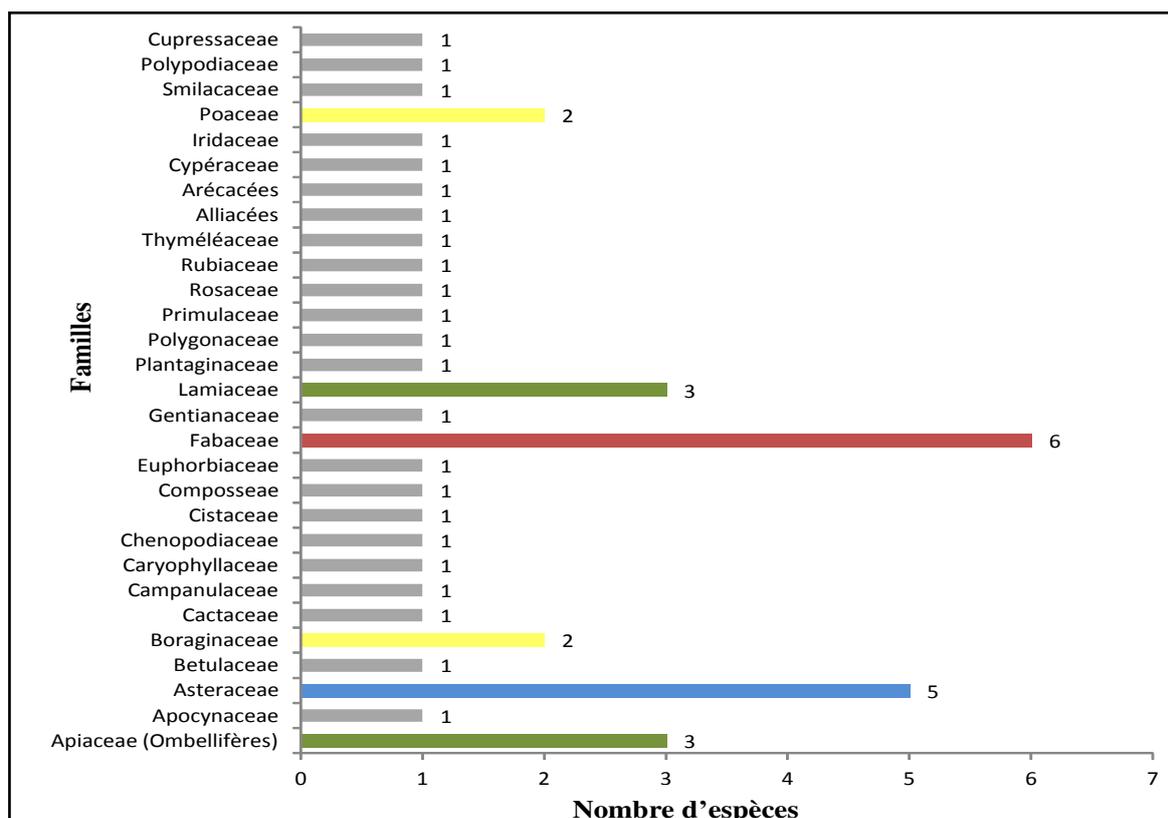


Figure 46 : Richesse floristiques du site d'étude



Tableau 26. Recouvrement des différentes espèces végétales échantillonnées.

	Espèces végétales	Indice d'abondance
Dicotylédones		
Apiaceae (Ombellifères)	1. <i>Daucus carota</i>	+
	2. <i>Centaurea umbellata</i>	+
	3. <i>Ombellifère sp.</i>	+
Apocynaceae	4. <i>Nerium oleander</i>	+
Asteraceae	5. <i>Chrysanthemum coronarium</i>	1
	6. <i>Ormenix mixta</i>	1
	7. <i>Evax pygmaea</i>	1
	8. <i>Galactites tomentosa</i>	+
	9. <i>Centaurea napifolia</i>	+
	10. <i>Composée sp.</i>	2
Betulaceae	11. <i>Alnus glutinosa</i>	4
Boraginaceae	12. <i>Echium plantagineum</i>	1
	13. <i>Cynoglossum sp.</i>	+
Cactaceae	14. <i>Opuntia ficus-indica</i>	+
Campanulaceae	15. <i>Campanula dichotoma</i>	+
Caryophyllaceae	16. <i>Paronychia argentea</i>	1
Chenopodiaceae	17. <i>Amarantus albus</i>	+
Cistaceae	18. <i>Tuberaria guttata</i>	1
Fagaceae	19. <i>Quercus coccifera</i>	+
Euphorbiaceae	20. <i>Euphorbia biumbellata</i>	+
Fabaceae	21. <i>Trifolium sp.</i>	2
	22. <i>Trifolium arvense</i>	1
	23. <i>Trifolium comepestre</i>	1
	24. <i>Lotus ornithopodioides</i>	1
	25. <i>Lotus scorpioides</i>	1
	26. <i>Quercus coccifera</i>	+
Lamiaceae	27. <i>Lamium sp.</i>	+
	28. <i>Mentha pulegium</i>	+
	29. <i>Mentha rotundifolia</i>	+
Plantaginaceae	30. <i>Linaria pinifolia</i>	2
Polygonaceae	31. <i>Rumex bucephalophorus</i>	1
Primulaceae	32. <i>Anagallis arvensis</i>	1
Rosaceae	33. <i>Rubus ulmifolius</i>	2
Rubiaceae	34. <i>Rubia peregrina</i>	+
Thymleaceae	35. <i>Daphne gnidium</i>	+
Monocotylédones		
Liliaceae	36. <i>Allium triquetrum</i>	1
Arécacées	37. <i>Chamerops humilis</i>	+
Cyperaceae	38. <i>Carex remota</i>	1
Iridaceae	39. <i>Iris pseudacorus</i>	1
Poaceae	40. <i>Hordeum murinum</i>	4
	41. <i>Cynodon dactylon</i>	4
Smilacaceae	42. <i>Smilax aspera</i>	1
Ptéridophytes		
Polypodiaceae	43. <i>Pteridium aquilinum</i>	2
Gymnospermes		
Cupressaceae	44. <i>Juniperus oxycedrus</i>	+

Approche fonctionnelle de l'écologie de deux espèces de Reptiles Lacertidés insectivores (*Psammodromus algirus* et *Acanthodactylus erythrurus*) et d'un reptile chélonien phytophage (*Testudo graeca*), dans un maquis dunaire du parc national d'El-Kala (Wilaya d'El-Tarf)



2.4.2. Taux de recouvrement des espèces végétales dans la zone d'étude

Les Poacées (*Cynodon dactylon* et *Hordeum murinum*) couvrent plus de la moitié de la zone échantillonnée (50-75%), elles sont classées sous l'indice (4).

D'autres espèces telles que : *Linarea pinifolia*, *composée sp*, *Trifolium sp*, sont abondantes sur le site d'étude, mais leur surface de recouvrement est un peu moins grande. Elles sont classées sous l'indice (2).

Dix-huit espèces telles que : *Anagallis arvensis*, *Trifolium compestre*, *Lotus ornithopodioides*, *Evax pygmaea*, *Lotus scorpioides*, *Rumex bucephalophorus* et *Cynoglossum sp*. sont faiblement représentées sur le terrain (indice 1).

Enfin, le taux de recouvrement des 19 autres espèces est très faible ceux sont des espèces considérées comme présentes (indice +).

2.4.3. Analyse du régime alimentaire de *Testudo graeca*

L'analyse des crottes a révélée l'existence de plusieurs espèces d'origine végétales consommées à des taux très variables ainsi que des fragments d'invertébrés.

Tableau 27. Nombre d'épidermes trouvés (Ab) et Abondance relative A (%) des divers constituants du régime identifiés dans les fèces de *T. graeca graeca*.

Items alimentaires	Mâle (n=20)		Femelle (n=16)		Juvénile (n=8)	
	Ab	A (%)	Ab	A (%)	Ab	A (%)
Monocotylédones						
<i>Cynodon dactylon</i> (feuille)	202	11.88	136	8.97	120	9.95
(tige)	43	2.53	32	2.11	33	2.74
<i>Hordeum murinum</i> (feuille)	137	8.06	156	10.29	94	7.79
(tige)	34	2	35	2.31	20	1.66
<i>Carex remota</i> (feuille)	60	3.53	137	9.04	-	-
(tige)	29	1.70	43	2.84	-	-
Total parties végétatives	505	29.70	539	35.55	267	22.14
Total Monocotylédones	505	29.70	539	35.55	267	22.14
Dicotylédones	Nb	A%	Nb	A%	Nb	A%
<i>Trifolium sp</i> (feuille)	225	13.23	152	10.03	138	11.42
(tige)	60	3.53	35	2.31	43	3.56
<i>Linarea pinifolia</i> (feuille)	12	0.70	20	1.32	15	1.24
(tige)	-	-	02	0.13	-	-
(graine)	05	0.29	17	1.12	02	0.16
<i>Cynoglossum sp.</i>	53	3.12	15	0.99	28	2.32



(feuille)		-	-	05	0.33	15	1.24
	(tige)						
<i>Anagallis arvensis</i>	(feuille)	46	2.70	57	3.76	22	1.82
	(tige)	15	0.88	23	1.52	11	0.91
	(graine)	06	0.35	30	1.98	12	0.99
<i>Lotus ornithopodioides</i>	(feuille)	82	4.82	23	1.52	20	1.66
	(tige)	13	0.76	10	0.66	18	1.49
	(pétale)	36	2.12	26	1.71	22	1.82
<i>Lotus scorpioides</i>	(feuille)	18	1.06	28	1.85	23	1.91
	(tige)	-	-	03	0.2	34	2.82
	(graine)	11	0.65	26	1.71	09	0.75
<i>Tuberaria guttata</i>	(feuille)	32	1.88	49	3.23	55	4.56
	(tige)	46	2.70	58	3.82	34	2.82
	(graine)	10	0.59	32	2.11	31	2.57
<i>Composée sp</i>	(feuille)	45	2.65	24	1.58	34	2.82
	(tige)	154	9.06	60	3.96	06	0.5
<i>Paronychea argentea</i>	(feuille)	20	1.18	18	1.19	17	1.41
	(tige)	-	-	02	0.13	08	0.66
	(pétale)	26	1.53	20	1.32	25	2.07
<i>Ombéllifère sp</i>	(feuille)	42	2.47	11	0.72	22	1.82
	(tige)	-	-	-	-	06	0.5
<i>Chrysanthemum coronarium</i>	(feuille)	52	3.06	25	1.65	34	2.82
	(tige)	-	-	03	0.2	10	0.83
<i>Ormenix mixta</i>	(feuille)	6	0.35	-	-	-	-
	(tige)	26	1.53	-	-	-	-
<i>Trifolium arvense</i>	(feuille)	28	1.65	24	1.58	29	2.4
	(tige)	08	0.47	10	0.66	09	0.75
Total parties végétatives		983	57.82	657	43.34	631	52.32
Total parties florales		94	5.53	151	9.96	101	8.37
Total Dicotylédones		1077	63.35	808	53.3	732	60.69
Fragments végétaux indéterminés		112	6.59	122	8.05	120	9.95
Fragments d'invertébrés indéterminés		06	0.35	47	3.1	87	7.21
Total items alimentaires		1700	100	1516	100	1206	100

Parties végétatives : feuille + tige

Parties florales : fleur + graine

L'analyse de 44 échantillons (20 mâles adultes, 16 femelles adultes et 8 juvéniles), regroupant 4422 fragments de matières fécales nous a révélée que la nourriture de *T. graeca* n'est pas exclusivement végétale. L'analyse des fèces a révélé que les tortues mangeaient une grande variété de plantes et en moindre mesure des invertébrés (Tab. 27). Sur la base de la fréquence des fragments dans les fèces, la consommation des items variait entre les espèces.

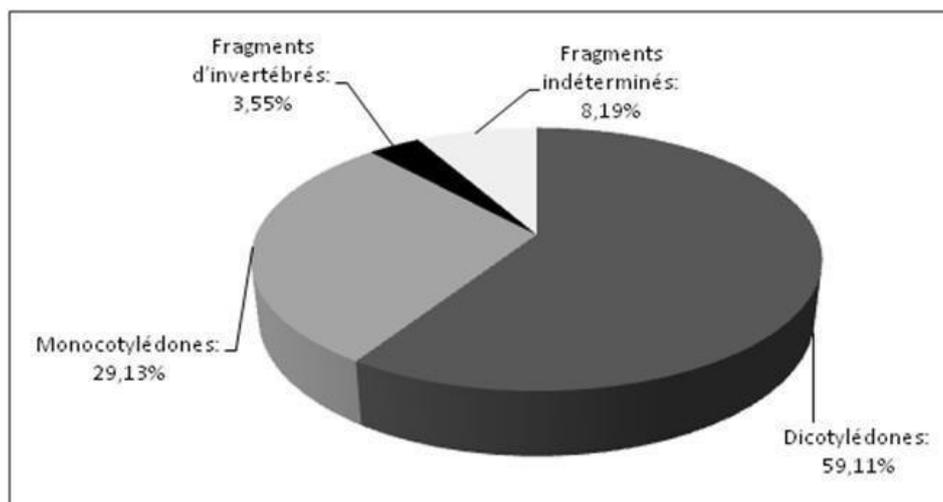


Figure 47. Composition du régime alimentaire de *T. graeca graeca*.

Nous avons ainsi regroupé les différents fragments dans trois catégories :

- Une première d'origine végétale, regroupe des fragments végétatifs et floraux des Dicotylédones et des Monocotylédones.
 - Pour les dicotylédones, les fragments végétatifs (51,16% du total) étaient plus fréquents que les fragments floraux (7,95%) ($\chi^2=24,64$; $p=0,000<0,01$). La catégorie florale des Dicotylédones prend donc une place modeste dans l'alimentation de ces tortues.
 - Pour les Monocotylédones, la partie végétative occupe 29,13% du régime alimentaire. En l'absence des inflorescences à la période d'échantillonnage, les parties florales des Monocotylédones n'ont pas été rencontrées dans l'analyse des fèces.
- Une deuxième catégorie concerne les fragments d'origine animale (invertébrés) qui représente 3,55% de la totalité du régime. Les invertébrés sont plus abondants dans le régime des juvéniles (7,21%) et des femelle (3,1%) que dans celui des mâles (0,35%).
- Une troisième catégorie réunit les fragments végétaux qui n'ont pas pu être identifiés ; ils ont été classés en « fragments indéterminés ». Ils représentent 8,19% du régime.

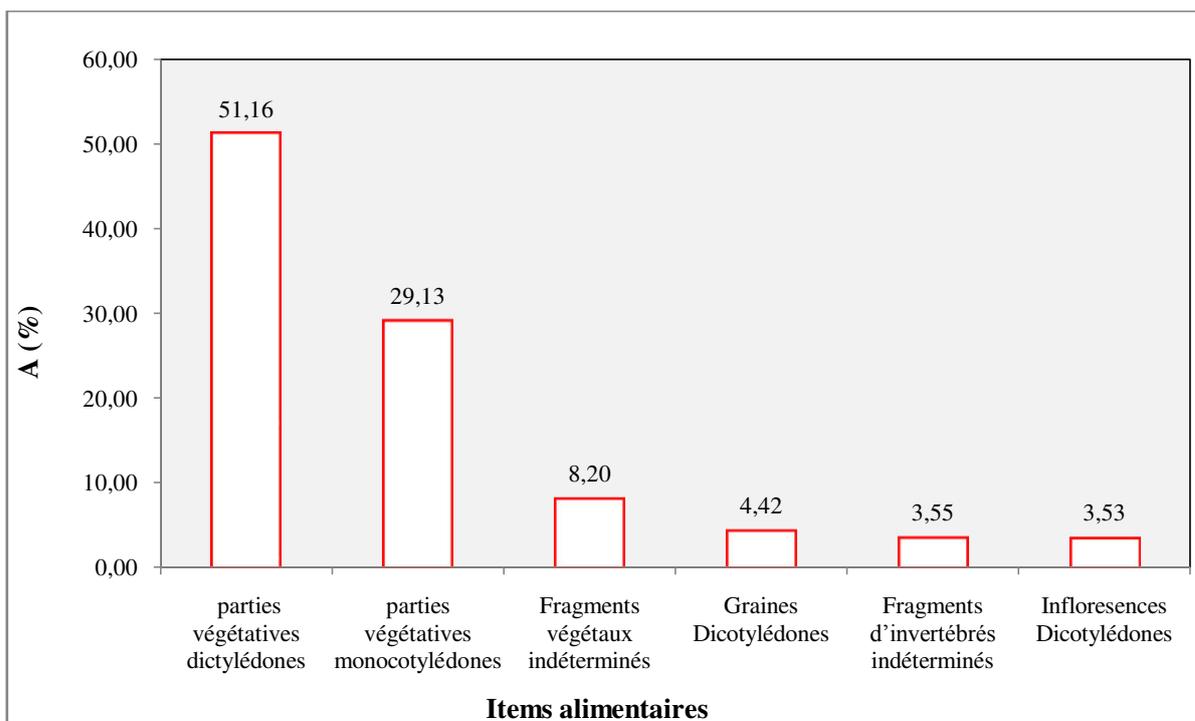


Figure 48. Abondance relative (%) des organes consommés dans les deux types de classe : « Dicotylédones et Monocotylédones » dans l'ensemble des fèces.

En résumé, le régime alimentaire de *T. graeca* est composé essentiellement de 16 espèces végétales appartenant aux Dicotylédones et Monocotylédones. Les Dicotylédones sont représentées par 13 espèces de familles différentes.

Les fragments les plus communs appartiennent aux familles des Fabaceae, Composeae (Asteraceae), Primulaceae, Poaceae et Cyperaceae. Le Dicotylédone *Trifolium sp* dont l'indice de recouvrement est de (2), prédomine dans la consommation végétale des tortues. Il représente respectivement 16,76%, 12,34%, et 14,98% de la totalité du régime alimentaire des mâles, des femelles et des juvéniles. Les Monocotylédones représentées par les Poacées (graminées), dont *Cynodon dactylon* et *Hordeum murinum*, couvrant plus de la moitié de la surface de la zone d'étude (indice 4), sont fortement consommées par ces tortues. Pour les mâles de *T. g. graeca*, elles représentent respectivement de 14,41% et 10,06%.

Les espèces faiblement représentées sur le terrain (indice 1 et +), telles que *Paronychea argentea*, *Cynoglossum sp* et *Chrysanthemum coronarium* sont très peu consommées.



Cependant, les tortues mangeaient certaines espèces rares disproportionnées par rapport à leur disponibilité. Par exemple, parmi les espèces avec abondance = 1, *Carex remota* représente (11,88%) de l'alimentation des femelles et *Tuberaria guttata* représente respectivement (9.95%) et (9.16%) du régime des juvéniles et femelle (Fig. 49).

Globalement, la consommation des espèces A (%) est corrélée avec leur abondance dans l'habitat considéré ($r_s = 0,57$; $n = 16$; $p < 0,01$).

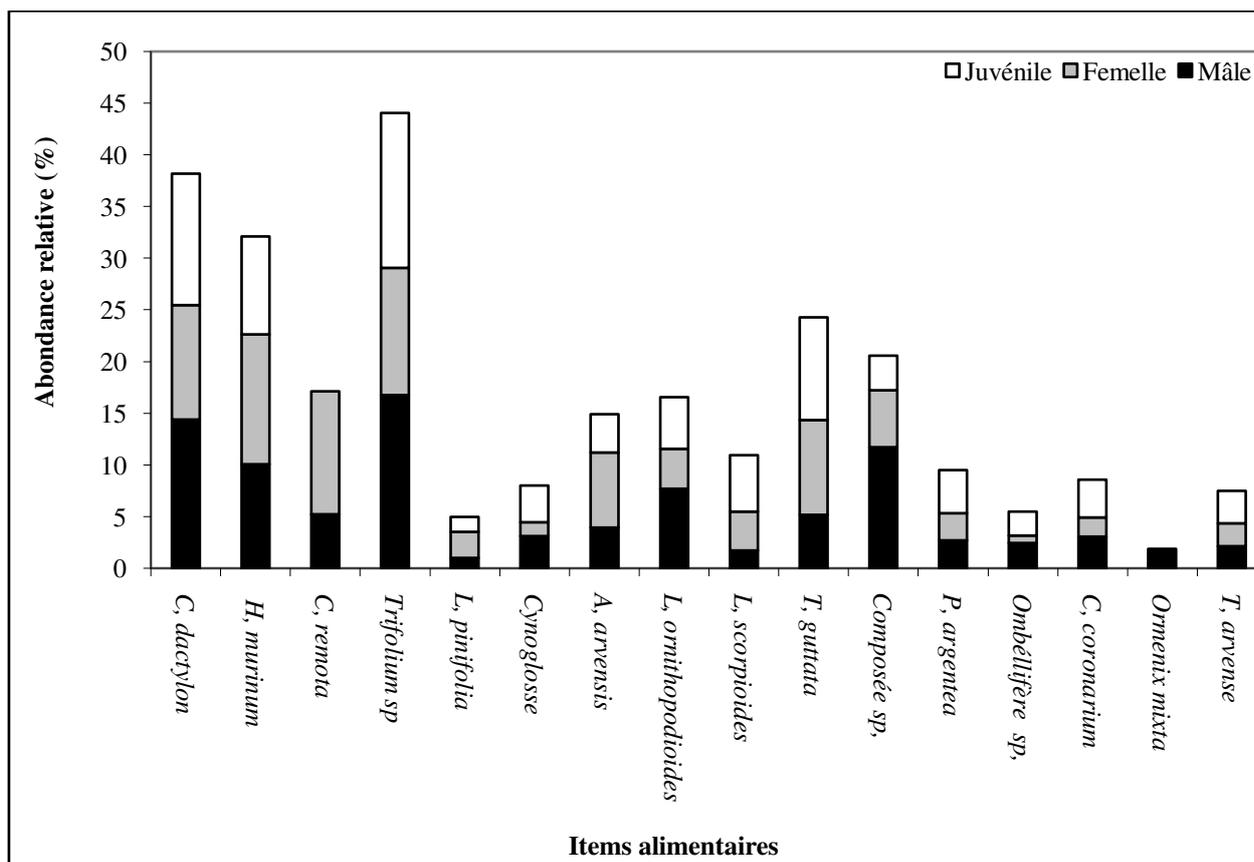


Figure 49. Abondance relative (%) de plantes consommées dans l'ensemble des fèces.

2.4.4. Comparaison du régime alimentaire entre les sexes et les catégories d'âge :

Il apparaît que les mêmes catégories alimentaires sont consommées par les différentes catégories d'individus et qu'il n'y a pas de différences importantes dans le choix taxonomique des items ingérés.



L'abondance relative (A%) des Dicotylédones (Parties végétatives et florales) restent à peu près stable chez les trois catégories d'individus (mâle, femelle et juvénile). Elle est respectivement de 63.35%, 53.5% et de 60.69%. Celle des Monocotylédones est aussi commune pour les trois catégories d'individus (29.7% pour les mâle. 35.55% pour les femelles et 22.14% pour les juvéniles). Les graines se trouvent beaucoup plus consommées par les femelles (6.93%) et Les juvéniles (4.48%) que les mâles. L'abondance de la fraction animale (fragments d'invertébrés) est presque nulle chez les mâles (0.35%) et présente chez la femelle (3.1%) et le juvénile (7.21%).

L'abondance des fragments totalement indéterminés est inférieure à 10% et la totalité de la population.

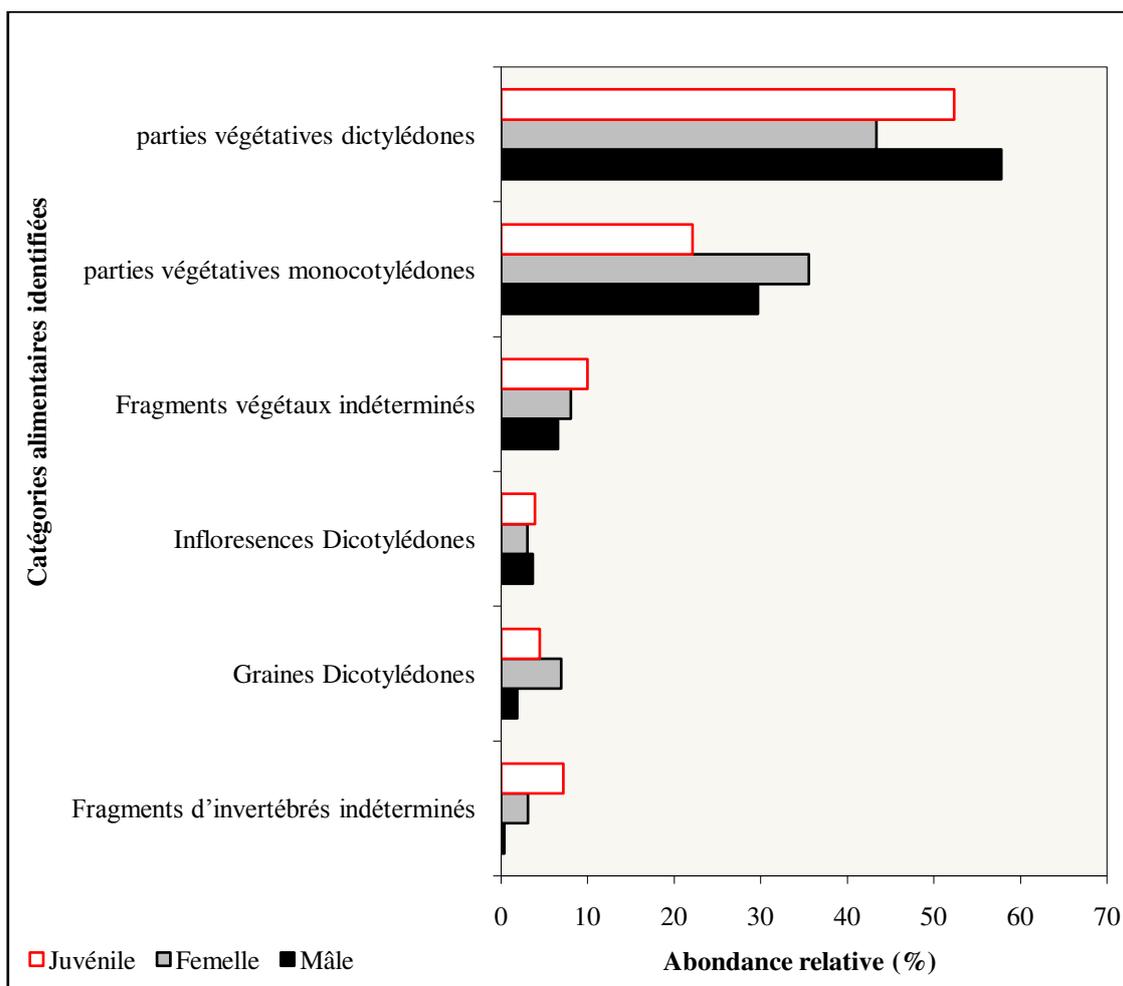


Figure 50. Variation des composants fondamentaux du régime alimentaire chez les mâles, les femelles et les juvéniles de *T. graeca graeca*.



La consommation des Monocotylédones n'est pas significativement différente chez les deux sexes ($\chi^2 = 4,461$; $p=0.485$), ainsi que chez les adultes et les juvéniles ($\chi^2 = 2,601$; $p=0.627$). La répartition des monocotylédones consommées dans les crottes de *T. graeca* ne dépend pas ni du sexe ni de l'âge des individus. Les adultes et les juvéniles, les mâles et femelles consomment les même graminées.

La consommation des Dicotylédones n'est pas significativement différente chez les deux sexes ($\chi^2 = 4,461$; $p=0.485>0,05$), ainsi que chez les adultes et les juvéniles ($\chi^2 = 2,601$; $p=0.627>0,05$).

Aucune différence significative entre les parties végétatives et les inflorescences ($\chi^2 = 2,118$; $p=0,548>0,05$) des Dicotylédones consommées n'apparaît chez les deux sexes, ainsi que chez les adultes et les juvéniles, ($\chi^2 = 6,097$; $p=0,107$) Leurs répartition est indifférente du type de sexe et de l'âge des individus.

Les données ont montré une différence dans la consommation des graines et des invertébrés entre les groupes. On note une différence significative des graines consommées par les tortues chez les mâles et les femelle ($\chi^2 = 14,929$; $p=0.037<0,05$) et chez les adultes et les juvéniles ($\chi^2 = 16,047$; $p=0.025<0,05$).

On a aussi noté une différence significative dans la consommation de la fraction animale (Invertébrés) entre mâles et femelles ($\chi^2 = 3,887$; $p=0.049$) et entre adultes et juvéniles ($\chi^2 = 5,101$; $p=0.024$).

2.4.5. Diversité du régime l'alimentaire

L'examen du tableau 28 donne des valeurs de diversité (H') pour chaque catégorie d'individus. De même, l'équitabilité des constituants du régime est élevée, ce qui est généralement considéré comme un indice d'une alimentation équilibrée.



Tableau 28. Diversité trophique alimentaire de *Testudo graeca graeca*.

Indice de diversité alimentaire	Mâles	Femelles	Juvéniles
Diversité trophique (I)	3.693	3.712	3.702
Equitabilité (E)	0.886	0.908	0.925

La diversité du régime alimentaire est presque identique chez les mâles ($H' = 3,693$), les femelles ($H' = 3,712$) et les juvéniles ($H' = 3,702$). ($P > 0,25$ avec le test de Mantel, différences non significatives). L'équitabilité est relativement élevé, mais n'est pas statistiquement différente entre les mâles ($E = 0,886$), les femelles ($E = 0,908$), et les juvéniles ($E = 0,925$), ($p > 0,15$ avec le test de Mantel, différences non significatives).

2.4.6. Le chevauchement des niches trophiques

Les valeurs des chevauchements des niches alimentaires sont très élevées entre les mâles et les femelles ($O_{jk} = 0,972$), les mâles et les juvéniles ($O_{jk} = 0,986$), ainsi que les femelles et les juvéniles ($O_{jk} = 0,957$). L'indice moyen observé ($O_{jk} = 0,972$) était plus grand que les valeurs simulées ($O_{jk} = 0,459 \pm 0,019$) à 29.997 simulations sur 30.000. Le $P_{obs < exp} = 0,999$, rejetant ainsi l'hypothèse d'un partage des ressources intraspécifique pour la nourriture. Par ailleurs, l'indice observée était significativement plus élevé que la valeur simulée ($P < 0,0001$), ce qui suppose que tous les groupes mangent les mêmes aliments.

2.5. Rythme d'activité annuelle

La période de 7 mois ne correspond pas à un cycle annuel pour pouvoir étudier la variation de l'activité des tortues. Néanmoins, elle peut nous informer sur le rythme durant la saison d'activité qui correspondant au printemps et à l'été. Des observations complémentaires durant la période d'hibernation seraient nécessaires.

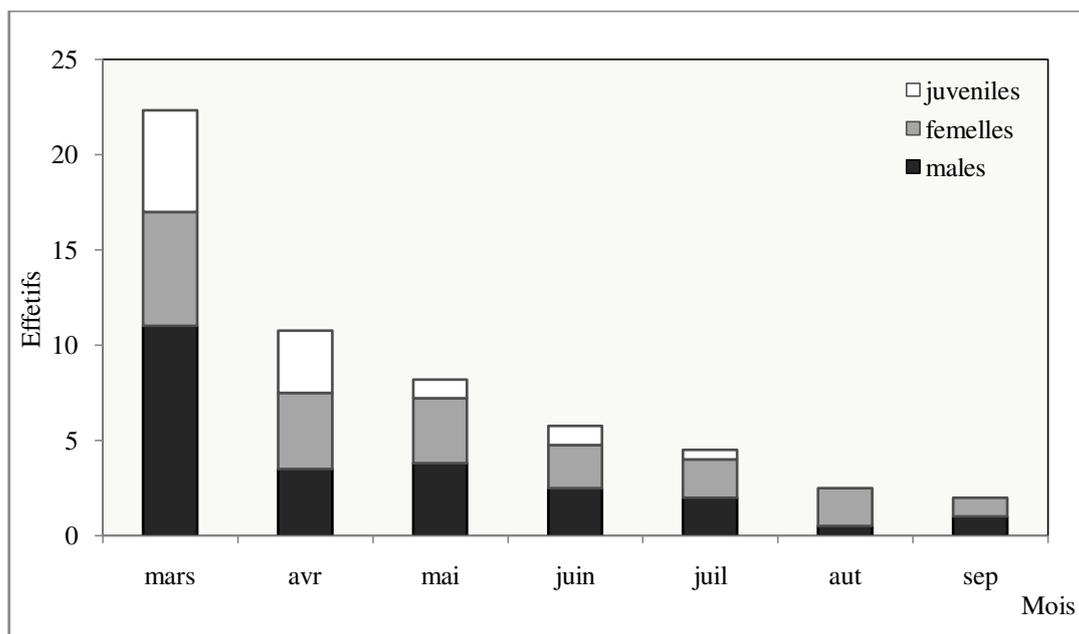
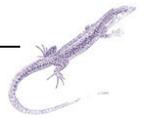


Figure 51. Rythme d'activité annuelle de *Testudo graeca graeca*.

La population de tortues de Boumalek est caractérisée par une période d'activité qui commence après la sortie de l'hibernation. Au mois de Mars les individus sont déjà actifs, principalement les mâles, dont l'activité se montre précoce par rapport à celle des femelles (Fig. 51).

L'activité diminue ensuite au mois d'avril, marque une légère augmentation au moins de mai et une baisse constante à partir du mois de juin jusqu'au mois d'août où elle est presque nulle. Au fil des mois l'activité diminue mais elle est variable selon le sexe et l'âge des individus. Ainsi, les juvéniles ne sont actifs que durant le printemps, période durant laquelle ils vont profiter pour s'alimenter tant que les ressources trophiques sont encore disponibles. Dès le mois de juillet qui correspond à la période de fortes chaleurs, l'activité est pratiquement nulle, c'est une sorte d'estivation pour les jeunes individus.

DISCUSSION



DISCUSSION

1. ETUDE DES DEUX LEZARDS SYMPATRIQUES

1.1. Dimorphisme de taille

L'importance de la taille du corps dans la vie des lézards a été démontrée par plusieurs études, notamment sur le succès reproducteur chez les mâles. Il a été démontré que la taille du corps est déterminante dans la compétition entre les mâles (Trillmich, 1983; Ruby, 1984; Vitt et Cooper, 1985 ; Cooper et Vitt, 1987; Olsson, 1992), et ceci affecte le succès d'accouplement qui est souvent en faveur des grands mâles (Trivers, 1976; Ruby, 1981, 1984; Trillmich, 1983; Anderson et Vitt, 1990; Baird et *al.*, 1996; Censky, 1995; Olsson et *al.*, 1996 ; Wikelski et *al.*, 1996).

Les résultats de Salvador et Veiga (2001) sur *Psammodromus algirus* montrent que les variables morphologiques affectent le succès d'accouplement chez les mâles. Les mâles les plus grands et les plus ornés ont plus de femelles (Salvador et Veiga, 2001). La taille est généralement liée avec l'âge (Olsson et Shine, 1996), et les mâles les plus âgés peuvent avoir plus de succès en matière de reproduction (Baird et *al.*, 1996 ; Olsson, 1994 ; Ruby, 1981).

Le tableau N° 28 résume la variation des paramètres morphologiques de *Psammodromus algirus* dans plusieurs localités en Espagne, en Italie et dans la présente étude.

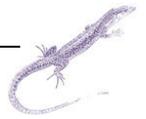


Tableau 29. Variation de la taille de *P. algirus* dans différentes localités étudiées

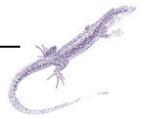
	LMC (mm)	
Mâles ($n=9$)	61,6	Parc National d'El kala
Femelles ($n=7$)	56,44	
Mâles	61,8	Torredembra (Carretero et Llorente, 1997)
Femelles	60,6	
Mâles	75	Navacerrada (Salvador et veiga, 2001)
Femelles	75,9	

Chez le psammodrome, il n'y a pas de différence significative dans les tailles entre les mâles et les femelles ($F_{1,14}=2,20$; $p =0,160$). Ce constat a été fait aussi par Lo Cascio et Claudia Corti (2008) à Lampedusa sur une population de *P. algirus* dont la moyenne des femelles ($60,00 \pm 1,47$ mm) est plus faible que celle des mâles ($76,33 \pm 1,20$ mm).

Les tailles moyennes des mâles et femelles de nos *P. algirus* (61,6 mm et 56,44 mm) sont proches de celles des lézards de Torredembra en Espagne (61,8 mm et 60,6) (Carretero et Llorente, 1997). Par contre, elles sont plus faibles que celles des individus de Navacerrada (mâles=75 mm et femelles=75,9 mm) (Salvador et Veiga, 2001).

L'étude de Carretero et Llorente, (1997) a été réalisée à Torredembra, dans le delta de l'Ebre qui est une mosaïque de dunes et de dépressions salines. La végétation se compose de d'espèces psammophiles (*Ammophila arenaria*, *Tamarix gallica*...) et le climat est méditerranéen, avec une longue saison sèche en été. Ce site ressemble fortement à notre zone d'étude ce qui expliquerait la ressemblance de tailles entre les deux populations, qui sont sous l'effet des mêmes conditions de milieu, que ce soit dans la structure de la végétation ou bien dans la disponibilité trophique qui reste généralement faible dans les milieux dunaires.

A Navacerrada, *Psammmodromus algirus* a été étudié en altitude (> 1100 m) dans une forêt caducifoliée de chêne tauzin (*Quercus pyrenaica*). La taille des psammodromes est plus importante dans ces milieux forestiers en équilibre, où la végétation buissonnante est très éparse et les disponibilités alimentaires sont plus importantes. Nous avons constaté le même



effet au niveau du Parc National d'El kala, lorsqu'on a effectué l'inventaire des dans les forets mixtes de chêne lège et chêne zen à El Ghorra (1000 m). En effet, les Psammodromes des formations d'altitude sont plus grands que ceux des plaines (Rouag et Benyacoub, 2006).

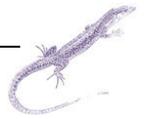
Une étude en Espagne sur la variation de la taille du corps et les échanges thermiques chez *P. algirus* (Zamora-Camacho et al., 2014) a montré aussi que les lézards de haute altitude étaient plus grandes, selon la règle de Bergman (1847), qui prévoit une plus grande taille du corps dans les habitats frais, et ceci dans le but de diminuer les pertes de chaleur par une diminution du rapport surface corporelle/volume. En outre, les lézards d'altitude montrent une inertie thermique élevée.

En ce qui concerne *Acanthodactylus erythrurus*, il n'y a pas de différence entre les tailles des mâles et des femelles. Nos individus sont plus grands que ceux étudiés par Busack et Jaksic (1982) dans la province de Cadix dans la région de « La Algaida » située au sud-ouest de l'Espagne et qui est composée essentiellement par une forêt de pin parasol avec du genévrier de Phénicie et du Ciste jaune sur sol sableux. Les auteurs constatent que la longueur moyenne museau-cloaque (LMC) de la population est de 57,6 mm chez les mâles et 53,8 mm chez les femelles.

Tableau 30. Variation de la taille chez *A. erythrurus* dans différentes localités étudiés

	LMC (mm)	
Mâles (N=11)	63,91	Présente étude Parc National d'El kala
Femelles (N=9)	65,26	
Mâles	57,6	Busack S. et Jaksic M. (1982) Cadix
Femelles	53,8	

D'une manière générale, *P. algirus* et *A. erythrurus* possèdent presque la même taille et poids corporelles, le test statistique le montre bien (One-Way ANOVA, LMC: $F_{3,32} = 2,11$; $p = 0,119$. Poids : $F_{3,32} = 0,86$; $p = 0,470$). Se qui rend ce facteur négligeable dans la stratégie de partage des ressources entre ces deux espèces.



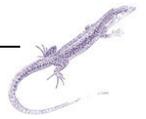
1.2. Niche spatiale

Les Sauriens comme les autres êtres vivants ne sont pas répartis uniformément dans l'espace, mais associés à des combinaisons de facteurs externes. L'espace a été considéré comme la dimension principale dans la ségrégation de nombreuses communautés de lézards (Pianka, 1966, 1973 ; Barbault et Mauri, 1981 ; Toff, 1985). Les lézards ont besoin de la végétation qui constitue, avec les trous dans le sol, leurs seuls refuges contre les prédateurs. Par ailleurs, les Reptiles dépendent de l'intensité du rayonnement solaire pour leur thermorégulation. Le recouvrement de la végétation s'avère dans ce cas un paramètre important. Ce paramètre détermine entre autre la surface disponible aux lézards pour leur activité thermorégulatrice. D'une manière générale les lézards évitent les endroits trop exposés où le couvert végétal est trop faible. D'autre part, ce type de milieu constituerait pour eux un terrain de chasse idéal. Le compromis réalisé permet aux lézards de se protéger des prédateurs tout en restant actif, à la recherche des proies.

Nos deux espèces de lézards ne montrent pas une différence dans l'exploitation des différentes stations échantillonnées (One-Way Anova : $F_{1,6} = 1,63$; $p = 0,249 > 0,05$). Ainsi aucun partage de l'espace ne se fait à ce niveau. Les deux lézards utilisent les mêmes habitats.

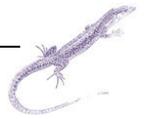
Dans un souci de vérifier si il ya une sélection qui se fait à l'échelle des micro-habitats, on a partagé les habitats en différentes classes de recouvrements et de hauteurs de la végétation. En effet, l'utilisation du micro-habitat peut avoir un effet direct sur la survie des lézards (Tracy, 1982). Sur la qualité du domaine vital (Fox, 1978).

L'exploitation sélective des micro-habitats permet à de nombreux lézards de maintenir la température de leurs corps dans une gamme qui optimise les capacités physiologiques, et en définitive les performances écologiques (Huey, 1991). De plus, certains micro-habitats peuvent fournir un meilleur refuge contre les prédateurs (Martin et Salvador, 1992).



Une différence très significative ($\chi^2 = 39,679$; $p=0,000<0,05$) existe entre les deux lézards dans leurs distribution par rapport à l'ouverture des mico-habitats. Cette différence se manifeste surtout au niveau des premières et dernières classes de recouvrement. En effet, *Acanthodactylus erythrurus* est une espèce strictement terrestre, se trouvant habituellement sur des terrains sableux et plus ouverts que *Psammodromus algirus*. Il ne pénètre pas dans la végétation dense comme ce dernier (Busack, 1976 ; Busack & Jaksic, 1982 ; Arnold, 1987). Ceci est sans doute en relation avec l'origine biogéographique de ces deux espèces, euro-saharienne avec des températures élevées pour *Acanthodactylus erythrurus* et méditerranéenne avec de faibles températures pour *Psammodromus algirus* (Belluire et Carrascal, 1996). Aussi, la rareté de la couverture végétale dans des milieux xériques, essentielle dans la protection des lézards et le risque élevé de prédation dans ces structures, favoriseraient la présence des espèces à déplacement rapide ; tel est le cas d'*A.erythrurus* qui est, d'après Bauwens et *al.* (1995), le lézard le plus rapide des 13 espèces de Lacertidés méditerranéens. Habituellement, cette espèce fréquente les endroits sableux ouverts mais ne pénètre pas dans les arbustes denses et se réfugie souvent dans des terriers (Arnold, 1983). Aussi, la coloration pâle avec des tâches sombres de l'acanthodactyle lui permis de se confondre facilement avec le sable des maquis dunaire. Ce caractère le rend difficilement repérable lui facilité ainsi la capture des proies et la fuite aux prédateurs surtout les rapaces.

La hauteur de la végétation joue un rôle important dans la disponibilité des places pour l'ensoleillement. Ainsi, théoriquement, l'abondance des deux espèces devrait diminuer avec la hauteur de la végétation. C'est ce qui se révèle avec l'acanthodactyle où la fréquence d'observation diminue considérablement au-delà de 80 cm de hauteur alors que celle de *P. algirus* augmente. Ceci met en évidence une certaine séparation verticale entre les deux espèces et le test khi-deux le montre bien ($\chi^2 = 48,92$; $p=0,000<0,05$). Le comportement et les exigences de chaque espèce peuvent expliquer ceci. En effet, *P. algirus*, grand voltigeur, a la capacité de grimper sur les buissons et de sauter d'une branche à une autre pour chercher des emplacements ensoleillés, aptitude qu'*Acanthodactylus erythrurus* ne maîtrise pas. Ce comportement est signalé par plusieurs auteurs dans tous les écosystèmes méditerranéens de la péninsule ibérique (Mellado et *al.*, 1975 ; Mellado, 1980 ; Pérez-Mellado, 1982 ; Carrascal et *al.*, 1989 ; Diaz et Carrascal, 1991 ; Pollo et Perez-Mellado, 1991 ; Perez-Quintero, 1995).



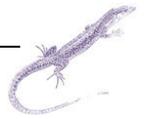
Nos observations sont confortées par l'absence totale d'*Acanthodactylus erythrurus* dans les milieux forestiers en équilibre où le recouvrement de la strate arborée est important, sauf au niveau des lisières où les places d'ensoleillement sont disponibles. Ainsi, l'Acanthodactyle reste un lézard des maquis dunaires par excellence, et se montre complètement absent des milieux forestiers d'altitude (Rouag et Benyacoub, 2006).

1.3. Domaine vital

La taille du domaine vital chez les lézards peut être affectée par de nombreux facteurs, notamment le sexe, la taille du corps, le comportement alimentaire, la densité de la population, les besoins énergétiques, et le comportement social (Rose 1982). L'une des hypothèses les plus courantes au sujet des animaux territoriaux, c'est que les individus acquièrent l'espace par la concurrence (Maynard Smith et Parker, 1976 ; Maynard Smith, 1982). Autrement dit, les individus qui gagnent des combats ou qui pourchassent leurs congénères, prennent possession d'un grand territoire. Ainsi, les autres individus sont souvent exclus de l'habitat optimal. Le degré d'agressivité ou de dominance relative d'un lézard peut être aussi important dans la détermination de la taille ou la qualité de son territoire (Roi 1973).

La taille du corps est fortement associée à la taille du domaine vital des lézards (Turner et al., 1969). Divers auteurs ont expliqué cette relation étroite entre la taille du domaine vital et la taille du corps sur la base de certains facteurs tels que les besoins alimentaires, les coûts de recherche de la nourriture et la disponibilité alimentaire (MacNab, 1963 ; Schoener, 1968). Certaines études ont examiné les effets de la taille du corps sur la survie des lézards et ont montré que les plus grands individus ont un avantage sur les plus petits (Fox, 1978 ; Ferguson et Fox, 1984 ; Civantos et al. 1999).

Les femelles de plusieurs espèces de lézards ont des domaines vitaux plus petits et sont plus sédentaires que les mâles (Nuniez et al., 1997). Pour nos deux espèces, les tests statistiques ne montrent aucune différence significative entre les domaines vitaux des mâles et des femelles. (*P. algirus* : $F_{1,14} = 2,10$; $p = 0,169$; *A. erythrurus* : $F_{1,18} = 0,00$; $p = 0,972$). Le test F de



Fisher ne montre aucune différence significative ($F_{1,34} = 0,49$; $p = 0,489$) entre les domaines vitaux de l'*Acanthodactyle* et du *Psammodrome*.

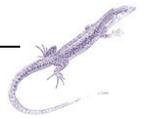
La densité peut se révéler importante dans l'occupation de l'espace. L'habitat occupé par un lézard peut être limité par la présence d'un autre. Heatwole (1977) a examiné un certain nombre de cas parmi les iguanidés où les espèces ont une plus large niche spatiale lorsqu'elles existent seules que dans les zones où une seconde forme est présente (Arnold, 1987).

Ainsi, une densité élevée peut limiter énormément l'étendue de son domaine vital. À Nevacerrada, en Espagne, l'étude de *P. algirus* a montré que le domaine vital des femelles est de $73,8 \text{ m}^2 \pm 15,1 \text{ m}^2$ ($n = 20$) et celui des mâles est de $312,1 \text{ m}^2 \pm 39,6 \text{ m}^2$ ($n = 28$) (Salvador et Veiga, 2001). En effet, La densité moyenne de *P. algirus* dans cette zone d'étude est importante, elle est de l'ordre de 150 individus/ha, ce qui explique amplement la faible taille du domaine vital de cette population par rapport à la nôtre qui est estimé à environ 50 individus/ha.

1.4. Régime alimentaire

Les habitudes alimentaires de *Psammodromus algirus* et *Acanthodactylus erythrurus* ont fait l'objet de plusieurs études (Valverde, 1967 ; Mellado et al., 1975 ; Escarre et Vericad, 1981 ; Seva 1982 ; Busak et Jasiksic, 1982 ; Di Palma, 1984 ; Sorci, 1990 ; Polio et Mellado, 1988 ; Diaz et Carrascal, 1990 ; Carretero et Liorenti, 1993). Des similitudes et des divergences ont été observées et vont être examinées en vue d'étudier la niche trophique de ces deux espèces dans notre région d'étude.

A. erythrurus consomme un plus grand nombre de proies (12 catégories) que *P. algirus* (8 catégories). Ce constat a été aussi fait par Carretero et Liorenti (1993) dans une étude dans le Delta de l'Ebre en Espagne. La composante végétale est présente dans le régime alimentaire des deux espèces. Divers travaux en Espagne, notamment celles de Seva (1984), Busack et Jaksic (1982) et Di Palma (1984) démontrent que les deux Lacertidés sont capables de manger une certaine quantité de nourriture végétale. On suppose que ces débris végétaux ont été



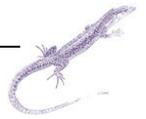
happés par les lézards durant la capture de leurs proies. La végétation peut figurer dans l'alimentation des lézards des écosystèmes pauvre tel que les écosystèmes insulaires et ceci est lié principalement à des situations de faible disponibilité trophique (Di Palma, 1984 ; Perez-Mellado, 1989).

Carretero et Lorenti (1993) dans le Delta de l'Ebre ont constatés que le spectre alimentaire de *P. algirus* est basé sur une forte consommation de Diptères (26,9 %). Ces derniers sont très présents dans le site qui est une mosaïque de zones inondables côtières, caractérisées par une forte présence des moustiques. Les travaux de Seva (1984) et Carretero (1989) sur les mêmes espèces et dans des habitats identiques révèlent la dominance des coléoptères dans le spectre alimentaire de *P. algirus*. Dans la présente étude les proies les plus consommées sont celles appartenant à part presque égale aux Diptères (25,51%) et aux Coléoptères (21,43%). Le calcul du degré de présence (D) a révélé aussi qu'en plus des Coléoptères, les Orthoptères figurent parmi les proies les plus convoitées par *P. algirus* (41,67%).

Acanthodactylus erythrurus, prédateur actif montre un spectre alimentaire plus large que celui de *P. algirus*. La présence des coléoptères (36,82%) et des fourmis (25,97%) dans l'alimentation est assez importante. Cette situation est retrouvée en Espagne avec presque des proportions similaires notamment dans les travaux de Seva (1984) à Alicante où les Fourmis et les Coléoptères constituent 25,42% et 40,30% du régime alimentaire.

D'autres études ont révélé que *Acanthodactylus erythrurus* limite sa niche trophique à un régime très sténophage, basé essentiellement sur les Formicidés où sa fréquence constitue respectivement 56,71 % et 64,61 % de son spectre alimentaire en Salamanque et à Doñana (Polio et Pérez-Mellado, 1988 ; Valverde, 1967).

Carretero et Liorenti (1993) révèlent pour cette espèce un régime plus équilibré, réparti surtout entre les Coléoptères (17,49%), les Homoptères (12,25%), les Formicidés (15,48%) et les Lépidoptères (10,95%). Il n'y a donc pas vraiment de spécialisation. Cette situation se produit également à Tarragona (Espagne) à proximité de la côte méditerranéenne (Carretero, 1989). Elle peut s'expliquer par une diversité et une disponibilité trophique plus importante



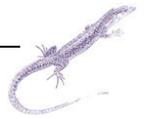
dans ces milieux. Le spectre alimentaire dans la présente étude ne dépasse pas 12 catégories de proies, alors qu'en Espagne il est de 19 catégories. Pour Carretero et Liorenti (1993) cette disponibilité trophique permet aux lézards de diversifier d'avantage leurs spectres trophiques.

On peut dire que certaines espèces optimisent ainsi, leurs apports énergétiques en se concentrant sur certaines catégories d'espèces. Chez *A. erythrurus*, ce sont les Coléoptères, les Formicidés et les Diptères. Chez *P. algirus*, les Coléoptères sont les proies dominantes avec dans une moindre mesure les Orthoptères. Pour les deux espèces de lézards, les Arachnides constituent des proies très appréciées plutôt par les juvéniles que par les adultes (Tab. 30).

Tableau 31. Degré de présence (%) des Arachnides dans l'alimentation des deux lézards

	Arachnides D (%)	
	Juvéniles	Adultes
<i>P. algirus</i>	62,5 (N=8)	18,75 (N=16)
<i>A. erythrurus</i>	75 (N=8)	35 (N=16)

La grande similitude de composition du régime alimentaire des deux espèces étudiées semble refléter les contraintes éco-physiologiques de l'environnement sur les activités des lézards et leurs stratégies de recherche de la nourriture. Les deux principaux types de proies qui sont consommés par les deux espèces (et qui par conséquent contribuent au fort chevauchement alimentaire) sont les Coléoptères et les Formicidés. À cet égard, il convient de remarquer que les fourmis et les coléoptères sont aussi des proies importantes pour *P. algirus* dans d'autres environnements relativement secs (Di Palma, 1984 ; Polio et Pérez Mellado, 1988 ; Diaz et Carrascal, 1990 ; Sorci, 1990). Les Coléoptères sont souvent observés dans le spectre alimentaire des Lacertidés (Polio et Pérez Mellado, 1988 ; Sorci, 1990 ; Vicente et al, 1995). En ce qui concerne les Formicidés, d'autres études ont montré que ces insectes sont une source trophique très importante pour les lézards des environnements arides, et que ces reptiles ont tendance à se nourrir d'avantage de fourmis dans les zones arides que dans les environnements humides (Nouira, 1983 ; Znari et al, 2000).

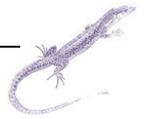


L'analyse de nos résultats montre que les deux espèces sont insectivores, et la composition de leurs régimes alimentaires est similaire, avec un chevauchement très élevé ($O_{jk} = 0,923$).

Pour expliquer les modes d'alimentation des deux espèces de lézards, il faut comprendre qu'il existe des stratégies et des tactiques propres à chaque espèce ou groupe d'espèces pour pouvoir occuper une niche écologique. Les stratégies alimentaires chez les Reptiles d'une manière générale répondent à des exigences extrinsèques et intrinsèques. C'est pour cette raison qu'ils adaptent des tactiques qui peuvent concilier à la fois les besoins énergétiques, la reproduction, la thermorégulation, la fuite des prédateurs etc. Ainsi, certains lézards attaquent leur proie par surprise, en embuscade, alors que d'autres chassent habituellement en se déplaçant sur leur territoire. Il y a 30 ans, Pianka (1966) appelle respectivement ces deux modes de recherche le «sit-and-wait" et "widely-foraging" tactiques.

Bien sûr, cette dichotomie pourrait être quelque peu artificielle, bien que de nombreux groupes de reptiles semblent appartenir assez naturellement à l'un ou l'autre des deux catégories. Les iguanes par exemple adopte la tactique «sit-and-wait" pour capturer leur proie, tandis que les Teiidés, scinques et varans chassent en se déplaçant. Les Lacertidés dont font partie nos deux espèces, exploitent les deux modes de recherche de nourriture, même au sein du même genre. Cette dichotomie naturelle dans la tactique a eu un impact considérable sur les rapports de concurrence entre les espèces (Magnusson et *al.* 1985 ; Perry et *al.*, 1990; Pietruszka 1986).

Une autre conséquence du mode de recherche de nourriture chez ces lézards concerne l'exposition à leurs propres prédateurs. En raison de leurs mouvements plus ou moins continuels, les espèces à la recherche de nourriture ont tendance à être plus visible. En conséquence, ils semblent souffrir d'un taux de prédation plus élevé (Greene, 1997). Les espèces "widely-foraging" sont les proies des prédateurs qui chassent les lézards en embuscade alors que les espèces de lézards qui chassent en « sit-and-wait » ont tendance à être mangés par des prédateurs qui se nourrissent en cherchant leur nourriture, générant des

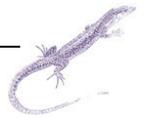


"crossovers" dans la recherche de nourriture entre les niveaux trophiques. (Huey et Pianka 1981).

Pour que la tactique « sit-and-wait » soit rentable pour les lézards, les proies devraient être relativement mobiles. Le succès de la tactique "widely-foraging" est influencé par la densité des proies ainsi que par les besoins énergétiques du lézard (qui devraient normalement être plus élevés que ceux des « sit-and-wait ») (Schoener, 1971).

Certaines différences alimentaires sont associées à cette dichotomie apparente dans les tactiques de recherche de nourriture. Les prédateurs « Sit-and-wait » comptent en grande partie sur le déplacement des proies alors que les prédateurs « widely-foraging » recherchent et consomment fréquemment des proies moins actives, ce qui suppose que les lézards les plus rapides dans les déplacements adoptent facilement le «widely-foraging»; et c'est ce qu'on a souvent remarqué chez *A. erythrurus* qui se déplace très rapidement sur le sable. La structure anatomique de ces pattes avec des doigts plus longs lui permettent de courir rapidement dans les milieux sableux. D'après Bauwens et *al.* (1995), cette espèce est la plus rapide des Lacertidés méditerranéens. *Psammodromus algirus*, par contre et ceci toujours selon nos observations sur le terrain, préfère rester en embuscade près des touffes de *Quercus coccifera*, où il fuit rapidement à l'intérieur de la végétation au moindre dérangement. Nous pouvons avancer donc que cette dernière adopte la stratégie « Sit-and-wait » pour accéder à ces ressources alimentaires. Nous verrons par la suite que les besoins thermiques des deux espèces ainsi que les différences dans les régimes alimentaires des deux espèces confortent aussi nos observations.

Nous avons vu d'après l'étude des rythmes d'activités, que l'Acanthodactyle est le lézard le plus actif des deux espèces lorsque les températures de l'environnement sont optimales. A ce niveau, les capacités physiologiques des lézards peuvent être déterminantes. En effet, le taux de réchauffement relativement faible et le refroidissement rapide aiderait sans doute *A. erythrurus* à contrer les charges thermiques de l'environnement et de ralentir le dépassement de la température optimale de son corps. Ainsi, il peut se déplacer au cours de périodes plus longues sous le soleil à la recherche des proies, ceci correspondant à la stratégie "widely-



foraging" adoptée par cette espèce. Consacrer un temps plus long dans la traque des proies suppose théoriquement la capture d'un grand nombre de celles-ci. L'analyse stomacale des deux espèces confirme nos conclusions. Ainsi, 98 proies ont été récoltées dans l'estomac de 24 *Psammmodromus algirus* et 258 proies ont été récoltées dans celui de 28 *Acanthodactylus erythrurus*, soit plus du double du contenu stomacal du *Psammmodromus*.

Nos résultats appuient celles de Huey et Pianka (1981), dans leurs travaux sur les lézards des régions chaudes : « La tactique "widely-foraging" nécessitent beaucoup d'énergie et, à en juger par le volume relatif de leurs estomacs, les espèces qui se livrent à ce mode de collecte de nourriture semblent capturer plus de proies par unité de temps que ne le font ceux du « sit-and-wait ». Leurs bilans énergétiques globaux sont presque deux fois plus grands que ceux du « sit-and-wait » (Huey et Pianka, 1981).

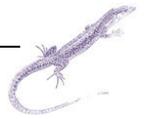
D'après Pianka (1986), les espèces qui chassent à l'affut ont tendance à rencontrer et manger des proies mobiles tandis que les espèces "widely-foraging" consomment des proies sédentaires moins actives et groupées telle que les termites et les fourmis.

Les observations, à la fois sur le terrain et en captivité, ainsi que les données alimentaires suggèrent que *A. erythrurus* se nourrit principalement de fourmis (probablement un type de proie répandue dans leurs habitats) et de proies en mouvement rapide qu'il capture après de brèves et rapides attaques, lancées à partir de sites d'embuscades (Pérez-Mellado, 1992).

Les régimes alimentaires de *P. algirus* et *A. erythrurus* contiennent des proies plus au moins mobiles ; Les fourmis font partie des spectres mais avec des valeurs très distinctes. Ainsi, les fourmis constituent 25,97 % des proies capturés par *A. erythrurus* contre 11,22 % chez *P. algirus*.

La consommation de fourmis par des lézards peut dépendre de plusieurs raisons concomitantes :

- (i) La haute disponibilité de ces insectes dans les milieux dunaires,



- (ii) Leurs habitudes grégaires permettant une stratégie plus facile de chasse (compromis énergétique) pour les lézards dans les habitats thermiquement stressants,
- (iii) Les fourmis sont relativement petites et fortement blindé avec la chitine indigeste. Alors, les lézards doivent consommer de grandes quantités de ce type de proie pour répondre à leurs besoins énergétiques. Le même constat a été fait par (Pianka et *al.*, 1979) chez le lézard du Texas *Phrynosoma cornutum*.

Une autre retombée importante du mode de recherche de nourriture implique la tactique de reproduction. Les couvées des espèces «widely-foraging» sont plus petites que celles des espèces «sit-and-wait» sans doute parce que les premiers ne peuvent tout simplement pas se permettre une importante grandeur de ponte que les derniers. (Vitt et Congdon, 1978). Ainsi, la tactique de recherche de la nourriture contraint les perspectives de reproduction et vice-versa. Plusieurs travaux sur la reproduction de *P. algirus* et *A. erythrurus*, démontrent clairement qu'il y'a une différence de taille de ponte entre ces deux espèces en faveur du *Psammodrome*.

Pérez-Quintero (1996) dans une étude sur la reproduction des deux espèces au Parc National de Doñana en Espagne, mentionne des tailles de ponte moyenne de 4,8 œufs (min=2 œufs et max=10 œufs) pour le *Psammodrome* et des tailles de ponte moyenne de 4,4 œufs (min=3 œufs et max=6 œufs), la taille de ponte augmentant avec la taille des femelles. Bien-sûr, cette variation dépend aussi d'autres facteurs, notamment la latitude, le climat et les disponibilités trophiques. Ainsi, pour d'autres régions la taille de ponte de *P. algirus* peut atteindre $8,2 \pm 1,6$ œufs (Diaz et *al.*, 2012) .

Dans la Figure 52 nous avons reconstitué de manière simplifiée les différences qui séparent les deux espèces selon des modes d'activités temporelles, d'occupation de l'espace et de stratégies alimentaires.

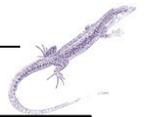
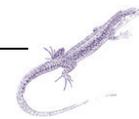


Figure 52. Différences écologiques entre *A. erythrurus* et *P. algerus*

1.5. Rythme d'activité

Les taux de réchauffement et de refroidissement du corps se montrent différents chez les deux espèces. *Acanthodactylus erythrurus* se réchauffe lentement et refroidit plus rapidement que *P. algerus*. La cause immédiate pourrait être sa plus forte réflectance, due à une coloration plus pâle (Porter 1967, Pearson, 1977). La sélection des sites d'exposition moyennement chauds et les taux de chauffage relativement faibles aideraient *A. erythrurus* à contrer les charges thermiques de l'environnement et à ralentir le dépassement de la température optimale de son corps.

La coloration plus foncée de *P. algerus* qui vit dans les micro-habitats touffus, à l'inverse, pourrait favoriser une absorption plus rapide du rayonnement solaire et faciliter une élévation rapide de la température. Ces caractéristiques morphologiques ainsi que ceux de la structure de l'habitat conditionnent, en combinaison avec les besoins alimentaires, l'activité des lézards qui est la résultante d'un compromis entre ces différents facteurs.



Au printemps le *P. algirus* est actif dès 8 h, sa coloration foncée lui permet de se réchauffer plus rapidement que l'*Acanthodactyle* qui n'est actif qu'à partir de 9 h mais avec une fréquence moins importante que celle de *P. algirus*.

En milieu de journée, *A. erythrurus* est plus actif entre 11 h et 13 h. En effet, la température élevée de cette tranche de la journée permet à ce dernier, qui se réchauffe lentement, d'être plus actif que *P. algirus*. Celui-ci, ayant emmagasiné une quantité de chaleur suffisante au cours de la matinée va avoir tendance à diminuer son activité en milieu de journée pour ne pas dépasser sa température corporelle optimale.

Au début de l'après-midi, entre 13 h et 15 h, *P. algirus* est plus actif qu'*A. erythrurus*, mais il perd de son activité vers la fin de la journée. Ceci s'expliquerait par la structure de la végétation, très ouverte pour l'*Acanthodactyle*, ce qui lui permet de profiter encore de l'ensoleillement de fin de journée tandis que le *Psammodrome*, confiné dans des habitats plus touffus, n'accède plus suffisamment à cette lumière (Fig. 53).

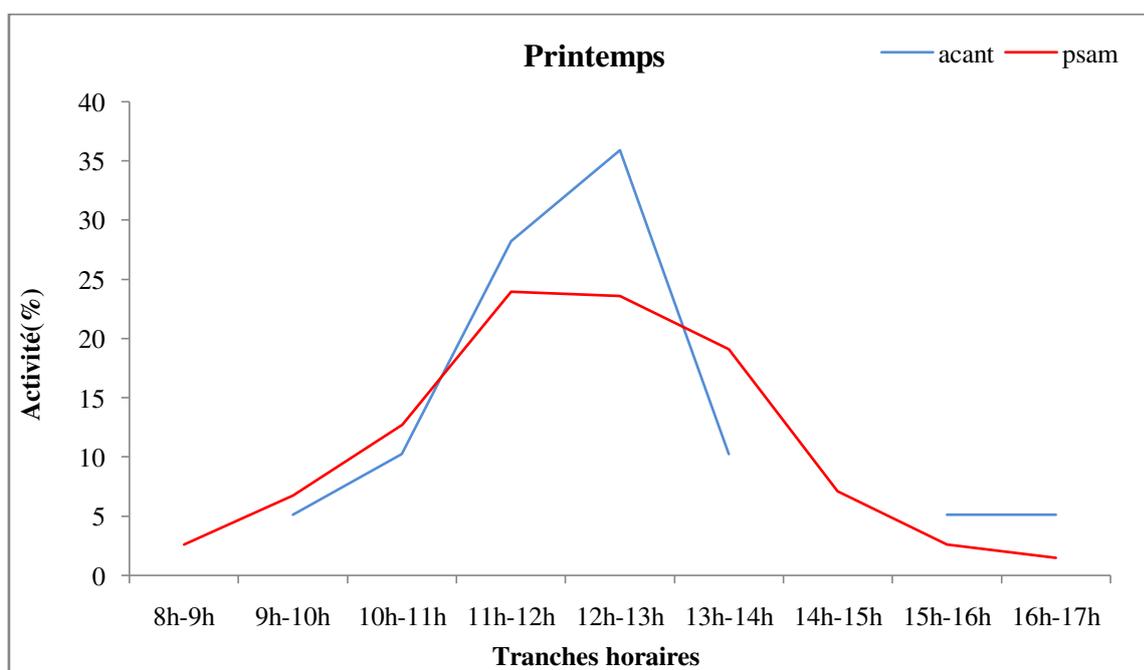
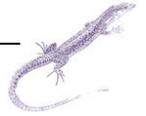


Figure 53. Variation du rythme d'activité journalier des deux lézards au printemps



Durant l'été, pour les deux espèces, l'activité commence dès 8 h mais elle reste plus prononcée chez *P. algirus* jusqu'à la tranche 10-12 h. c'est à cette période de la journée où on constate une activité maximale chez *A. erythrurus*. Ce dernier, qui se réchauffe lentement, peut profiter de cette tranche horaire. Entre 12 h et 15 h, l'activité des deux espèces diminue considérablement à cause des fortes chaleurs qui dépassent les 40 degrés dans ces milieux dunaires. *P. algirus* peut à nouveau être actif en fin de journée, essentiellement à cause de sa capacité à se réchauffer rapidement en grimant sur les branches du chêne kermès (*Quercus coccifera*) pour s'exposer au rayonnement solaire (Carrascal et Diaz, 1989 ; Diaz, 1991 ; Diaz, 1992 ; Rouag, 2006). Ce trait de comportement que présente uniquement le Psammodrome lui permet de continuer à être actif au-delà de 17 h. Les Reptiles s'engagent donc dans la thermorégulation comportementale pour atteindre la plage de température corporelle optimale pour leur activité physiologique (Cowles et Bogert 1944, Huey, 1982).

Toutefois, les efforts de thermorégulation varient dans le temps et entre les espèces. Le modèle coût-bénéfice de la thermorégulation de Huey et Slatkin (1976) est le seul cadre conceptuel qui tente d'expliquer la variation observée. Le modèle suggère que les reptiles devraient s'engager dans la thermorégulation lorsque les frais engagés ne l'emportent pas sur les avantages (Blouin-Demers et Nadeau, 2005). Dans notre cas, on estime que les coûts dus à l'escalade des branches sont largement compensés par la période d'activité plus longue (Fig. 54).

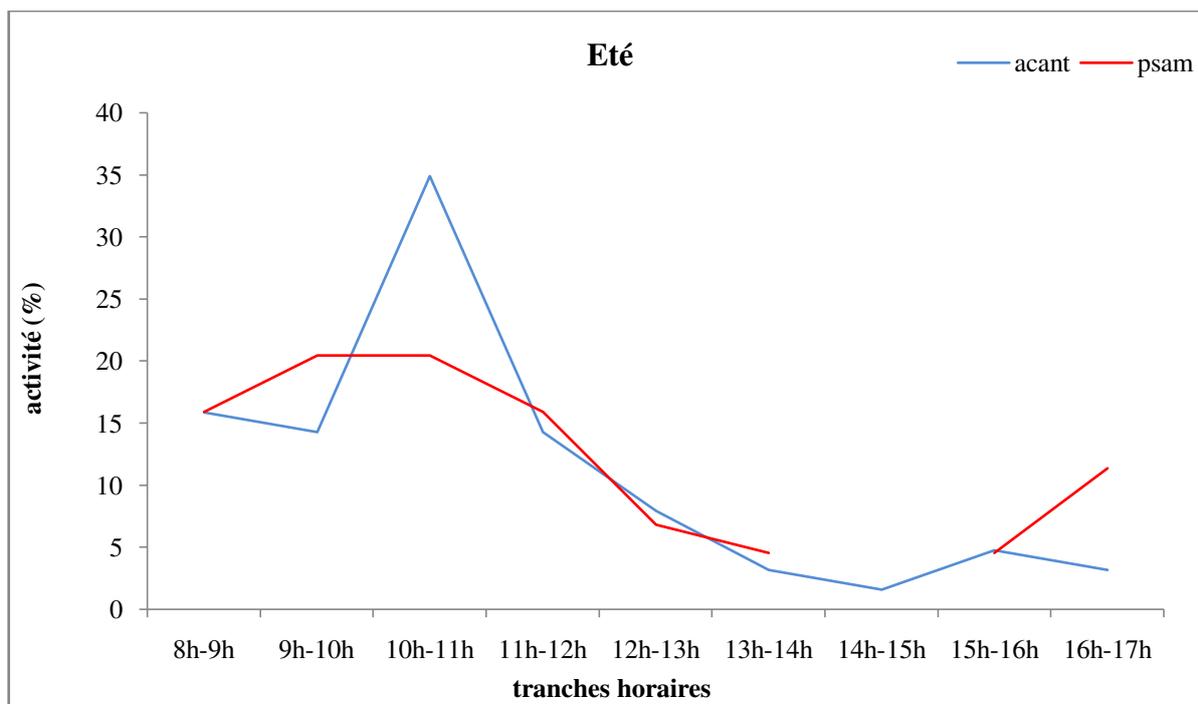
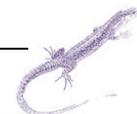
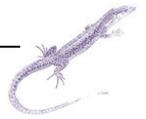


Figure 54. Variation du rythme d'activité journalier des deux lézards en été

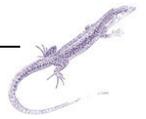
Donc à chaque période de la journée, on constate un léger décalage dans les rythmes des deux espèces, qui s'avère très important pour leur cohabitation. Ces rythmes restent très compliqués à modéliser, car ils dépendent de la variation d'autres facteurs intrinsèques et extrinsèques.

Nos résultats montrent que les deux lézards partagent la niche temporelle afin de faciliter leur coexistence. En effet, notre étude confirme la des différences remarquables dans leurs rythmes d'activité journaliers au printemps ($U = 57,6, p < 0,0001$) ou bien durant l'été ($U = 53,2, p < 0,0001$) ; et qui sont par ailleurs fortement variables en fonction des oscillations de la température de l'air (Huey et al., 1977 ; Belliure et al, 1996;. Diaz, 1997). La principale différence interspécifique a été probablement la bimodalité de *P. algirus* par rapport à l'unimodalité d'*A. erythrurus* dans leurs rythmes d'activités pendant l'été. Le passage d'un modèle d'activité quotidienne unimodale au printemps à un rythme bimodal durant l'été a également été déjà observé chez *P. algirus* en Espagne (Polio et Perez Mellado, 1989). Dans notre étude, il est possible qu'en étant actif à différentes périodes de la journée (en particulier



entre 15-18 h pendant l'été) les deux espèces de lézards peuvent être en mesure de chasser différentes espèces d'arthropodes, même s'ils s'attaquent sur les mêmes ordres de proies. Par exemple, ils peuvent être en mesure de manger différentes espèces de coléoptères, diptères, etc. Ceci est plutôt habituel chez les lézards, qui exploitent la même niche spatiale (Toft, 1985 ; Pianka, 1986 ; Arnold, 1987)

De toute évidence, il n'est pas démontré que les différences propres à chaque espèce dans les rythmes d'activités quotidiens dépendent de la concurrence, car il nous aurait fallu des données complexes telles que des manipulations expérimentales de densité pour le montrer. Il est possible que les tendances observées soient simplement le résultat de différents besoins éco-physiologiques, c'est à dire des contraintes découlant à la fois de l'environnement (= contraintes extrinsèques) et de la structure et la fonction de l'organisme (= contraintes intrinsèques) (Barbault et Stearns, 1991). À cet égard il convient de noter qu'il a été démontré que pour *P. algirus* les variations thermiques saisonnières n'affectent pas le choix du micro-habitat, et que les préférences du micro-habitat sont davantage liés à d'autres aspects de l'écologie (par exemple, le comportement anti-prédateur) qu'aux exigences thermiques (Diaz et al., 2005).



IV.2. ETUDE DE LA TORTUE MAURESQUE

IV.2. 1. Paramètres démographiques

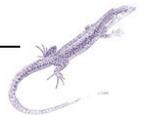
IV.2. 1. 1. Densité

La densité des tortues dans la zone étudiée est de l'ordre de 3.73 ind/ha (373 ind/km²). Cette valeur est hautement supérieure à celles estimées par Lambert (1980) pour cette même espèce au Maroc (30 ind/ km²). Une faible densité (2 ind/ha) est également notée au Parc National de Doñana; sud-ouest de l'Espagne (Braza *et al.*, 1981).

Pour *T. hermanni* en Europe, Cheylan (2000) reporte des densités situées entre 3 à 45 ind/ ha, avec des valeurs moyennes généralement inférieures à 10 ind/ha. Ce même auteur note aussi que les valeurs les plus élevées sont enregistrées pour les populations des Balkans (44,5 ind/ha en Roumanie ; 40,4 ind/ha en Grèce ; et même 80,9 ind/ha en Croatie) et résultent de concentrations exceptionnelles des populations liées à des conditions particulières du milieu. La densité varie donc selon l'espèce et dépend de l'habitat et de l'activité saisonnière (Swingland *et al.*, 1985 ; Cheylan, 2000 ; Lambert, 1981).

IV.2. 1. 2. Détermination de l'âge

Castanet et Cheylan (1979), en travaillant sur un échantillon de *T. graeca* en provenance de l'Afrique du Nord, ont constaté une étroite corrélation entre le nombre d'anneaux de croissance des écailles cornées et celui des marques osseuses dont la croissance présente aussi un rythme annuel. Par le dénombrement des AC, ces auteurs estiment que la longévité de ce chélonien est d'environ 17 ou 18 ans. Par contre, par le comptage des marques de croissance osseuses, cette longévité est de l'ordre de 20 ans. Un tel résultat a été obtenu par marquage-recapture, aussi bien chez les mâles que chez les femelles, dans la population du sud-ouest de l'Espagne (Braza *et al.*, 1981). Bailey et Highfield (1996), en se basant sur des individus d'âge connus estiment que ces animaux peuvent vivre jusqu'à 40 ans. Quant à Lambert (1982), il reporte que les populations naturelles de *T. g. graeca* au Maroc peuvent atteindre plus de 50 ans. Pour notre population, l'âge maximum observé est de l'ordre de 20 ans chez les mâles et 23 ans chez les femelles. Cet âge reste sous-estimé surtout chez les adultes. Cette



sous-estimation est en étroite relation avec le phénomène d'usure des écailles fréquemment observé chez les chéloniens.

IV.2. 1. 3. Structure de la population

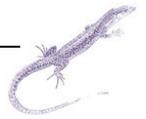
Le sex-ratio (1,06) n'est pas significativement différent de (1:1). Un sex-ratio équilibré a été noté pour la population du Doñana au sud-ouest de l'Espagne (Braza *et al.*, 1981). Alors qu'une légère dominance des femelles a été enregistrée pour des populations de *T. hermanni* dans le massif des Maures en France (Swingland *et al.*, 1985) et en Roumanie (Cruce, 1978 in Cheylan, 2000). Cheylan (2000) a constaté que les populations de *T. hermanni* en Europe de l'Ouest livrent des proportions mâle-femelle généralement équilibrées ou relativement à l'avantage des femelles. Tandis que dans la plupart des populations des Balkans, les mâles prédominent. Le rôle du climat est aussi fondamental, surtout que le déterminisme du sexe est lié à la température d'incubation des œufs (Pieau, 1971).

La différence de sexe peut être en étroite relation avec la taille de l'échantillon étudié et la méthode d'évaluation. La méthode de marquage individuelle reste la meilleure pour l'estimation du sex-ratio. Quant à la méthode de comptage par observation, elle dépend largement de l'activité de l'animal en relation avec le climat (Lambert, 1982).

IV.2. 1. 4. Croissance

Le taux de croissance de notre population est important, il est de l'ordre de 12.59 % (8.19% pour les mâles et 17% pour les femelles). Cette valeur est très forte lorsqu'on sait qu'au Maroc elle est comprise entre (1,1 et 6,1%) (El Moueden *et al.*, 2001). Les populations de *T. hermanni* en France présentent un taux de croissance de 6,2% à 7,8%, (Stubbs et Swingland, 1984). Le mode de croissance staturale de *T. g. graeca* est caractérisé, comme chez d'autres espèces, par un accroissement rapide au stade jeune et un ralentissement à partir de l'âge de la maturité sexuelle.

La croissance est donc fonction de l'espèce et elle est fortement influencée par le climat, en particulier la température et les précipitations qui ont un effet direct sur la disponibilité trophique pour ces tortues spécialement herbivores. A cet égard, Stubbs & Swingland (1984)



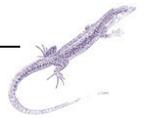
ont trouvé une corrélation positive entre les largeurs d'anneaux de croissance de *T. hermanni* et les données climatiques correspondantes à leur formation. La croissance est importante au printemps et est liée à l'abondance de la végétation. En été, cette croissance se ralentit suite au dessèchement de la strate herbacée.

IV.2. 1. 5. Maturité sexuelle

Chez la population de *T. g. graeca* étudiée, la maturité sexuelle (7 à 8 ans chez les mâles et à 9 à 11 ans chez les femelles) est atteinte à des âges comparables à celle de la population marocaine du Jbilets centrale sexuelle (6 à 9 ans chez les mâles et à 8 à 11 ans chez les femelles) (Ben kaddour et al., 2005). Cette maturité sexuelle est estimée à partir du comportement reproductif des individus (Braza et al., 1981). Par contre, Castanet et Cheylan (1979) en se basant sur l'analyse des écailles épidermiques et des os ont estimé une maturité sexuelle à des âges un peu plus reculés (12 et 13 ans) pour des individus incluant des spécimens de *T. g. graeca* en provenance d'Afrique du Nord.

IV.2. 1. 6. Dimorphisme sexuel

Comme chez la plupart des espèces de son genre (Cheylan, 2000), les femelles de *T. g. graeca* sont plus grandes que les mâles. Cette différence se manifeste au niveau de plusieurs caractères morphométriques de la carapace et de certains caractères sexuels secondaires, essentiellement une dépression accusée du plastron et une supracaudale fortement incurvée chez les mâles. Plusieurs interprétations du dimorphisme sexuel de taille ont été proposées. Certains auteurs considèrent le dimorphisme sexuel comme le résultat de forces écologiques ou de sélection naturelle due aux interactions différentielles de chaque sexe avec son environnement (Gibbons et al., 1990). La cause écologique la plus fréquemment évoquée, reste la compétition trophique. Ainsi, le sexe qui a plus d'accès aux ressources alimentaires acquiert une taille corporelle plus grande en rapport avec une consommation importante de nourriture. La taille importante peut permettre aux tortues d'éviter certaines pressions du milieu (prédation, etc.). L'acquisition précoce de la maturité permettra aux mâles de fortes probabilités de succès d'accouplement (Gibbons et al., 1981 ; Mushinsky et al., 1994). Toutefois, la petite taille de l'animal ne lui permettra pas d'être compétitive dans la



population reproductive. Il sera moins capable d'éviter les attaques des prédateurs ou d'autres contraintes de l'environnement (Gibbons et Lovitch, 1990). Un autre inconvénient de la maturité précoce est la diminution du taux de croissance et la réduction de la taille maximale des individus de la population.

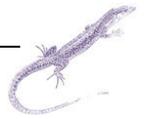
IV.2.2. Habitat

L'analyse du domaine vital basée sur le suivi de sept tortues (05 mâles et 02 femelles) fait ressortir 3 principaux types d'habitats exploités régulièrement durant la saison d'activité. Ces milieux sont représentés par des formations types aulnaie, des groupements à *Chamaerops humilis* et les prairies. Les trois formations jouent un rôle complémentaire dans les modes d'activités du chélonien. En effet, le palmier nain (*C. humilis*) est l'habitat principal de la tortue, il constitue le refuge idéal dans la mesure où il participe à la thermorégulation du Reptile surtout durant les heures les plus chaudes de la journée. La tortue s'enfuit dans le sable entre les feuilles du palmier nain. Ce dernier constitue aussi un excellent abri contre les prédateurs surtout pour les juvéniles. 65% du domaine vital est constitué de prairie herbeuse, principale source d'alimentation pour les tortues ; aussi, sa structure ouverte facilite la thermorégulation de ces animaux ectothermes. L'Aulnaie peut être aussi utilisée par les tortues, essentiellement durant la période estivale, lorsque les températures sont très élevées pendant la journée. Certains individus fuient la chaleur en se réfugiant dans cette formation qui leurs offrent une certaine fraîcheur.

IV.2.3. Domaine vital

La compréhension de l'utilisation de l'espace et des modèles de déplacement d'une espèce dans son domaine vital, a fait l'objet de nombreuses études au cours des dernières décennies. L'utilisation de l'espace d'une espèce ou d'un groupe est d'une grande importance pour les biologistes, car il fournit un aperçu précieux sur les besoins spécifiques d'un organisme (Kernohan et al. 2001).

Le domaine vital est liée à la reproduction et à la recherche d'un partenaire, en particulier chez les tortues mâles, ou la sélection du site de nidification chez la tortue femelle (McRae et al., 1981; Eubanks Ott et al., 2003; Eubanks et al., 2003).



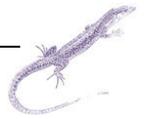
Cependant, l'efficacité des efforts de conservation sur la base de ces informations est susceptible d'être entravée par la diversité des méthodes et des interprétations de la meilleure façon de mesurer et d'identifier l'utilisation de l'espace par les animaux. L'estimation des domaines vitaux peut varier selon un certain nombre de facteurs, y compris la méthode de l'estimation, le nombre d'emplacements, la fréquence d'échantillonnage, la durée de l'étude, la répartition des points d'observation, des logiciels... (Mitchell, B.R. 2006).

IV.2. 4. Régime alimentaire

Les tortues sont des reptiles essentiellement phytophages. Ils consomment parfois des éléments animaux (invertébrés). Elles sélectionnent leur nourriture végétale parmi la grande diversité des plantes du milieu (El Mouden et *al.*, 2006).

La richesse en catégories taxonomiques, au total 16 espèces végétales, est nettement plus faible que celle observée chez une population de *T. graeca* en Espagne, où Andrew (1987) a enregistré 88 espèces végétales consommées. De même, L'étude sur la population de *T. graeca* de Jbilet centrale au Maroc (El Mouden et *al.*, 2006), a enregistrée une richesse de 34 espèces végétales consommées. Nos tortues consomment 40% des espèces végétales disponibles, de sorte qu'elles apparaissent relativement généralistes dans leurs choix alimentaires. Il est probable que ce pourcentage soit plus élevé si notre étude avait été prolongée sur une période plus longue. Le généralisme alimentaire a également été confirmé par la relation positive entre les espèces végétales disponibles et consommés par les tortues à la zone d'étude.

Il est important de préciser que le régime alimentaire de la tortue grecque est peu diversifié pour un reptile vivant dans un milieu végétal riche. En effet, 16 types de plantes semblent être seulement consommés, sélectionnés parmi les 44 espèces de Dicotylédones et de Monocotylédones répertoriés sur le terrain. Ces espèces permettent probablement d'accumuler, pendant un temps déterminé, les réserves nécessaires à la survie de cet hibernant. L'analyse du régime alimentaire de la tortue s'est effectuée durant une période bien déterminé, là où certaines espèces végétales étaient présentes sur le site. Une caractérisation beaucoup plus précise du régime alimentaire nécessite un suivi de la variation du couvert

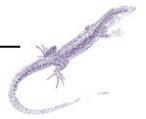


végétal sur le site ainsi qu'une analyse périodique de la variation du régime alimentaire durant toute la saison d'activité de la tortue. Un tel travail nécessite beaucoup plus de temps car la technique microhistologique est lourde et demande énormément de temps et d'effort pour la préparation des catalogues de références ainsi que pour l'analyse du régime alimentaire.

La sélection des items peut se faire suivant plusieurs critères : la phénologie des végétaux, leur qualité nutritionnelle, la présence de composés toxiques et non digestibles dans les plantes, les besoins énergétiques des animaux (Massemin, 1992 ; Lagarde et al., 2003). Selon Frase et Armitage (1989), l'animal sélectionne les parties de la plante à forte valeur nutritive. Au Maroc, les premières données quantitatives sur l'écologie d'alimentation de *T.g. graeca* obtenue par analyse fécale font ressortir cinq espèces principales (*Leontodon saxatilis* (Asteraceae), *Malva parviflora* (Malvaceae), *Astragalus cruciatus*, *Medicago hispida* et *Lotus arenarius* (Fabaceae). Ces espèces représentent 70% du matériel identifié et sont fortement préférées tandis que plusieurs autres espèces communes dans le site (*Eryngium ilicifolium* (Ombellifereae), *Emex spinosus* (Polygonaceae), *Spergula flaccida* (Caryophyllaceae) sont évitées. Les Fabacées, qui représentent 27% du régime est la catégorie alimentaire la plus consommée et ceci est dû à leur valeur nutritive élevée (El Mouden et al., 2006).

Dans notre région d'étude, La sélectivité de la tortue grecque semble s'opérer principalement sur les parties végétatives (feuille, tige) des plantes. La consommation de feuilles est similaire aux résultats obtenus pour d'autres études et qui ont montré une nette préférence pour les parties végétatives des plantes par les tortues du genre *Testudo*, particulièrement pendant les mois de printemps (Del Vecchio et al., 2011).

Les Dicotylédones telles que les Fabacées, les Composées, les Primulacées et les Caryophyllacées sont les plantes les plus consommées. Elles représentent 70% du matériel identifié.



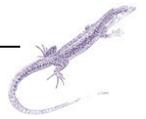
Selon Carey (1985) Les Dicotylédones sont plus riches en nutriments (particulièrement en phosphore, sodium et calcium) que les Monocotylédones. Les Fabacées sont plus riches en azote et possèdent un fort taux minéral par rapport aux Poacées.

Garner et Landers (1981) avancent que la sélection de l'alimentation chez *Gopher plyphemus* (Etat unis d'Amérique) est liée à la qualité nutritionnelle qu'apportent les Fabacées. Selon Jening (1993), les Fabacées sont les Dicotylédones préférées et les plus consommées chez *Gopherus agassizzi* (tortue du désert) grâce à leur valeur nutritive. Nos résultats confirment cette préférence pour les Fabacées, le *Trifolium sp* est le plus consommé (16%) par cette espèce.

Des études entreprises par Hasley (1998) et Forshaw (2000) ont démontré que *T. g. graeca* consomment peu *Anagallis arvensis*, *M. parviflora* et *Solanum nigrum* à cause de la présence de composés toxiques non digestibles dans ces plantes. Nos résultats ont démontré qu'*Anagallis arvensis* (Dicotylédone) est consommée par *T. g. graeca*, son abondance relative est inférieur à 6%. Cette plante est une espèce toxique qui est évitée par des mammifères herbivores (El Mouden et al., 2006). *Anagallis Arvensis* est aussi consommée par les populations marocaines de *Testudo graeca*, et sa consommation peut être due à ses propriétés anti-helminthiques (El Mouden et al., 2006). D'autres espèces de tortues consomment aussi des plantes toxiques pour les mammifères herbivores (Milton, 1992 ; Meek, 1985 ; Kabigumila, 2001 ; Henen et al., 2005, Del Vecchio et al., 2011).

Les Monocotylédones représentées par les Poacées (graminées) sont consommées à hauteur de 30% par ces tortues. Elles sont représentées en majeure partie par les deux graminées *Cynodon dactyllon* (14,41% chez les mâles) et *Hordeum murinum* (12,6% chez les femelles).

Bien que les parties végétatives des plantes constituent la principale composante alimentaire de *T. graeca*, celle-ci consomme aussi des graines, des fleurs et des invertébrés ; mais leur abondance relative est toutefois peu élevée (<10%). La consommation de graines pour les femelles ainsi que pour les juvéniles par rapport aux mâles peut être attribuée à leur richesse en protéines (Mattson, 1980 in Frase et Armitage, 1989) et représente une source concentrée

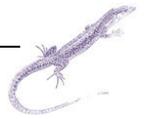


d'énergie (Broun et *al.* in Frase et Armitage, 1989). Les besoins énergétiques des animaux peuvent varier suivant les individus : Les jeunes pour satisfaire leur croissance et les femelles pour la reproduction (Carey, 1985).

Les juvéniles se nourrissent d'invertébrés probablement pour leur haute teneur en protéines, ce qui peut contribuer à leur croissance. La présence des invertébrés dans le régime alimentaire des tortues herbivores est un phénomène connu (Cloudsley-Thompson, 1970 ; Mason et *al.*, 1999), et qui peut aider à fournir des nutriments pour les tortues terrestres (Bjorndal, 1991). En Afrique tropicale, les tortues terrestres (genre *Kinixys*) ont un régime principalement carnivore (Hailey et *al.*, 2001; Luiselli 2003). En accord avec la présente étude, les juvéniles d'autres chéloniens terrestres et d'eau douce sont plus carnivores que leurs adultes (Ernst et Barbour, 1989).

La comparaison du spectre alimentaire des juvéniles et des adultes ainsi que celui des mâles et des femelles, montre qu'il n'y pas de différences au niveau de l'abondance relative des items alimentaires consommées. La répartition des espèces végétales dans les crottes de *T. g. graeca* ne dépend pas entièrement du sexe ou de l'âge des individus. Les adultes et les juvéniles, les mâles et femelles, consomment les même catégories alimentaires. Nous avons constaté également au cours de notre étude que les individus des deux sexes s'intéressent non seulement aux mêmes espèces végétales mais également aux mêmes organes végétaux (partie végétative et florale). Alors que la consommation des graines et de la fraction animale (invertébrés) apparaît dépendante du sexe ainsi que de l'âge des individus. Elles augmentent chez les femelles et les juvéniles.

Dans l'ensemble, la tortue mauresque est généraliste et opportuniste parce qu'elle se nourrit des espèces végétales les plus disponibles (*Trifolium sp.*, *Cynodon dactylon*, et *Hordeum murinum*) et rarement sur les moins disponibles (*Anagalis arvensis*, *Coronilla scorpioides*, *Tuberaria guttata*, et *Carex remota*). Cependant, certains végétaux sont clairement évitées malgré leur abondance (*Evax pygmaea* et *Rumex bucephalophorus*).



VI.2.5. Rythme d'activité annuelle

Les périodes d'activité ne sont pas totalement synchrones chez les deux sexes. Les mâles commencent habituellement leurs activités dès la sortie de l'hibernation avant les femelles, pendant les jours qui sont encore relativement frais. Cette période est consacrée essentiellement à l'alimentation afin de récupérer les réserves consommées durant la période d'hibernation. A partir du mois de juin et principalement en juillet beaucoup de mâles sont inactifs. Ils creusent plus au moins profondément, à l'intérieur des touffes denses et épineuses de *Chamaerops humilis* et s'y enterrent complètement ou partiellement. Ce comportement leur permet d'éviter les fortes chaleurs en s'enfonçant dans un substrat relativement frais (Lambert, 1981). Quand aux femelles, elles restent toujours en activité. Cette activité correspond à la recherche des sites de ponte. Ces observations sont par ailleurs analogues à celles effectuées par Díaz-Paniagua et *al.* (1995, 1996) chez les populations de *Testudo graeca* au Parc National de Donana.

CONCLUSION



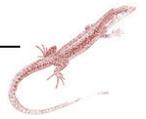
CONCLUSION

L'homme modifie les écosystèmes de multiples façons ; et ces modifications coïncident souvent avec les changements observés dans la distribution et l'abondance des espèces. En effet, les variations des habitats contribuent énormément à la structuration des communautés herpétologiques. Ainsi, étudier les animaux et mettre en évidence leur interaction avec leurs milieux naturels facilite la compréhension du fonctionnement de ces systèmes. Ceci peut augmenter la probabilité que les techniques de conservation ou de gestion des espèces et des habitats seront couronnées de succès. Inversement, ne pas chercher à comprendre le mode d'organisation de ces communautés peut conduire au déclin de ces espèces.

La structure de la végétation est un élément important dans de nombreux écosystèmes, car elle influence les microhabitats en contrôlant la pénétration de la lumière du soleil, ce qui influe sur le microclimat au niveau du sol (Chen et *al.*, 1999, Hunter 1999). Les habitats ouverts avec peu de couvert végétal fournissent des micro-écosystèmes relativement chauds au niveau du sol mais ces sites sont souvent inégaux et rare dans les milieux forestiers. Ainsi, tout changement dans la disponibilité des habitats ouverts pourrait influencer directement la composition faunistiques. Par exemple, l'augmentation de la couverture forestière a été liée à diminution de l'abondance des spécialistes des habitats ouverts (Ballinger et Watts 1995).

Les habitats ouverts sont importantes pour les ectothermes parce qu'ils donnent accès aux patches d'ensoleillement et de température utilisés pour la thermorégulation (Vitt et *al.* 1996, Greenberg 2001). Ces micro-habitats permettent d'accéder aux températures les plus élevées possible (Webb et *al.*, 1998), mais ils sont limités par le degré d'ouverture de la végétation (Pringle et *al.*, 2003).

Ainsi, le choix d'étudier des espèces de Reptiles dans un maquis dunaire du Parc National d'El Kala caractérisé par des formations à des degrés variables d'ouverture est la résultante

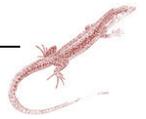


d'une réflexion sur la compréhension des modes d'organisation de ces communautés ainsi qu'à l'influence exercée par les différents facteurs qui règnent dans ces habitats.

Cependant, la répartition de la couverture végétale est influencée par une multitude de facteurs naturels et anthropiques. Ainsi, une ouverture des habitats que se soit suite aux incendie, à un défrichage ou n'importe que autre facteur de dégradation peut s'avérer néfaste pour un bon nombre d'espèces de Reptiles. Idem pour une fermeture des milieux que se soit de façon naturelle ou suite aux opérations de reboisement. Ceci réduit considérablement les espaces de thermorégulations indispensables à la survie des Reptiles et par conséquent réduit leurs diversités.

Nous avons choisi de travailler sur deux espèces de Lacertidés sympatriques à savoir le Psammodrome algire (*Psammodromus algirus*) et l'Acanthodactyle vulgaire (*Acanthodactylus erythrurus*) ainsi que sur la seule tortue terrestre d'Algérie, la tortue grecque *Testudo graeca graeca*. Pour comprendre comment les deux espèces de lézards s'organisent pour exister dans les mêmes milieux, on a analysé les trois dimensions de leur niche écologique (trophique, spatiale et temporelles) afin de mettre en évidence un partage éventuel de la niche écologique.

L'évaluation de la qualité de l'habitat est un élément central dans les études écologiques contemporaines (Huey, 1991). L'espace peut être un élément clé dans la ségrégation entre les niches écologiques des lézards sympatriques (Gonzalez-Romero et al., 1989 ; Perez-Mellado, 1992). La température aussi est un paramètre physique de l'environnement qui peut être considéré comme une ressource (Magnuson et al., 1979). Bien sûr, la température en soi n'est pas limitante pour les ectothermes. Cependant, l'accès aux températures préférées pour chaque individu peut être limité dans l'espace et dans le temps par la présence de compétiteurs, par exemple pour accéder aux placettes d'insolation chez des espèces territoriales. Ainsi, des études ont montré que la qualité de la thermorégulation pouvait être liée à la présence de compétiteurs au niveau intraspécifique (Beitinger & Magnuson, 1975 ; Medvick et al., 1981) et interspécifique (Melville, 2002 ; Downes et Bauwens, 2002).

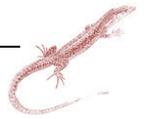


Pour nos deux espèces aucune différence n'a été détectée dans l'utilisation des habitats. Néanmoins, une différence significative apparaît dans les micro-habitats où la hauteur et le recouvrement de la végétation buissonnante s'avèrent un facteur de séparation. Cette différence se manifeste surtout au niveau des premières et dernières classes de recouvrement de la végétation. Ainsi, *Acanthodactylus erythrurus* fréquente beaucoup plus les endroits dégagés. La rareté de la couverture végétale dans des milieux xériques, essentielle dans la protection des lézards et le risque élevé de prédation dans ces structures, favoriseraient la présence de cette espèce. Quant à *Psammodromus algirus*, sa capacité à grimper lui permis de pénétrer dans des habitats plus fermés avec une structure de la végétation plus au moins dense.

De telles différences dans l'exploitation des micro-habitats diminuent la concurrence entre les deux espèces. Ainsi, tous les effets potentiels de la concurrence interspécifique tendraient à être atténués. En effet, l'action d'éviter la concurrence est peut-être la base la plus plausible pour l'entretien, et ainsi l'existence de telles niches. Beaucoup de travaux ont mis en évidence cette séparation notamment ceux de Pianka (Pianka, 1981 ; Pianka, 1985, Pianka, 1986 ; Pianka et al., 1979).

Le choix des microhabitats ouverts augmente le degré d'exposition aux prédateurs. *A. erythrurus* qui sélectionne activement ces milieux. A l'inverse, *P. algirus* s'est montré plus généraliste car ses préférences thermiques basses lui permettent d'exploiter tous les microhabitats disponibles selon les fluctuations environnementales. Se qui explique peut être une faible densité liée à une survie inférieure chez *A. erythrurus* en raison d'une prédation plus importante.

Il existe un grand chevauchement dans la niche trophique des deux espèces ($O_{jk} = 0,836$) témoins de la haute similitude de leurs régimes respectifs, qui est sans doute la conséquence des contraintes environnementales. *Acanthodactylus erythrurus*, prédateur actif montre cependant un spectre alimentaire plus large que celui de *Psammodromus algirus*. L'étendue du spectre de proies montre l'opportunisme alimentaire de ce Lacertidae. Cela constitue



vraisemblablement une réponse adaptative au caractère limitant des ressources trophiques offertes par ce type d'écosystème relativement pauvre.

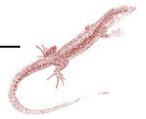
Pour les deux espèces de lézards, le rythme d'activité journalier est unimodal au printemps, bimodal en été. A chaque période de la journée, on constate un léger décalage dans les rythmes des deux espèces qui s'avère très importante pour la cohabitation des deux lézards. Ces analyses révèlent bien une ségrégation temporelle dans les rythmes d'activités journaliers et saisonniers des deux espèces de lézards sympatriques.

Ce travail a permis surtout de mettre en évidence les stratégies adoptées par chaque espèce en analysant le régime alimentaire, l'utilisation de l'espace et aussi la variation des rythmes d'activité. Ainsi *Psammodrmmus algirus* est une espèce qui adopte la stratégie d'embuscade « sit-and-wait » et *Acanthodactylus erythrurus* recherche activement ces proies « widely-foraging ». Les deux espèces de lézards sont différents davantage en termes de rythmes d'activité et de micro-habitats qu'en termes d'habitudes alimentaires. Il ne peut être exclu que les contraintes éco-physiologiques, imposées par les conditions de l'environnement ont façonné l'écologie des lézards. Causant la grande similitude dans les habitudes alimentaires telles que décrites dans le présent travail. Les différences interspécifiques observées dans les rythmes activités journaliers peuvent introduire des possibilités de recherche sur les effets des contraintes écologiques (extrinsèques et/ou intrinsèques) (Barbault et Stearns, 1991) ou sur des raisons synécologiques, ou sur les deux raisons.

Certains points restent à préciser ou, du moins, demandent à être établis sur un plus grand nombre d'années afin d'asseoir véritablement l'interprétation en termes de stratégie adaptative.

Au terme de ce travail quelques points nous apparaissent essentiels à relever pour arriver à une approche plus réaliste de cette étude :

- La disponibilité trophique (peuplement entomologique), n'a pas été évaluée dans ce travail. Nous considérons que ce volet constitue comme une carence dans cette étude



avec l'estimation de la taille des différentes proies qui seraient aussi un élément très important pour expliquer les modalités de leur choix par les deux prédateurs. On peut faire des comparaisons directes surtout que les deux espèces exploitent le même type habitat.

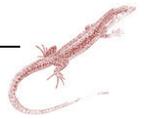
- Mesure de la taille de proies échantillonnées afin de mettre en évidence une éventuelle sélectivité de celles-ci par les lézards.

L'étude des paramètres démographiques d'une population de *Testudo graeca graeca* a révélé une densité comprise entre 3 et 4 individus a par hectare La densité des tortues a été obtenue par la méthode de capture-marquage-recapture sur une parcelle de 30 ha. Le faible effectif des juvéniles semble indiquer une pression de prédation sur cette classe d'âge. Sur un autre plan, on a constaté un net dimorphisme sexuel en faveur des femelles. En effet, les femelles montrent des tailles et des poids plus important que chez les mâles. La maturité sexuelle est plus précoce chez les mâles (7 à 8 ans) que chez les femelles (9 à 11 ans).

L'étude du régime alimentaire de cette population a été réalisée par une analyse coprologique. Les données recueillies peuvent constituer un outil essentiel dans la biologie de la conservation de cette espèce menacée qui subit une diminution drastique de ses effectifs dans son aire de distribution.

Les premières données quantitatives et qualitatives sur l'écologie alimentaire de *Testudo graeca graeca* en Algérie révèlent que ce reptile essentiellement phytophage a un régime peu diversifié (16 espèces de plantes) pour un animal occupant un milieu végétal riche (44 espèces végétales répertoriées sur le terrain)

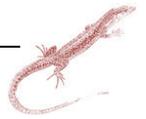
L'examen des fèces a révélé que cette tortue consomme essentiellement les parties végétatives (feuille et tige) des Dicotylédones et des Monocotylédones. L'alimentation de *Testudo graeca graeca* est complétée par des fleurs et des graines dont la part augmente chez la femelle et le juvénile. La tortue mauresque et spécialement les juvéniles, sont occasionnellement insectivores.



Le Dicotylédone *Trifolium sp* et les Poacées *Cynodon dactylon* et *Hordeum murinum* très abondantes sur le site d'étude, sont les plantes les plus consommées par cette tortue. D'autres Dicotylédones faiblement représentées sur le terrain sont aussi consommées par ces tortues. Certaines espèces présentes sur le site d'étude sont largement évitées. Il y a donc sélection des espèces végétales broutées. Divers facteurs peuvent jouer un rôle dans cette sélection de la nourriture, en particulier la phénologie des espèces végétales.

Les premiers résultats obtenus à l'issue de ce travail, peuvent constituer une base pour des études ultérieures. Des investigations à long terme permettront sans doute de dégager des stratégies de conservation de cette espèce dans son aire de répartition. L'espèce existe dans une aire géographique qui reste malgré tout assez importante et qui offre de grandes possibilités à celle-ci pour se maintenir. Le problème réside dans le fait que les principales menaces qui pèsent sur les reptiles d'une manière générale et principalement sur les tortues sont en recrudescence. Ces facteurs sont :

- Le morcellement et la destruction des habitats qui sont liés directement à la pression anthropique. Ainsi, l'ouverture de nouvelles routes ainsi que l'agrandissement de celles qui existent déjà, à l'intérieur même des parcs nationaux, fragmentent leurs habitats et augmentent leur taux de mortalité par écrasement.
- Les incendies de forêt peuvent causer de véritables ravages. Ce facteur devient de plus en plus menaçant ces dernières années avec le réchauffement climatique et l'augmentation de la fréquence des incendies.
- L'agriculture moderne constitue aussi une autre menace ; d'une manière directe, par écrasement par les tracteurs et autres engins et aussi par l'utilisation des produits chimiques (pesticides, herbicides...) ; et d'une manière indirecte, en défrichant de plus en plus les habitats naturels des tortues.
- Le surpâturage constitue une menace supplémentaire, les tortues qui sont herbivores sont concurrencées dans leurs milieux par le bétail qui exploitent les mêmes ressources alimentaires et par conséquent détruit leur niche trophique.

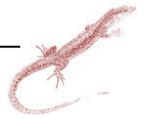


- Le ramassage de tortues dans la nature pour alimenter le commerce est une des menaces les plus significatives, il suffit de faire un petit tour vers les principaux marchés de nos villes pour constater la présence d'au moins une personne qui s'est spécialisée dans la vente des tortues. Le problème réside aussi dans le fait que les individus ramassés et vendus sont généralement des juvéniles ; et que cette classe d'âge constitue le réservoir qui permet de renouveler les populations dans leurs habitats. Un épuisement de cette classe signifie tout simplement la disparition de l'espèce.

La réglementation qui protège cette espèce existe depuis longtemps. La tortue grecque est protégée à l'échelle nationale par l'ordonnance n° 06-05 du 15 juillet 2006. Dans ce texte sont identifiées «les espèces de faune sauvage dont l'existence en tant qu'espèce subit une atteinte importante entraînant un risque avéré d'extinction et qui, de ce fait, font l'objet de mesures de protection et de préservation particulières. » A l'échelle internationale, la tortue grecque est inscrite à l'annexe II de la convention de Washington, au Red Data Book, catégorie «vulnérable». Cette convention est en rapport avec le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction signée à Washington le 03 mars 1973, à laquelle notre pays a adhéré en décembre 1982. Le problème de la protection réside tout simplement dans l'application de la réglementation par les autorités ; que ce soit dans les milieux naturels, où les gestionnaires du patrimoine naturel devraient veiller à la protection des habitats de cette espèce, ou bien dans les agglomérations, où une police spéciale telle que la police de la protection de l'environnement, qui devrait interdire toute vente d'animaux sauvages.

La recherche scientifique peut contribuer à la protection de la tortue mauresque, en fournissant aux gestionnaires les informations nécessaires en rapport avec sa démographie, sa dynamique et son écologie d'une manière générale. Ainsi il est indispensable de :

- Connaître avec exactitude le statut de conservation de l'espèce ; cela nécessite de la part des gestionnaires de ce patrimoine d'établir des programmes de recherches et de dégager des fonds afin de mieux connaître l'état de ces populations à travers son aire de répartition qui occupe toute la partie nord du pays.



- Conserver des habitats de cette espèce, qui est le moyen le plus rapide et le plus sûr pour maintenir l'espèce. Cela implique d'inciter les différents acteurs locaux (propriétaires privés, agriculteurs, gestionnaires d'espaces naturels...) à prendre en compte la protection de la Tortue grecque sur les territoires qu'ils gèrent.
- Améliorer les connaissances relatives à la reproduction et la démographie des populations, de manière à pouvoir suivre leur devenir et à estimer l'efficacité des actions de conservation entreprises.
- Évaluer l'impact des différentes perturbations sur la survie des populations : incendies, fragmentation des habitats, débroussaillages, prélèvement.
- Effectuer des recherches sur les impacts de la prédation, notamment au stade œuf, et sur la dispersion des jeunes.
- Une meilleure connaissance des espèces végétales consommées par ces tortues serait obtenue à partir de l'utilisation de méthodes complémentaires à celle utilisée dans ce travail notamment l'analyse du contenu stomacal ou bien celles basées sur l'observation directe du comportement alimentaire.
- Une étude de la variation saisonnière de la composition du régime alimentaire serait nécessaire afin d'établir l'évolution alimentaire avant et après hibernation.

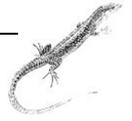
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

**REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

1. Alvarez Y., Mateo J.A, Andreu A. C., Diaz-Paniagua C., Diez A., et Bautista J. M. 2000. Mitochondrial DNA haplotyping of *Testudo graeca* on both continental sides of the straits of Gibraltar. *The Journal of Heredity*. Vol. 91 (1): 39-49.
2. Anadon J.D., Giménez A., Gracia E., Pérez I., Rouag R., Larbes S., Kalboussi M., Fahd S., Znari M., El Mouden H., Slimani T., Jdeidi, T. 2012. Distribution of *Testudo graeca* in Western Mediterranean according to climatic factors. *Amphibia-Reptilia* 33: 285-296.
3. Anderson, R. A. et L. J. Vitt. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* (Berlin) 84:145-157.
4. Andreu A.C., Díaz-Paniagua C., Keller C. 2000. *La tortuga mora en Doñana*. Asociacion Herpetologica Española, Barcelona. *Monografías de Herpetología*, vol. 5: 70 pp.
5. Andreu, A.C. 1987. Ecología y dinámica poblacional de la tortuga mora, *Testudo graeca*, en Doñana. Tesis Doctoral, University de Sevilla.
6. Arab K. & Doumandji S.E. 2003. Etude du régime alimentaire de la Tarente de Mauritanie *Tarentola mauritanica* (Linné. 1758) (Gekkonidae) et le Psammodrome algire *Psammodromus algirus* (Linné. 1758) (Lacertidae) dans un milieu suburbain près d'Alger. *Bull. Soc. Herp. Fr.* (106) : 10-16
7. Aresco M. J. et Guyer C. 1999. Burrow abandonment by gopher tortoises in slash pine plantations of the Conecuh National Forest. *Journal of Wildlife Management* 63:26-35.
8. Arnold E. N. 1983. Osteology, genitalia and relationships of *Acanthodactylus* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 44, 291-339
9. Arnold E.N. 1987. Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *Journal of Zoology, London (B)* 1:739-782.
10. Avery R. A. 1966. Food and feeding habits of the common lizard (*Lacerta vivipara*) in the west of England. *J. Zool.* 149: 115-121.



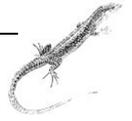
11. Ayers D.Y. & Shine R. 1997. Thermal influences on foraging ability: body size, posture and cooling rate of an ambush predator, the python *Morelia spilota*. *Functional Ecology* .11: 342-347.
12. Bailey R. E. 1951. On the estimating the size of mobile populations from recaptures data. *Biometrika*. 38: 293-306.
13. Bailey J.R. et Highfield A.C. 1996. Observations on ecological changes threatening a population of *Testudo graeca graeca* in the Souss Valley, southern Morocco. *Chel. Cons. Biol.* 2: 36-42.
14. Baird, T. A. Acree M. A. et Sloan C. L. 1996. Age and gender-related differences in the social behavior and mating success of free-living collared lizards, *Crotaphytus collaris*. *Copeia*. 1996: 336-347.
15. Barbault R. 1977. Etude comparative des cycles journaliers d'activité des lizards *Cophosaurus texanus* et *Cnemidophorus tigris* dans le désert de Mapimi (Mexique). *Bull. Soc. Zoo. France*, 102:159-168.
16. Barbault R., Maury M.E. 1981. Ecological organization of a Chihuahuan desert lizard community. *Oecologia* 51:335–342.
17. Barbault R. Ortega A. et Maury M.E. 1985. Food partitioning and community structure in mountain lizard guild of northern Mexico. *Oecologia*. (Berl.) 65(4):550-554.
18. Barbault R., Stearns S. 1991. Towards an evolutionary ecology linking species interactions, life-history strategies and community dynamics: an introduction. *Acta Oecologica*. 12: 3–10.
19. Barbault R. 1991. Ecological constraints and community dynamics: linking community patterns to organismal ecology. The case of tropical herpetofaunas. *Acta Oecologica*. 12: 139–163.
20. Barbault R. & Hochberg M.E. 1992. Population and community level approaches to studying biodiversity in international research programs. *Acta Oecologica* 13: 137-146
21. Baumgartner L. L. et Martin A. C. 1939. Plant histology as an aid in squirrel food habit studies. *J. wild. Manage.* 3 : 266-268



22. Bauwens D., Garland T. Jr, Castilla A.M. & Van Damme R. 1995. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution* 49: 848-863.
23. Bauwens D., Hertz P.E. & Castilla A.M. 1996. Thermoregulation in lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology*. 77: 1818-1830
24. Belliure J., Carrascal L.M., Diaz A.J. 1996. Covariation of thermal biology and foraging mode in two Mediterranean lacertid lizard. *Ecology*. 77:1163–1173.
25. Ben kaddour K., El Mouden E.H., Slimani T., Lagarde F. & Bonnet X. 2005. Dimorphisme sexuel et cinétique de croissance et de maturation chez *Testudo g. graeca*, dans les Jbilettes Centrales, Maroc. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 60: 265-278
26. Benyacoub S. 1993. Ecologie de l'avifaune forestière nicheuse de la région d'EI Kala. (Nord-est algérien). Thèse de Doctorat, Université de Bourgogne, Dijon, 202 p + annexes.
27. Benyacoub S., Louanchi M., Baba Ahmed R., Benhouhou S., Boulahbal R., Chalabi B., Haou F., Rouag R., Ziane N. 1998. Plan directeur de gestion du Parc National d'EI Kala et du complexe des zones humides (Wilaya d'EI Taref). 300 p.
28. Bishop JA, Armbruster WS (1999) Thermoregulatory abilities of Alaskan bees: effects of size, phylogeny and ecology. *Funct. Eco.l* 13:711–724
29. Bjorndal K.A. 1991. Diet mixing: non-additive interactions of diet items in an omnivorous turtle. *Ecology*. 72: 1234-1241.
30. Blouin-Demers G. & Weatherhead P. J. 2001. An experimental test of the link between foraging, habitat selection and thermoregulation in black rat snakes *Elaphe obsoleta obsoleta*. *Journal of Animal Ecology* 70 : 1006-1013.
31. Blouin-Demers G. & Nadeau P. 2005. The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behaviour. *Ecology*. 86: 560-566.
32. Boulenger G. 1891. Catalogue of the Reptiles and Batrachians of Barbary (Morocco, Algeria, Tunisia) sed chiefly upon the notes and collections made in 1880-1884 by M. Fernand Lataste. *Trans. Zool. Soc. London*. 13: 93 – 164.
33. Braun-Blanquet J. & Pavillard J. 1929. Vocabulaire de sociologie végétale. Comm. S.I.G.M.A. 217: 1-23.



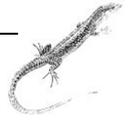
34. Braun-Blanquet J., Roussine N. & Nègre R. 1952. Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. Dir. Carte Group. Vég. Afr. Nord, CNRS, 292 p
35. Braza F., Delibes M., & Castroviejo J. 1981. Estudio biométrico y biológico de la tortuga mora (*Testudo graeca*) en la Reserva Biologica de Doñana. Huelva. Doñana. *Acta Vertebr.* 8:15-41.
36. Bury B. 1978. Movements. In: WILEY J., ed., *Turtles Perspectives and Research Volume 2*, New-York, pp. 594-599.
37. Bury R. B. et Luckenbach R. A. 1977. Censusing desert tortoise populations using a quadrat and grid location system. Proc. Symp., The Desert Tortoise Council, 169 – 178.
38. Busack S. D. 1976. Activity cycles and body temperatures of *Acanthodactylus erythrurus*. *Copeia*. 826-830.
39. Busack S. D. et Jaksic F. M. 1982. Autoecological observations on *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria: Lacertidae) in southern Spain. *Amphibia-Reptilia* 3(2/3) : 237-256.
40. Butet A. 1985. Méthode d'étude du régime alimentaire d'un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus* L., 1758) par l'analyse microscopique des fèces. *Mammalia*. 49 : 455-483.
41. Butet A. 1987. L'analyse microscopique des fèces : une technique non perturbante d'étude des régimes alimentaires des mammifères phytophages. *Arvicola*, 4 : 33-38.
42. Capula M., Luiselli L. 1994. Resource partitioning in a Mediterranean lizard community. *Ital. J. Zool.* 61: 173-178.
43. Carey E.E., Tripathy B.C. & Rebeiz C.A. 1985. Chloroplast biogenesis 51: modulation of monovinyl and divinyl protochlorophyllide biosynthesis by light and darkness in vitro. *Plant Physiol.* 79: 1059-1063.
44. Carranza S. & Wade E. 2004. Taxonomic revision of Algero-Tunisian Pleurodeles (Caudata: Salamandridae) using molecular and morphological data. Revalidation of the taxon *Pleurodeles nebulosus* (Guichenot, 1850). *Zootaxa*. 488: 1–24.
45. Carrascal L. M., Diaz J. A. & Cano C. 1989. Habitat selection in Iberian *Psammmodromus* species along a mediterranean successional gradient. *Amphibia-Reptilia*. 10: 231-242.



46. Carretero M. A., Llorente G. A. 1993. Feeding of two sympatric lacertids in a sandy coastal area (Ebro Delta, Spain). - In: Bohme W., Perez-Mellado, V., Valakos E. & Maragou P. (eds.): Lacertids of the Mediterranean Region. A Biological approach. *Hellen. Zool. Soc.* 155-172.
47. Carretero M. A., Llorente G. A. 1995a. Reproduction of *Acanthodactylus erythrurus* in its Northern boundary. *Russ. J. Herpetol.* 2(1): 10-17.
48. Carretero M. A., Llorente G. A. 1995b. Thermal and temporal patterns of two Mediterranean Lacertidae. In: Llorente G. A., Montori A., Santos X. & Carretero M. A. (eds.): Scientia Herpetologica. *Asoc. Herpetol. Espan.* 213-223.
49. Carretero M. A., Llorente G. A. 1997. Habitat preferences of two sympatric lacertid in the Ebro Delta (NE Spain). Pp. 51-62. En: Bohme, W., Bischoff, W., Ziegler, T. (Eds.). *Herpetologia Bonnensis*. Societas Europaea Herpetologica, Bonn.
50. Carretero M. A., Perera A., Harris D. J., Batista V., & Pinho C. 2006. Spring diet and trophic partitioning in an alpine lizard community from Morocco. *African Zoology* 41(1) : 113–122
51. Castanet J. & Cheylan M. 1979. Les marques de croissance des os et des écailles comme indicateur de l'âge chez *Testudo hermanni* et *Testudo graeca* (Reptilia, Chelonia, Testudinidae). *Can. J. Zool.* 57 : 1649-1655
52. Castanet J. 1988. Les méthodes d'estimation de l'âge chez les chéloniens. *Mesogée.* 48 : 21-28. 47
53. Censky E. J. 1995. Mating strategy and reproductive success in the teiid lizard, *Ameiva plei*. *Behaviour.* 132:529-557.
54. Chapuis J.L. 1980. Méthode d'étude du régime alimentaire du Lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus* L.), par l'analyse micrographique des fèces. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 34: 159-198.
55. Chelazzi G. and Calzolari R. 1986. Thermal benefits from familiarity with the environment in a reptile. *Oecologia (Berlin)* 68: 557–558
56. Cheylan M. 2000. *Testudo hermanni*. In Fritz, U. (Ed.). *Hundbuch der Amphibien und Reptilien Europas*, Vol. 3 (2).
57. Chinery M. 1986. *Guide des insectes d'Europe*. Edition Bordas.



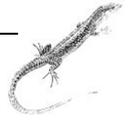
58. Chiriot L. 1995. Biogéographie des Reptiles du massif de l'Aurès (Algérie). Mémoire de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes. 144 p.
59. Civantos E., Salvador A., Veiga J. P. 1999. Body size and microhabitat affect winter survival of hatchling *Psammodromus algirus* lizards. *Copeia*, 1999: 1116-1121.
60. Cloudsley-Thompson J.L. 1970. On the biology of the desert tortoise *Testudo sulcata* in Sudan. *J. Zool.* 160: 17-33.
61. Cooper W. E. et Vitt L. J. 1987. Deferred agonistic behavior in a long-lived scincid lizard *Eumeces laticeps*. *Oecologia* (Berlin) 72:321-326.
62. Cowles R.B. et Bogert C.M. 1944. Une étude préliminaire des conditions thermiques des reptiles de désert. *Bull. Amer.* 83:261
63. Demuth J.P. & Buhlmann K.A. 1997. Diet of the turtle *Deirochelys reticularia* on the Savannah River Site, South Carolina. *J. Herpetol.* 31: 450-453.
64. Di Palma M. G. 1984. Régime alimentaire de *Psammodromus algirus* (Reptilia : Lacertidae) dans une population insulaire du canal de Sicile. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 39 :225-230.
65. Diamond J. & Case T.J. 1986. Overview: introductions, extinctions, exterminations, and invasions. In: Community Ecology (eds Diamond, J. & Case, T.J.), Harper & Row, New York, NY. 65-79.
66. Diaz J.A. et Carrascal L.M. 1990. Prey size and food selection of *Psammodromus algirus* (Lacertidae) in central Spain. *Journal of Herpetology* 24, 342-347.
67. Diaz, J. A. 1991. Temporal patterns of basking behaviour in a Mediterranean lacertid lizard. *Behaviour*. 118(1-2): 1-14.
68. Díaz, J. A. et Carrascal, L. M. (1991). Regional distribution of a Mediterranean lizard: influence of habitat cues and prey abundance. *J. Biogeog.*, 18: 291-297.
69. Diaz, J. A. 1992. Choice of compass directions around shrub patches by the heliothermic lizard *Psammodromus algirus*. - *Herpetologica*, 48(3): 293-300.
70. Díaz J. A., Alonso-Gómez A. L., Delgado M. J. 1994. Seasonal variation of gonadal development, sexual steroids, and lipid reserves in a population of the lizard *Psammodromus algirus*. *J. Herpetol.* 28: 199-205.



71. Diaz J.A. 1997. Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparison between two temperate lizard populations. *Functional Ecology* 11: 79–89.
72. Diaz-Paniagua C., Keller C. et Andreu A. C. 1995. Annual variation of activity and daily distances moved in adult Spur-thighed Tortoises, *Testudo graeca*, in southwestern Spain. *Herpetologica*, 51 (2): 225-233.
73. Díaz-Paniagua C., Keller C. & Andreu A. C. 1996. Clutch frequency, egg and clutch characteristics, and nesting activity of spur-thighed tortoises, *Testudo graeca*, in southwestern Spain. *Can. J. Zool.* 74: 560-564.
74. Doumergue F. 1901. Essai sur la faune herpétologique de l'Oranie. Imp. L. Fouque, Oran, 404 p.
75. Dubois Y., Blouin-Demers G., Shipley B., & Thomas D. 2009. Thermoregulation and habitat selection in wood turtles *Glyptemys insculpta*: chasing the sun slowly. *Journal of Animal Ecology*. 78: 1023-1032.
76. El Mouden E., Slimani T., Ben Kaddour K. 2001. Croissance et dimorphisme sexuel chez la tortue mauresdque (*Testudo graeca graeca* L. 1758). Chelonii- Proceeding of the international congress on *Testudo* Genus. : 325-330.
77. El mouden E.H., Slimani T., Ben kaddour K., Lagarde F., Ouhammou A. & Bonnet X. 2006. *Testudo g. graeca* feeding ecology in an arid and overgrazed zone in Morocco. *J. Arid Env.* 64: 422-435.
78. Ernst, C.H. & Barbour R.W. 1989. Turtles of the World. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. Escarre et Vericad, 1981 ;
79. Eubanks J., Ott M., William K., Guyer, C. 2003. Patterns of movement and burrow use in a population of gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). *Herpetologica*. 59: 311-321.
80. Ferguson G.W. et Fox S.F. 1984. Annual variation of survival advantage of large juvenile side-blotched lizards, *Uta stansburiana*: its causes and evolutionary significance. *Evolution*. 38: 342–349.
81. Forshaw D. 2000. “Redgut” a cause of deaths in sheep grazing lucerne and other legumes. Animal Health, Animal Disease Surveillance Newsletter, The Agriculture Protection Program, December 2.



82. Fox S.F. 1978. Natural selection on behavioral phenotypes of the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology*. 59: 834–847.
83. Frase B.A. & Armitage K.B. 1989. Yellow-bellied marmots are generalist herbivores. *Ethol. Ecol. Evol.* 1: 353-366.
84. Friggens M.H., Brown J.H. 2005. Niche partitioning in the cestode communities of two elasmobranches. *Oikos*. 108: 76–84.
85. Fritz U., Harris D. J., Fahd S., Rouag R., Martínez E. G., Casalduero A. G., Široký P., Kalboussi M., Jdeidi T. B., Hundsdörfer A. K. 2009. Mitochondrial phylogeography of *Testudo graeca* in the Western Mediterranean: Old complex divergence in North Africa and recent arrival in Europe. *Amphibia-Reptilia* 30 (2009): 63-80.
86. Garner J. & Landers J. 1981. Foods and habitat of the gopher tortoise in southwestern Georgia. Proceedings of the Annual Conference on Southeast Association of Fisheries and Wildlife Agencies, 35: 120–134.
87. Gauthier R. 1956. Note sur trois Agames du Sahara Occidental. *Bull. Soc. Hist. Natur. Afr. Nord* (Alger).
88. Gauthier R. 1956. Présence au Sahara nord-occidental du lézard *Eremias pasteuri* Bons. Eléments d'éco-éthologie et reproduction. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2e. Ser.* (37) :926-930
89. Gauthier, H. 1931. Etudes zoologiques sur la central Sahara. Fauna aquatique. *Mem. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord.* (Alger). 73-86.
90. Geniez P. & Foucart 1995. Un nouvel Acanthodactyle en Algérie: *Acanthodactylus taghitensis n. sp.* (Reptilia, Sauria, Lacertidae). Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle, 4e Série. Section A. Zoologie, Biologie, et Ecologie Animales, vol. 17, n. 1/2, 3-9 p.
91. Germano D. J. et Bury R. B. 1998. Age determination in turtles: Evidence of annual deposition of scute rings. *Chelonian Conservation and Biology*. 3(1):123-132
92. Germano D.J. 1994. Growth and maturity of North American tortoises in response to regional climates. *Canadian Journal of Zoology* 72, 918–931.
93. Gervais P. 1835. Communication orale sur l'énumération de quelques espèces de Reptiles provenant de Barbarie. *Bull. Soc. Nat. Fr.* 1: 112-114. 48



94. Gervais P. 1836. Enumération de quelques espèces de Reptiles provenant de Barbarie. *Ann. Sci. Nat.* 2: 308-313.
95. Gervais P. 1857. Sur quelques ophidiens d'Algérie. *Mém. Ac. Se. Montpellier*, 1857
96. Gibbons J. W. 1975. Le sex-ratio in turtles. *Res. Popu. Ecol.* 12:252-254.
97. Gibbons J. W. 1976. Aging phenomena in reptiles. In Elias, M. F., B. C. Eleftheriou, and P. K. Elias (Ed.). *Special Review of Experimental Aging Research*, Inc., Bar Harbor, ME. 454-475.
98. Gibbons J. W., Semlitch R. D., Grenne J. L., Schubauer D. H. 1981. Variation in age and size of maturity of the slider turtle (*Pseudemys scripta*). *Am. Nat.* 117 : 814-845.
99. Gibbons J. W. et Lovich J. E. 1990. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). *Herpetological Monographs* 4:1-29.
100. González-Romero A., Ortega, A., et Barbault, R., 1989. Habitat partitioning and spatial organization in a lizard community of the Sonora Desert, Mexico. *Amphibia-Reptilia*, vol. 10, p. 1-11.
101. Good P. 1994. Permutation test. New york. Springer-Verlag.
102. Gotelli N.J. & Entsminger G.L. 2001. EcoSim: Null Models Software for Ecology, version 7.0. Acquired Intelligence Inc., Kesey-Bear, USA. Gotelli et Graves, 1996),
103. Grenot C. 1968. Nasal excretion of salts by the Sahara Lizard, *Uromastix acanthinurus*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*.
104. Grenot C. & Vernet R. 1972. Place des Reptiles dans l'écosystème du désert pierreux au Sahara occidental. *Bull. Nat. Orléanais.* 5 (3) : 25-48.
105. Grenot C. et Vernet R. 1973. Les reptiles dans l'écosystème au Sahara occidental. *Compte rendu des séances de la Société de Biogéographie.* (Paris)
106. Gruber U. 1992. Guide des Serpents d'Europe, d'Afrique du nord et du Moyen Orient. Ed. Delachaux et Niestle, Neûchatel, 248 p.
107. Guibe J. 1950. Les lézards de l'Afrique du nord (Algérie, Tunisie, Maroc). *Rev. His. Nat. (La Terre et la Vie)*. N° 1 : 16-38.
108. Guichenot A. 1850. Exploration scientifique de l'Algérie. Paris, 1850. Eichwald. *Naturhistorische Bemerkungen über Algiers und den Atlas.* *Nouv. mém. Soc. nat. Moscou.*



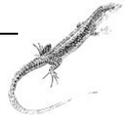
109. Gunzburger M.S. 1999. Diet of the Red Hills salamander *Phaeognathus hubrichti*. *Copeia*. 1999: 523-525.
110. Hailey A., Coulson I.M. et Mwabu T. 2001. Invertebrate prey and predatory behaviour of the omnivorous African tortoise *Kinixys spekii*. *Afr. J. Ecol.* 39: 10-17.
111. Halliday T. et Adler K. 2002. *The New Encyclopedia of Reptiles and Amphibians*. Oxford Univ. Press.
112. Halsey, L.A. 1998. Nitrate in forage cause cattle deaths: a common weed and uncommon circumstances, Managing nutrition and forages to improve productivity and profitability. Florida Beef Cattle Short. Course, pp. 99–108.
113. Hammouche, S. & Gernigon-Spychalowicz T. 1996. La folliculogénèse chez le lézard *Uromastix acanthinurus* (Sauria, Agamidae). *Bull. Soc. Herp. Fr.* 78: 29-33.
114. Heatwole H. 1977. Habitat selection in reptiles. *Biology of the Reptilia*. 7: 137-155.
115. Henle, K., 1991. Life history patterns in lizards of the arid and semiarid zone of Australia. *Oecologia*. 88, 347–358.
116. Highfield, A. C. 1990. Tortoises of North Africa; taxonomy, nomenclature, phylogeny and evolution with notes on field studies in Tunisia. *J. Chel. Herp.*. 1: 1-56.
117. Holmes W.G. 1984. Predation risk and foraging behavior of the hoary marmot in Alaska. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 15:293–301
1. Huey R. B. 1982. Temperature, physiology and the ecology of reptiles. In *Biology of the reptilia*, eds. Pough FH & Gans C, pp. 25-91. Academic Press, New York.
2. Huey R. B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* .137: 91-115.
3. Huey R. B. et Pianka E. R. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*. 62: 991-999.
4. Huey R. B. et Slatkin M. 1976. Costs and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology*. 51: 363-384. 384.
5. Huey R.B., Pianka E.R. 1977. Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: *Mabuya*). *Ecology*. 58, 119–128.



6. Jennings W.B. 1993. Foraging ecology of the desert tortoise (*Gopherus agassizii*) in the western Mojave Desert. Unpublished M.S. Thesis, University of Texas at Arlington.
7. Joleaud L. 1936. Étude géologique de la région de Bône et de La Calle. Bull. Serv. Carte Géol. Algérie (2) 12 ; 199 pp.
8. Keller C., Díaz-Paniagua C., Andreu A.C. 1997. Post-emergent field activity and growth rates of hatchling spur-thighed tortoises, *Testudo graeca*. *Canadian Journal of Zoology*. 75: 1089-1098.
9. Kernohan B.J., Gitzen R.A. et Millspaugh J.J. 2001. Analysis of animal space use and movements in Radio tracking and animal populations. Millspaugh J.J., Marzluff J.P. Ed. Academic Press, San Diego. 125–166. Pianka ER (1986). Ecology and Natural History of Desert Lizards. Princeton University Press.
10. Labouysse 1857. Sur les Tortues d'eau douce et terrestres de l'Algérie. Ann. de la Soc. imp. d'agr. d'hist. nat. et des arts utiles de Lyon.
11. Lagarde F., Bonnet X., Corbin J., Henen B., Nagy K., Mardonov B. & Naulleau G. 2003. Foraging behavior and diet of an ectothermic herbivore: *Testudo horsfieldi*. *Ecography*. 26: 236–242.
12. Lambert M. R. K. 1980. The Mediterranean Spur-thighed tortoise, *Testudo graeca*, in the wild and in trade. Proc. Euro. Symp. C.W.L.P. Oxford.
13. Lambert M. R. K. 1981. Temperature, activity and field sighting in the Mediterranean Spurthighed or common garden tortoise *Testudo graeca* L. *Biological Conservation*. 21: 39-54.
14. Lambert M. R. K. 1982. Studies on the growth, structure and abundance of the Mediterranean spurthighed tortoise, *Testudo graeca*, in field populations. *J. Zool., London*, 196, 165-189
15. Lambert M. R. K. 1983. Some factors influencing the Moroccan distribution of the western Mediterranean spur-thighed tortoise, *Testudo graeca graeca* L., and those precluding its survival in NW Europe. *Zoological Journal of the Linnean Society* 79: 149-179.
16. Lambert M. R. K. 1994. Threats to Mediterranean (West Palaeartic) tortoises and their effects on wild populations: an overview. *Amphibia-Reptilia*. 5 : 5-15.



17. Lambert M. R. K. 1995. Tortoise situation in northern Africa. In Ballasina, D. (ed.). Red data book on Mediterranean chelonians, 1-19. Bologna, Italy: Edagricole – Edizione Agricole della Calderinin S.r.l. 190 pp.
18. Landers J. L., et Speake D. W. 1980. Management needs of sandhill reptiles in southern Georgia. Proceedings of the Annual Conference of the Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies. 34:515-529.
19. Lawlor L.R. 1980. Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *Am. Nat.* 116: 394 -408
20. Lehsten V. & Harmand P. 2006. Null models for species co-occurrence patterns: assessing bias and minimum iteration number for the sequential swap. *Ecography*. 29: 786-792.
21. Lelièvre H. 2010. Stratégies de thermorégulation chez deux colubridés sympatriques : la couleuvre verte et jaune *Hierophis viridiflavus* et la couleuvre d’esculape *Zamenis longissimus* une approche intégrée de la physiologie à la démographie. Thèse de Doctorat. Université de Poitiers. 227 p.
22. Lescure J. 1971. L’alimentation du crapaud *Bufo regularis* (Reuss) et de la grenouille *Dicroglossus occipitalis* (Gunther) au Sénégal. *Bull. I.F.A.N.* 33, A, 446-466.
23. Livet F. 1981. Le peuplement herpétologique du massif du Haut-Languedoc. II. Influence de quelques facteurs sur la répartition des Reptiles. *Revue d’Ecologie (Terre et Vie)*. 36:603–619.
24. Lo Cascio P., Corti C., Carretero M. A., Pasta S. 2008. Dati preliminari sulla dieta di due popolazioni insulari di *Chalcides ocellatus*. Pp. 314–317 in: Corti C (ed.), *Herpetologia Sardiniae*. Societas Herpetologica Italica-Edizioni Belvedere, Latina
25. Loveridge A. et Williams E. E. 1957. Revision of african tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 115 (6) : 163-557.
26. Luiselli L. et Rugiero L. (1991). Food niche partitioning by water snakes (genus *Natrix*) at a freshwater environment in central Italy. *Journal of Freshwater Ecology*. 6: 439-444.
27. Luiselli L. 2003. Comparative abundance and population structure of sympatric Afrotropical tortoises in six rainforest areas: the differential effects of “traditional veneration” and of “subsistence hunting” by local people. *Acta Oecol.*, 24, 157-163.



28. Luiselli L. 2003. Seasonal activity patterns and diet divergence of three sympatric Afrotropical tortoise species (genus *Kinixys*). *Contr. Zool.* 72: 211-220.
29. Luiselli L. 2006. Resource partitioning in the communities of terrestrial turtles: a review of the evidences. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 61, 353-365.
30. MacArthur R. H. et Pianka E. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*. 100: 603-609
31. Magnuson J.J., Crowder L.B. et Medvick P.A. 1979. Temperature as an ecological resource. *American Zoologist* 19:331-343.
32. Magnusson W. E., Paiva L. J., Rocha R. M., Franke C. R., Kasper L. A., et Lima A. P. 1985. The correlates of foraging mode in a community of Brazilian lizards. *Herpetologica*. 41:324-332.
33. Manly B.F.J. 1997. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Chapman & Hall, New York.
34. Marre A. 1987. Le tell oriental algérien (étude géomorphologique). Vol.1 et 2, 623 p.
35. Martín J. & Salvador A. 1997. Effects of tail loss on the time budgets, movements, and spacing patterns of Iberian rock lizards *Lacerta monticola*. *Herpetologica*. 12 : 117–125.
36. Mason M.C., Kerley G.I.H., Wheatherby C.A. & Branch W.R. 1999. Leopard tortoises (*Geochelone pardalis*) in Valley Bushveld, Eastern Cape, South Africa: specialist or generalist herbivores? *Chel. Cons. Biol.*, 3: 435-440.
37. Massemin S. 1992. L'alimentation de la marmotte alpine (*Marmota marmota*): échantillonnage botanique, étude coprologique et approche du comportement de vigilance. D.E.A., Lyon.
38. Mateo J. A., Cheylan M., M. Nourira S., Joger U., Sá-Sousa P., Pérez-Mellado V., Martínez-Solano I., Sindaco R. 2009. «IUCN Red List of Threatened Species», <<http://iucnredlist.org>> (Version 2012.2.)
39. Maynard Smith J. 1982. Evolution and the Theory of Games. Cambridge University Press, Cambridge.
40. Maynard Smith J. et Parker G. A. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*. 24:159–174



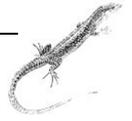
41. McNab B. K. 1963. A model of the energy budget of a wild mouse. *Ecology*. 44:521-532
42. McRae W.A., Landers J.L. et Garner J.A. 1981. Movement patterns and home range of the Gopher Tortoise. *American Midland Naturalist*. 106:165–179
43. Mellado J. 1980. Utilización del espacio en una comunidad de lacértidos del matorral mediterráneo en la Reserva Biológica de Doñana. *Doñana, Act. Vert.*, 7:41-59.
44. Mellado J., Amores F., Parreño F., Hiraldo F. 1975. The structure of a Mediterranean lizard community. *Doñana, Acta Vert.*, 2: 145-160.
45. Mellado J., Amores F., Parreño F. F. et Hiraldo F. 1975. The structure of a Mediterranean lizard community. *Doinana. Acta Vertebrata* 2(2): 145-160.
46. Mohr C. O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37:223–249
47. Mushinsky H. R., Wilson Dawn S., McCoy, E. D. 1994. Growth and sexual dimorphism of *Gopherus polyphemus* in Central Florida. *Herpetologica*, 50 (2) : 119-128.
48. Nagy K. A. 2005. Field metabolic rate and body size. *Journal of Experimental Biology* 208, 1621-1625.
49. Nouria S. 1982. Structure et dynamique du peuplement de Lacertidae des îles Kerkennah (Tunisie). Ph. D. Thèse, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
50. Nouria, S., 1983. Partage des ressources trophiques entre deux espèces de Lacertidae sympatriques des îles Kerkennah (Tunisie): *Acanthodactylus pardalis* et *Eremias olivieri*. Bulletin de la Société Zoologique de France 108 : 477–483.
51. Nouria S. 1988. Structure et dynamique du peuplement de Lacertidae des îles Kerkennah (Tunisie). *Bulletin d'Ecologie*. 19 : 363–366.
52. Nouria S. 1995. Biodiversité de l'herpétofaune tunisienne. Projet MEAT/PNUE/GEF. Etude Nationale sur la diversité biologique, 56 p.
53. Nunez S, Jenssen T, Ersland K (1997) Female activity profile of a polygynous lizard (*anolis carolinensis*) - evidence of intersexual asymmetry. *Behaviour*. 3-4, 205-223
54. Olivier E. 1894. Herpétologie algérienne ou catalogue raisonné des Reptiles et des Amphibiens observés jusqu'à ce jour en Algérie. *Mém. Soc. Zool. Fr.* 7 : 98-131.



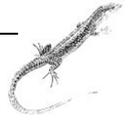
55. Olsson M. 1992. Contest success in relation to size and residency in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Animal Behaviour*. 44:386-388.
56. Olsson M. 1994. Nuptial coloration in the sand lizard, *Lacerta agilis*: an intra-sexually selected cue to fighting ability. *Animal Behaviour*. 48:607-613.
57. Olsson M. et Madsen T. 1996. Cost of mating with infertile males selects for late emergence in female sand lizard (*Lacerta agilis* L.). *Copeia*. 1996: 462-464
58. 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: 43-257.
59. Pearson O. P. 1977. The effect of substrate and of skin color on thermoregulation of a lizard. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 58A:353-358.
60. Pérez-Mellado V. 1982. Estructura de una taxocenosis de Lacertidae (Sauria, Reptilia) del Sistema Central. *Mediteminea. Ser. Biol.* 6: 39-64.
61. Perez-Quintero J.C. 1989. Segregacion espacial y trofica entre *Chalcides chalcides* y *Psammmodromus algirus* en la Marisma del Rio Unto. - Communication presented to the IV Congreso Nacional de Herpetologia. Madrid.
62. Perez-Mellado V., Bauwens D., Gil M., Guerrero F. Lizana M. and Ciudad M. J. 1991. Diet composition and prey selection in the lizard *Lacerta monticola*. *Can. Jour. Of Zool.* 69 (7):1728-1735.
63. Pérez-Mellado V. 1992. Ecology of lacertid lizards in a desert area of Eastern Morocco. *J. Zool.* 226: 369-386.
64. Perez-Quintero J.C. 1995. Ecologia de tres especies mediterraneas de Lacertidae (*Acanthodactylus erythrurus* (SCHINZ), *Psammmodromus algirus* (L) y *Psammmodromus hispanicus* Fitzinger) en el litoral de la provincia de Huelva. - PhD dissertation. Universidad de Sevilla. 400 pp.
65. Pérez-Quintero J.C. 1996. Reproductive characteristics of three Mediterranean lizards: *Psammmodromus algirus* (Linné), *Psammmodromus hispanicus* (Fitzinger) and *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz). *Amphibia-Reptilia*. 17(3): 197-208
66. Perry G., Lampl I., Lerner A., Rothenstein D., Shani E., Sivan N., Werner Y. L. 1990. Foraging mode in lacertid lizards: variation and correlates. *Amphibia-Reptilia*. 11: 373-384.



67. Pianka E. R. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology*. 47:1055-1059.
68. Pianka E.R. 1969. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. *Ecology*. 50: 1012–1030.
69. Pianka E. R., Huey R. B., et Lawlor L. R. 1979. Niche segregation in desert lizards. Chapter 4 (pp. 67-115) in D. J. Horn, R. Mitchell, and G. R. Stairs (eds.) *Analysis of Ecological Systems*. Ohio State University Press, Columbus.
70. Pianka E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4: 53–74.
71. Pianka, E. R. 1981. Competition and niche theory. Chapter 8 (pp. 167-196) in: "Theoretical Ecology, Second Edition," R. M. May, ed. Blackwell.
72. Pianka, E. R. 1985. Some intercontinental comparisons of desert lizards. *National Geographic Research*. 1: 490-504.
73. Pianka, E. R. 1986. *Ecology and Natural History of Desert Lizards. Analyses of the Ecological Niche and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 208 pp.
74. Pieau C. 1971. Concerning the sex ratio in the embryos of chelonians: *Testudo graeca* and *Emys orbicularis* taken from artificial incubated eggs. C. R. Hebd. Seanc. Acad. Sci. Ser. Sci. Nat : 272 : 3071-3074.
75. Pietruszka R. D. 1986. Search tactics of desert lizards: How polarized are they? *Animal Behavior*. 34: 1742-1758.
76. Pilorge T., Clobert J., et Massot M. 1987. Life history variations according to sex and age in *Lacerta vivipara*. Pp. 311–315. In J. J. Van Gelder H. Strijbosch and P. J. M. Bergers (Eds.), *Proceedings of the Fourth Ordinary General Meeting S.E.H. Societas Europaea Herpetologica*, Nijmegen, Germany.
77. Pincheira-Donoso D. 2008. Testing the accuracy of fecalbased analyses in studies of trophic ecology in lizards. *Copeia*. 2008: 322-325.
78. Pollo C.J., Pérez Mellado V., 1988. Trophic ecology of a taxocenosis of Mediterranean Lacertidae. *Ecologia Mediterranea*. 14, 131–147.
79. Pollo C.J., Pérez Mellado V. 1989. Activity and thermoregulation in three Mediterranean species of Lacertidae. *Herpetological Journal*. 1, 343–350.



80. Pollo C. J., Pérez-Mellado V. 1990. Biología reproductora de tres especies mediterráneas de Lacertidae. *Mediterránea Serie Biología*, 12: 149-160.
81. Pollo C.J., Pérez Mellado V. 1991. An analysis of a Mediterranean assemblage of three small lacertid lizards in Central Spain. *Acta Oecologica*. 12(5): 655-671.
82. Porter W. P. 1967. Solar radiation through the living body walls of vertebrates with emphasis on desert reptiles. *Ecological Monographs*. 37:273-296
83. Quezel P. & Santa S. 1962. Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. Ed. CNRS, Paris (T1 et T2), 1170 p.
84. Rautenstrauch K.R. et Holt E.A. 1994. Selecting an appropriate method for calculating desert tortoise home range size and location. Proc Desert Tortoise Counc Symp 1994: 172-173
85. Raxworthy C.J, S. Rice, D. Smith, F. Claudius. 1983. A study of the reptiles fauna at Cap Rhir, Morocco. Expedition to Morocco, Univ. Of London, Natural History Society, 75 p.
86. Reinert H.K. 1984. Habitat Separation between Sympatric Snake Populations. *Ecology*. 65, 478-486.
87. Robbins C. T. 1993. Wildlife Feeding and Nutrition. 2nd ed. Academic Press, Inc., San Diego, CA.
88. Rodde C. 1977. Contribution à l'étude du régime alimentaire d'un phytophages domestique (*Ovis aries* L.), élevé en zone d'inculture (les landes de l'Arrée). Thèse de doctorat, Rennes, 256 pp.
89. Rose B. 1976. Habitat and Prey Selection of *Sceloporus occidentalis* and *Sceloporus graciosus*: *Ecology*. Vol. 57 (3): 531-541
90. Rose B. 1982. Lizard home ranges: methodology and functions. *Journal of Herpetology*. 16:253-269.
91. Rouag R. 1993. Inventaire et répartition des Reptiles du Parc National d'El Kala. Mém. Ing. Université d'Annaba, 50 p.
92. Rouag R. 1999. Caractérisation du peuplement herpétofaune du Parc National d'El Kala. Thèse de magistère. Univ. badji Mokhtar. Annaba. p. 90.
93. Rouag R. et Benyacoub S. 2006. Inventaire et écologie des reptiles du Parc national d'El Kala (Algérie). *Bull. Soc. Herp. Fr.* 117 : 25-40



94. Rouag 2012. Diagnose de l'herpétofaune algérienne. Plan d'action et stratégie nationale sur la biodiversité. FEM/PNUD. MATE. 91 p
95. Ruby D. E. 1981. Phenotypic correlates of male re-productive success in the lizard, *Sceloporus jarrovi*. Pp. 96-107. In R. D. Alexander and D. W Tinkle (Eds.), Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory. Chiron Press, New York, New York, U.S.A.
96. Ruby D. E. 1984. Male breeding success and differential access to females in *Anolis carolinensis*. *Herpetologica*. 40:272-280.
97. Rugiero L. & Luiselli L. 2006. Ecological modelling of habitat use and the annual activity patterns in an urban population of the tortoise, *Testudo hermanni*. *Ital. J. Zool.*, 73, 219-225.
98. Saint Girons H. 1965. Les critères d'âge chez les reptiles et leurs applications à l'étude de la structure des populations sauvages. *Terre et Vie, Rev. Ecol. App.* 4 : 342-357.
99. Salvador A. et Veiga J. P. 2001. Male traits and pairing success in the lizard *Psammmodromus algirus*. *Herpetologica*, 57: 77-86.
100. Schleich H., Kastle W. & Kabisch K. 1996. Amphibians and Reptiles of North Africa. Biology, Systematics, Field guide. Koeltz Scientific Books Ed., Koenigstein, Germany. 625 p.
101. Schoener T.W. 1968. The *Anolis* lizard of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*. 51: 408-418.
102. Schoener T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185: 27-39.
103. Seva E., Ferrandis E. & Escarre A. 1982. La seleccion del habitat del arenal costero por *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria: Lacertidae). Un proceso markoviano para la identificacion de sus tendencias. *Mediterranea Ser. Bioi.* 6: 5-14.
104. Seva E. 1984. Reparto de recursos en dos especies psammófilas de saurios: *Acanthodactylus erythrurus* y *Psammmodromus algirus*, en un arenal costero de Alicante. *Mediterránea*. 4: 133-162.
105. Shannon C.E. & Weaver W. 1949. The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois. Press, Urbana.



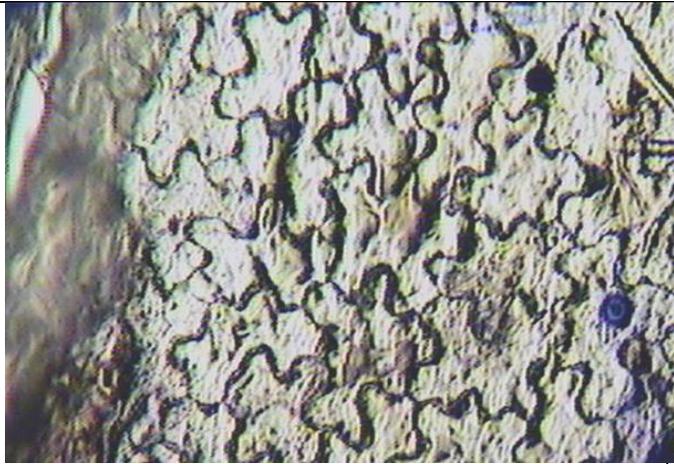
106. Silverman, B. W. 1986. Density Estimation for Statistics and Data Analysis. New York: Chapman and Hall,
107. Siroky P., Mikulicek. P., Jandzik D., Kami H., Mihalca A. D., Rouag R., Kamler M., Schneider C., Zaruba M., Modry D. 2009. Co-distribution pattern of a *Haemogregarine Hemolivia mauritanica* (Apicomplexa: Haemogregarinidae) and its vector *Hyalomma aegyptium* (Metastigmata: Ixodidae). *Journal of parasitology*. 95 (3), pp. 728-733.
108. Sorci G. 1990. Nicchia trofica di quattro specie di Lacertidae in Sicilia. *Naturalista Siciliano* 4 (14, Suppl.), 83–93.
109. Southwood T. R. E. 1966. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Methuen, London. 524 p.
110. Strauch 1862. La monographie algérienne de Strauch, sur les reptiles (Strauch. - Essai d'une erpétologie de l'Algérie. Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg. 4: 1-85
111. Stubbs D., Swingland Ian R. 1984. The ecology of the Mediterranean tortoise (*Testudo hermanni*): a declining population. *Can. J. Zool.* 63 :169 – 180.
112. Swingland I. R. & Stubbs D. 1985. Ecology of Mediterranean tortoise (*Testudo hermanni*): Reproduction. *J. Zool. Lond.*, (A) 205 : 595-610.
113. Del Vecchio S., Burke R. L., Rugiero L., Capula M. et Luiselli L. 2011. Seasonal changes in the diet of *Testudo hermanni hermanni* in central Italy. *Herpetologica*, 67(3), 2011, 236–249.
1. Toft C.A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985, 1-21.
 2. Toubal O. S. 1986. Phytoécologie, biogéographie et dynamique des principaux groupements végétaux du massif de l'Edough (Algérie Nord orientale). Cartographie au 1/25000 USTM. Univ. Grenoble. Thèse. Doct. 111 p.
 3. Tracy, C.R. 1982. Biophysical modelling in reptilian thermal physiology and ecology. In *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Edited by C. Gans and F.H. Pough. Academic Press, London. pp. 275–321
 4. Tracy C.R., Zimmermann L.C, Tracy C., Bradley K.D. & Castle K. 2006. Rates of food passage in the digestive tract of young desert tortoises: effects of body size and diet quality. *Chel. Cons. Biol.* 5: 269-273.



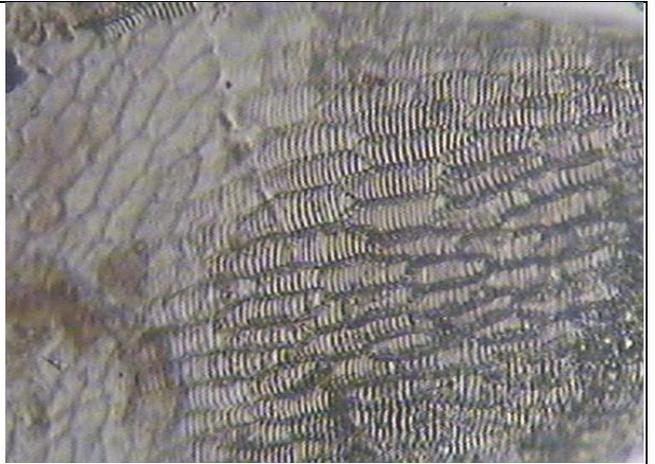
5. Trillmich K. G. K. 1983. The mating system of the marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 63:141-172.
6. Trivers, R. L. 1976. Sexual selection and resource accruing abilities in *Anolis garrnani*. *Evolution*. 30: 253-269.
7. Turner F.B, Lannom, Jr. J.R., Medica P.A, and Hoddenbach G.A. 1969. Density and composition of fenced populations of leopard lizards (*Crotaphytus wislizenii*) in southern Nevada. *Herpetologica*. 25, 247-257.
8. Valverde J. A. 1967. Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. C.S.I.C. Monografias de Ciencia Modems. Madrid. 219 pp.
9. Vézina A.F. 1985. Empirical relationships between predator and prey size among terrestrial vertebrate predators. *Oecologia*. 67 : 555–565.
10. Vicente L.A., Araujo P.R., Barbault R., 1995. Ecologie trophique de *Podarcis bocagei berlengensis* et de *Lacerta lepida* (Sauria, Lacertidae) sur l'île de Berlenga (Portugal). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*. 50 : 317–351.
11. Vitt, L. J. and J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: Resolution of a paradox. *Amer. Natur.* 112: 595-608.
12. Vitt L. J. et Cooper W. E. 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps* : an example of sexual selection. *Canadian Journal of Zoology*. 63:995-1002.
13. Walton, B.M. & Bennett, A.F. 1993. Temperature-dependent color change in Kenyan chameleons. *Physiological Zoology*. 66, 270–287
14. White G. et Garott R.1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, New York, 383 p.
15. Wikelski M., Carbone C., et Trillmich F. 1996. Lekking in marine iguanas: female grouping and male reproductive strategies. *Animal Behaviour*. 52:581-596.
16. Zamora-Camacho F. J., Reguera S., Moreno-Rueda G. 2014. Bergmann's Rule rules body size in an ectotherm: heat conservation in a lizard along a 2200-metre elevational gradient. *Journal of Evolutionary Biology*. 2, 2820-2828.
17. Znari M., El Mouden E.H., Benfaïda H., Boumezzough A. 2000. Partage des ressources spatiales et trophiques au sein d'un peuplement de lézards insectivores des Jbilettes centrales (Maroc Occidental). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*. 55 : 141–160.

ANNEXE

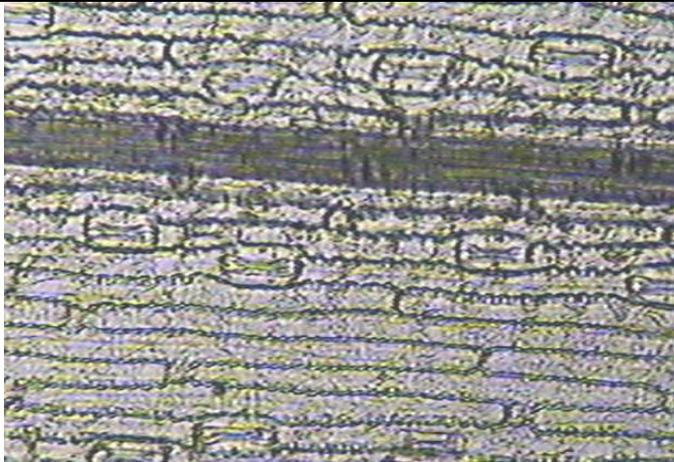
ATLAS PHOTOGRAPHIQUE



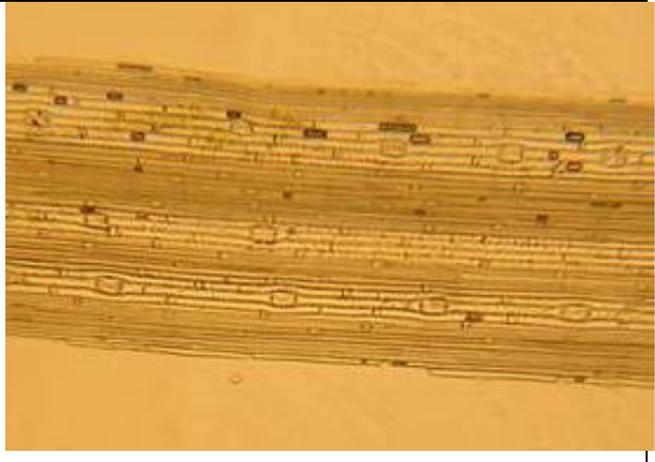
Tuberaria guttata (feuille X 10)



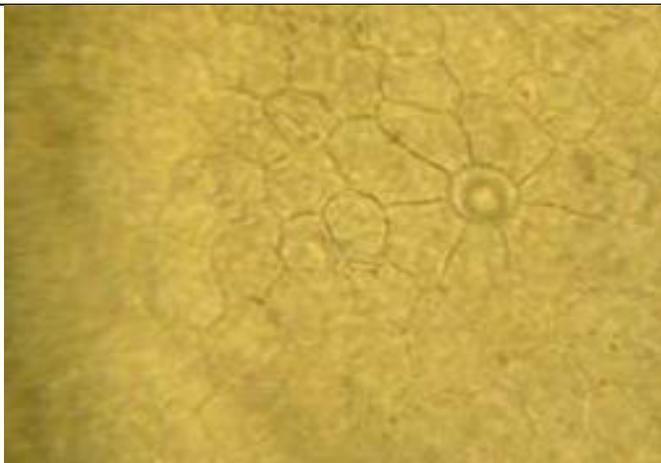
Tuberaria guttata (graine X 10)



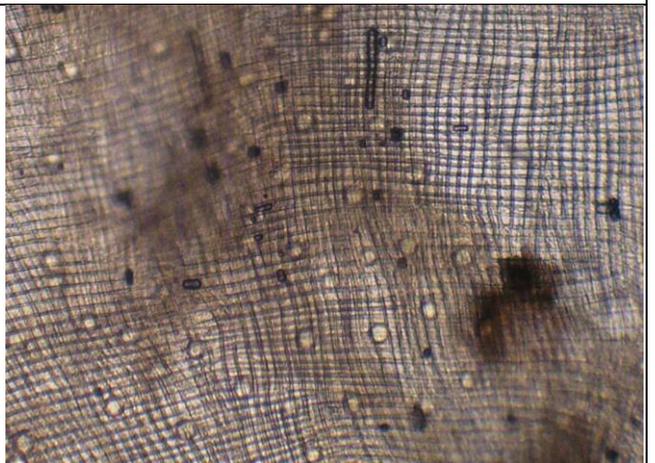
Hordeum murinum (feuille X 10)



Hordeum murinum (Tige X 10)



Lotus scorpioïdes (feuille X 40)

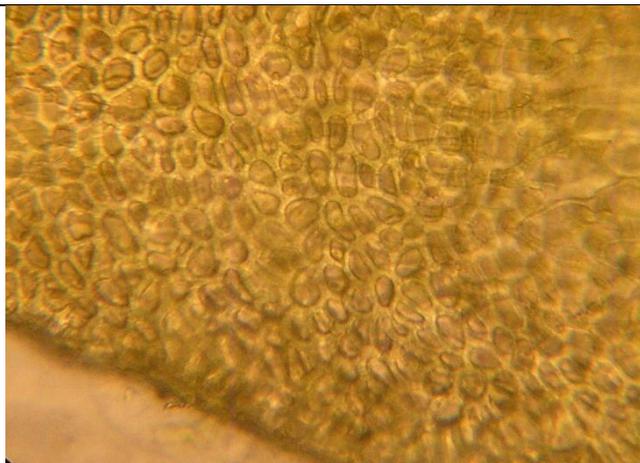


Lotus scorpioïdes (graine X 10)

ATLAS PHOTOGRAPHIQUE (suite)



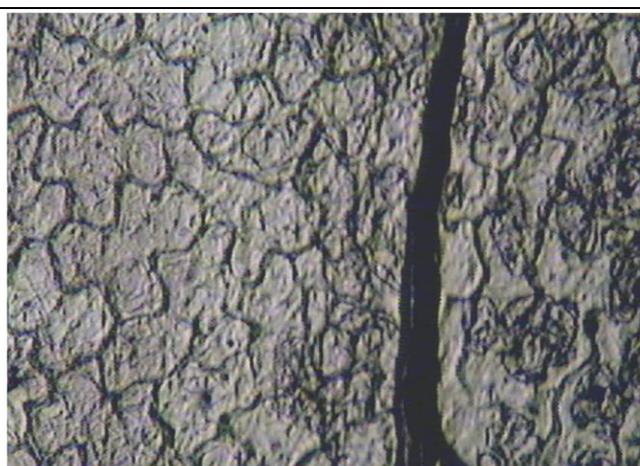
Linaria pinifolia (feuille X 10)



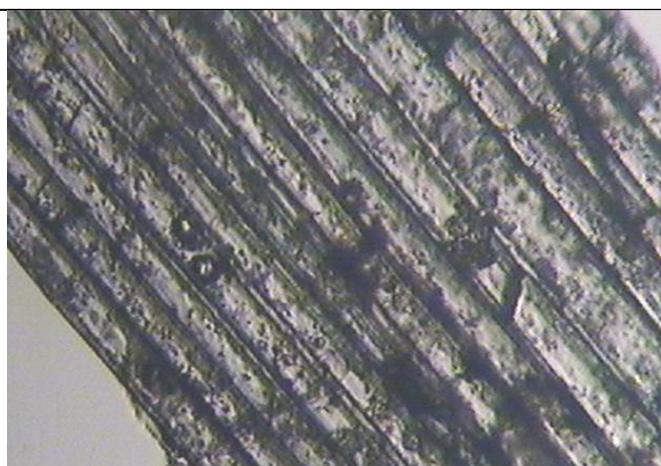
Linaria pinifolia (graine X 40)



Amaranthus albus (tige X 10)



Amaranthus albus (feuille. face sup X 40)

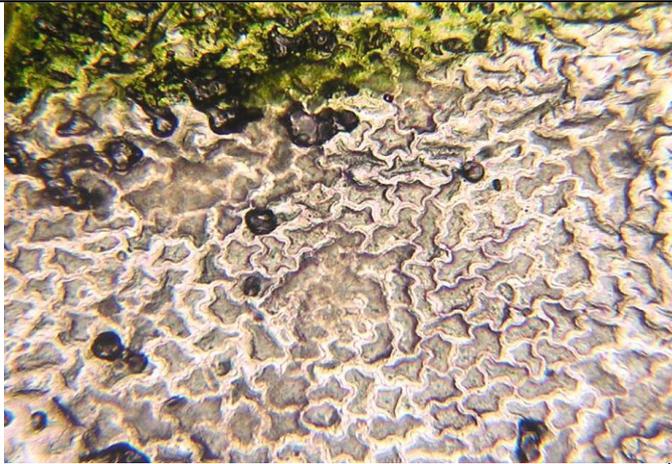
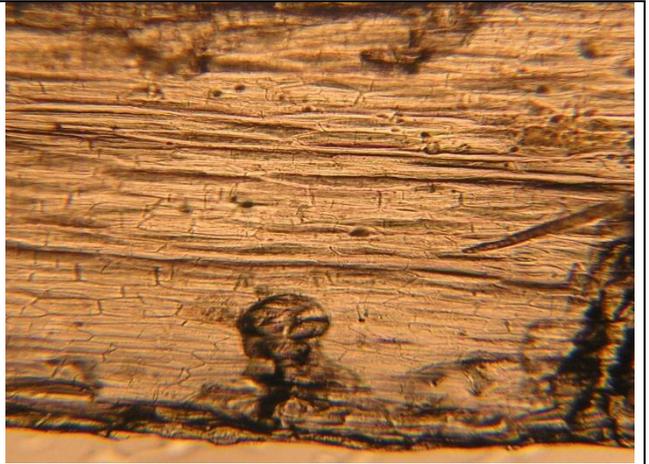
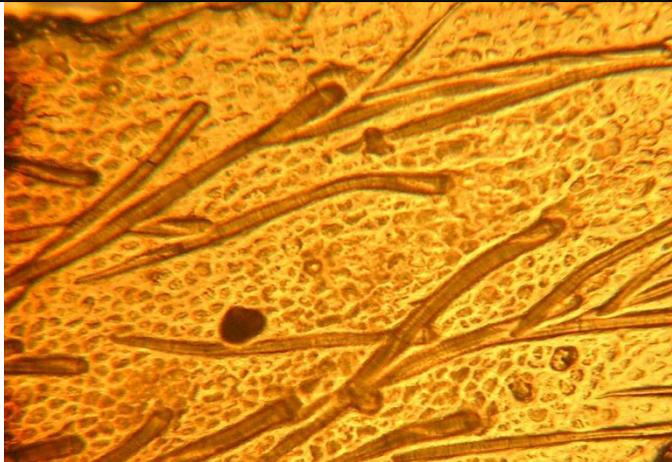
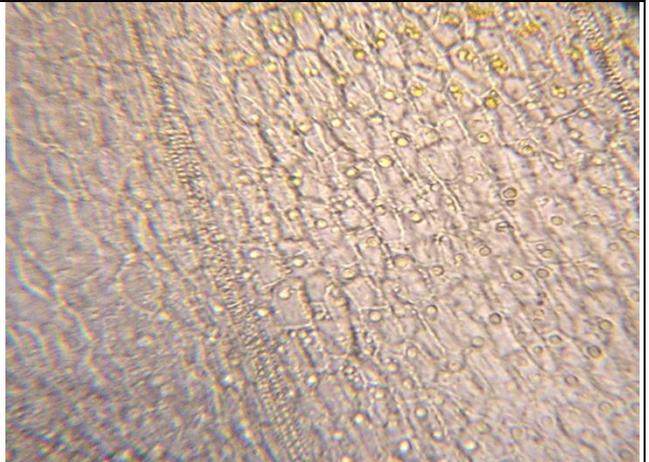
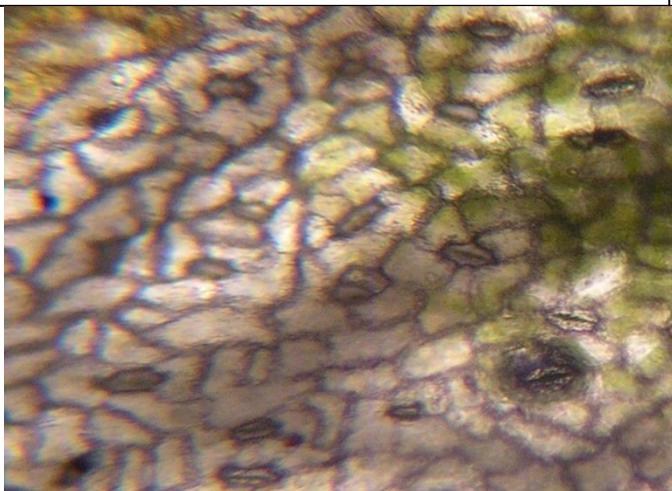
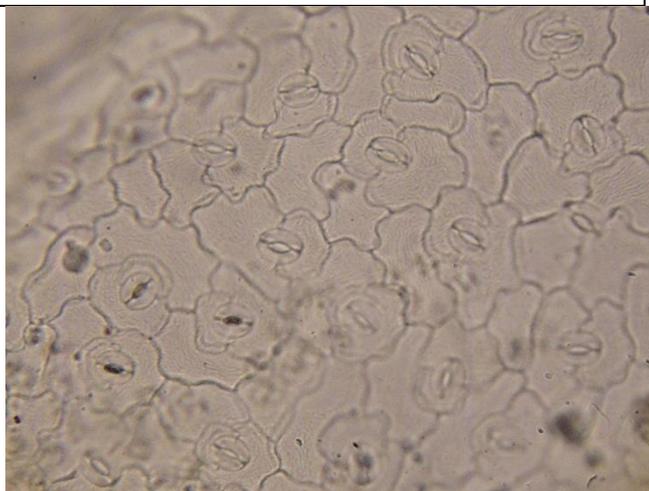


Paronychia argentea (tige X 40)

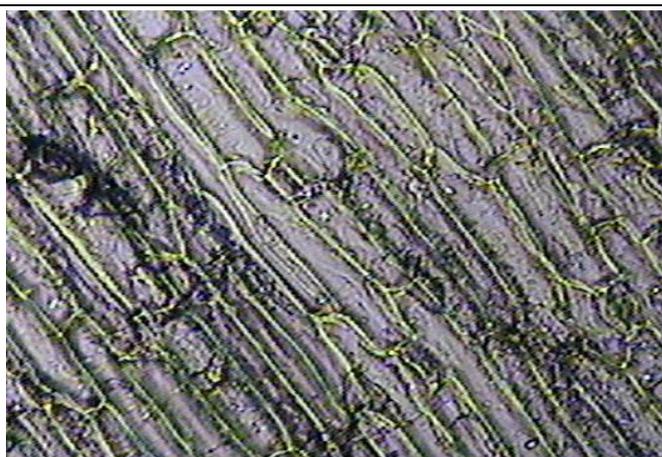
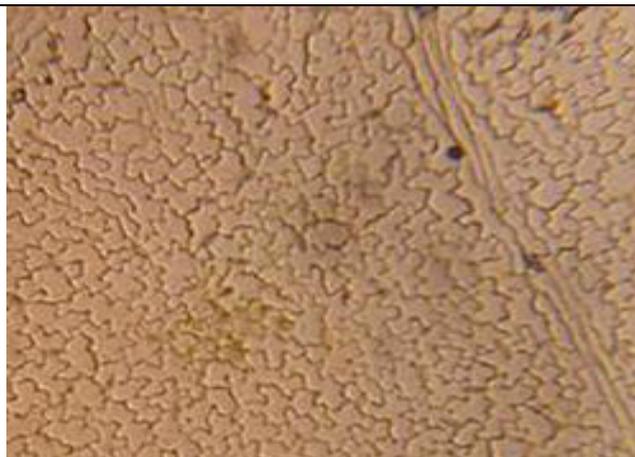
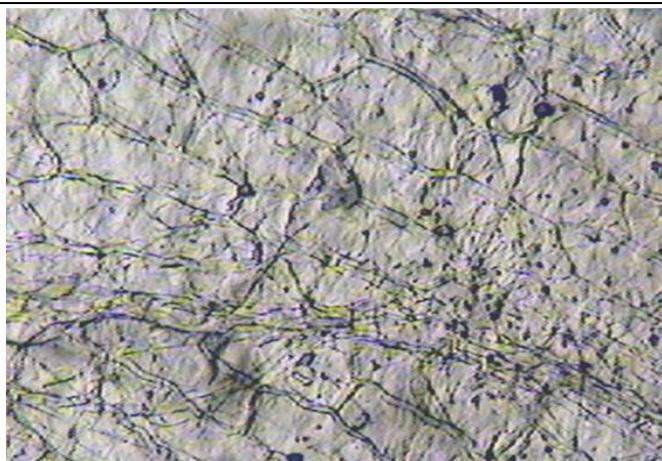
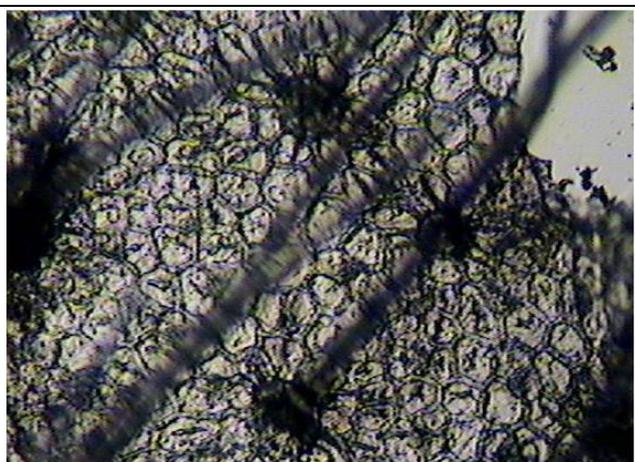


Paronychia argentea (pétale X 40)

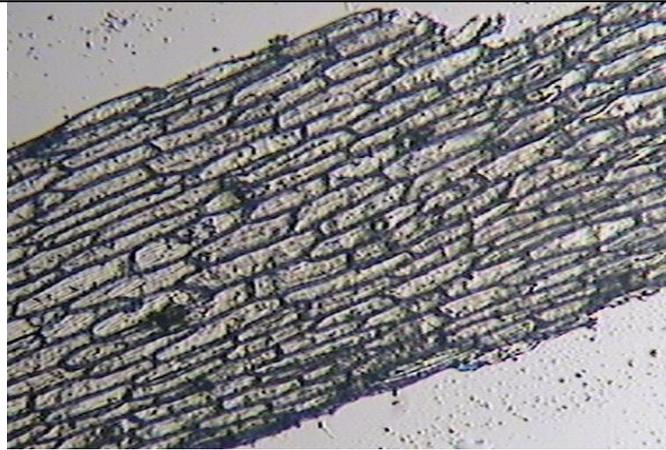
ATLAS PHOTOGRAPHIQUE (suite)

*Smilax aspera* (feuille sup X10)*Smilax aspera* (tige X10)*Lotus ornithopodioides* (feuille sup X10)*Lotus ornithopodioides* (pétale X 40)*Daphne gnidium* (feuille sup X 10)*Lamium sp* (feuille X 10)

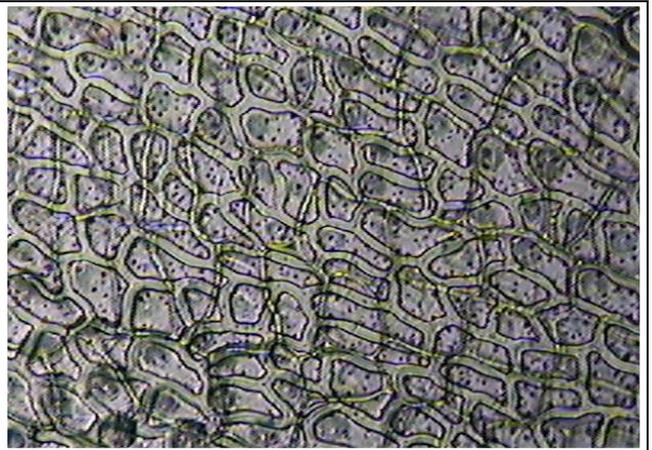
ATLAS PHOTOGRAPHIQUE (suite)

*Chrysanthemum myconis* (tige X 40)*Rubus ulmifolius* (feuille X 10)*Evax pygmaea* (feuille face sup X 40)*Evax pygmaea* (tige X 40)*Trifolium sp2* (tige X 40)*Trifolium sp2* (feuille X 10)

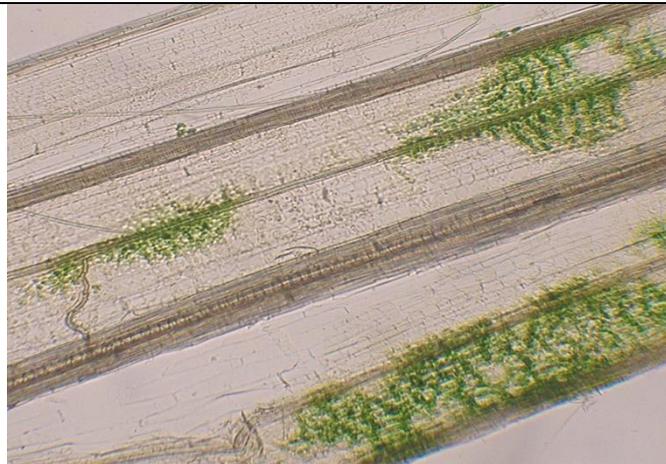
ATLAS PHOTOGRAPHIQUE (suite)



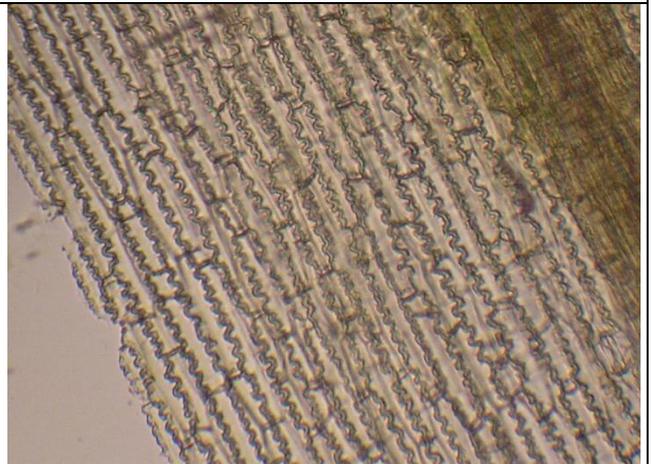
Anagallis arvensis (feuille sup X 10)



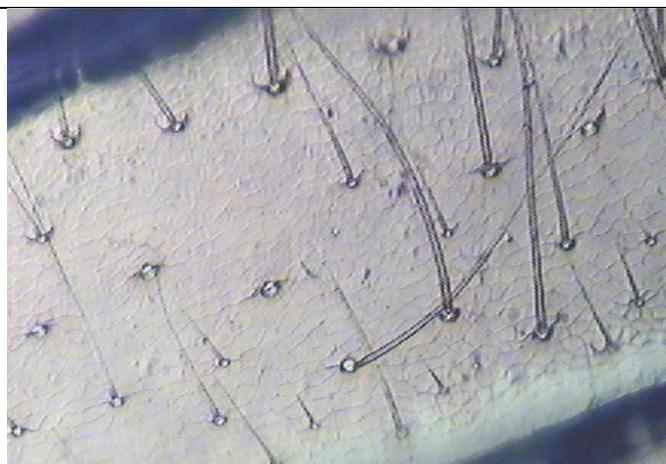
Anagallis arvensis (graine X10)



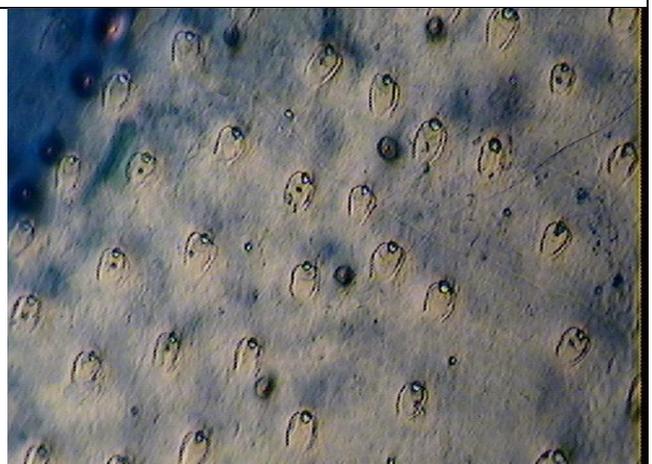
Carex remota (feuille X 10)



Carex remota (tige X 10)



Cuticule d'invertébré



Cuticule d'invertébré

PUBLICATIONS

Original article

Food choice of an Algerian population of the spur-thighed tortoise, *Testudo graeca*

RACHID ROUAG¹, CHAHIRA FERRAH², LUCA LUISELLI³,
GHOLEM TIAR², SLIM BENYACOU², NADIA ZIANE²
AND EL HASSAN EL MOUDEN⁴

¹Centre universitaire d'El Tarf, 36100 El Tarf, Algérie; Rachid.Rouag@yahoo.fr

²Département de Biologie, Université Badji Mokhtar, BP 12, El Hadjar, 23000 Annaba, Algérie

³F.I.Z.V. (Ecology) and Centre of Environmental Studies Demetra s.r.l., via Olona 7,
00198 Roma, Italia; lucamli@tin.it

⁴Faculté des Sciences, Semailia Département de Biologie, Université Cadi Ayyad, BP 2390,
40000 Marrakech, Maroc

Abstract.—The diet of an Algerian population of spur-thighed tortoise (*Testudo graeca*) was studied with the aims of exploring: (i) the variation in diet among males, females and juveniles, (ii) the relationships between consumption and relative availability of the plant species, and (iii) which plant tissues, vegetative or reproductive, are eaten by tortoises. We recorded more than forty plant species at the study area, with monocot species ($n = 7$) having a greater percent cover than that of dicot species ($n = 31$ species) or Gymnospermae ($n = 2$). Tortoise diet was studied by categorising 4422 plant and animal fragments in faecal pellets of 20 males, 16 females and eight juveniles. Tortoises ate a wide variety of plant species, including 13 dicots and three monocots, and occasionally invertebrates. The number of fragments for a plant species was correlated with plant species cover, and plant vegetative tissues exceeded plant reproductive tissues in the faeces. Dicots (Fabaceae, Composeae, Primulaceae, and Caryophyllaceae) accounted for over 70% of the diet (faecal fragments). The high dietary (niche) overlap, and null model analysis (RA3 algorithm with 30,000 Monte Carlo simulations), indicate that males, females and juveniles did not partition food resources; all three groups ate the same plant species.

Key words.—Testudinidae, herbivory, north Africa, feeding, faecal pellet analysis.

Most extant reptiles are carnivorous (crocodiles, snakes, lizards, freshwater turtles), with herbivory being unusual (in freshwater turtles), rare (in lizards), exceptionally rare (in crocodiles), or nonexistent (in snakes; Halliday & Adler 2002). Terrestrial chelonians, especially members of the family Testudinidae, are unusual among reptiles in that typically they are herbivorous, with few species being omnivorous or mainly carnivorous (Ernst & Barbour 1989; Hailey *et al.* 2001; Luiselli 2006). Studying foraging ecology may be very

instructive for understanding other aspects of life-history and evolution of these reptiles (*e.g.*, Luiselli 2006), and scientists are beginning to carefully analyse the dietary habits of testudinids (*e.g.*, MacDonald & Mushinsky 1988; Jennings 1993; Luiselli 2003; El Mouden *et al.* 2006). Such detailed dietary studies are necessary to help us understand the main patterns of tortoise foraging ecology.

The spur-thighed or Moorish tortoise (*Testudo graeca graeca* Linnaeus, 1758) has a wide dis-

tribution in north Africa (Maghreb and Cyrenaica), southern Spain, the Balearic Islands, and in the Balkans east to the Caucasus, Syria, Lebanon, Israel, Jordan, Iran and Iraq (Ernst & Barbour 1989; Fritz & Havas 2007). The species has been studied widely in terms of ecology, demography and geographic variation (*e.g.*, Braza *et al.* 1981; Díaz-Paniagua *et al.* 1995, 1996 & 2001; Bailey & Highfield 1996; El Mouden *et al.* 2001; Van der Kuyl *et al.* 2002; Ben Kaddour *et al.* 2005; Rouag *et al.* 2007). However, *Testudo graeca* foraging ecology has been studied little in the wild (Andreu 1987; Cobo & Andreu 1988), with only one study from northern Africa (El Mouden *et al.* 2006).

Animal foraging and feeding ecology are influenced complexly by many factors, including several abiotic and biotic elements of the animal's environment (Stephens & Krebs 1986; Berdoy & MacDonald 1991). Thus, to portray reliably the feeding ecology of a species, we need independent studies from disparate geographic and bioclimatic conditions within the species' range (Stephens & Krebs 1986). Additionally, evaluating the feeding ecology of populations where other information (*e.g.*, population ecology) is known enhances analysis and interpretation in light of the complex links among ecologically relevant variables (*e.g.*, energy availability, age and reproductive performance; Bonnet *et al.* 1998; Zuffi *et al.* 2008). In this paper we aim to evaluate aspects of the feeding ecology of spur-thighed tortoises from a part of the range where their feeding habits are unknown, north-eastern Algeria, but for a population where demography has been assessed (Rouag *et al.* 2007). Here we evaluate (i) dietary variation among groups (*i.e.*, males, females and juveniles), (ii) the relationships between consumption and relative availability of the various plant species, (iii) whether vegetative or reproductive tissues are eaten, and (iv) intraspecific partitioning of food resources.

MATERIALS AND METHODS

STUDY AREA

We studied *Testudo graeca* in the Parc National d'El Kala, in northeastern Algeria. The study area is a part of the northeastern Algerian Tell, and is situated between 36°43'N and 36°57'N and between 07°43'E and 08°37'E. The climate is Mediterranean, with most of the annual rainfall (630 mm) falling during the winter months.

The study area was a 30 ha parcel of Mediterranean 'maquis' vegetation, dominated by dwarf palms (*Chamaerops humilis*) on a sandy soil, with a forest of black alders (*Alnus glutinosa*) at the site's edge. About 50% of the habitat was heavily disturbed, with extensive agricultural areas surrounding the maquis patches. Bushes had a mean height of 32.4 cm and a relative cover of 19.4%. The grasses averaged 2.3 cm tall with relative cover exceeding 70% (Rouag *et al.* 2007).

RESEARCH PROTOCOL

Plant availability.—We surveyed plants during April 2007, coinciding with the peak activity period for Moorish tortoises (R. Rouag, C. Ferrah, L. Luiselli, G. Tiar, S. Benyacoub, N. Ziane and E. El Mouden, unpublished data). We used a line-intercept method to visually estimate the relative cover of plant species in 30 independent, randomly-chosen 430 m line transects. Relative cover was estimated for each 10m-long station, placed every 30 m along each transect to avoid the study area boundaries, using the Braun-Blanquet & Pavillard (1929) categories: +, for species present but rare (<1% of study area), and 1 to 5 respectively, for species covering less than 5% (score = 1), 5-25% (2), 25-50% (3), 50-75% (4), or 75 to 100% (5). Stations were placed outside very disturbed areas. Plant species were

identified using keys in Quezel & Santa (1963).

Tortoise diet.—We quantified *T. graeca* diet by analysing faecal pellets collected in spring 2007, in exactly the same period as we did plant surveys. Faecal pellet analysis has been widely employed on tortoises (*e.g.*, MacDonald & Mushinsky 1988; Luiselli 2003) because it is noninvasive and unlikely to harm low-density species (Luiselli 2006). However, this method may pose biases in that softer materials may be digested so that they are unidentifiable in the faecal fragments (Demuth & Buhlmann 1997; Gunzburger 1999; Pincheira-Donoso 2008); this bias has not been quantified. Faeces were collected from wild tortoises during random walks throughout the study area. Once captured, tortoises were marked individually by carapace scale notching, sexed, and identified as male, female or juvenile for intraspecific analyses (*e.g.*, Bury & Luckenbach 1977; Rouag *et al.* 2007). Adults were distinguished from juveniles based on the appearance of narrower growth annuli that occur at maturity (Castanet & Cheylan 1979; Diaz-Paniagua *et al.* 2001; Rouag *et al.* 2007). Tortoises typically defecated during capture and manipulation. Their faecal pellets were collected, placed in ethanol (50% v/v), and stored in plastic vials for subsequent analysis. Then the tortoises were released at their capture points. To avoid pseudoreplication, only one pellet was collected per tortoise.

Faecal pellets were air dried, homogenised in a mortar, decoloured using Javel's water (Massemin 1992), and sieved under a series of 0.4–0.8 mm sieves (Chapuis 1980). Fragments longer than 0.4 mm were dried again, washed in a 50% (v/v) glycerine-water solution and repulverised to make a fine, homogeneous sample, and added back to the sample to help produce a large number of fragments (Rodde 1977; Butet 1985). Rodde's technique (Rodde 1977) was used to identify and count all fragments via light microscopy (x100; Microscope

Carl Zeiss). According to Rodde's technique, three microscope slides were prepared for each sample, and fragments were counted on three horizontal lines, separated by 2 mm, on each slide (El Mouden *et al.* 2006).

Most plant fragments in faeces were identified to species level using a photographic atlas of all plant species identified at the study area; some were identifiable only to higher taxonomic levels. Identification followed Baumgartner & Martin's microhistological method (see Rodde 1977, Chapuis 1980), which has been widely used for analysing diets of mammalian herbivores. The micro-morphological criteria for plant identification included the shape, size and general feature of cells, cellular inclusions, density and distribution of stomata, and the morphology of external epidermal structures. We were unable to prepare a photographic identification atlas for invertebrates, so we limited these identifications to the presence or absence of invertebrate tissue.

Statistical analyses.—Using diet composition (% of total fragments), dietary diversity (H' , sensu Spellerberg & Fedor 2003) and equitability indices (E) were calculated according to Shannon & Weaver's formulas (1949). H' and E differences among groups (males, females and juveniles) were calculated by a matrix permutation test, contrasting the actual data matrix with data generated by 5000 random bootstraps, and then applying the Mantel's test (Manly 1997). Food niche overlap (O_{jk}) among groups was calculated by Pianka's (1986) symmetric equation, with values ranging from 0 (no overlap) to 1 (total overlap). To test the hypothesis that there was intraspecific resource partitioning for food, we employed null model analysis (*e.g.*, Gotelli and Graves 1996) on niche overlaps. The occurrence of non-random intraspecific food resource partitioning in *T. graeca* was tested by contrasting the original data matrices with simulated data matrices generated by Monte Carlo simulations (Gotelli &

Graves 1996). Randomisation algorithm RA3 (Lawlor 1980) was used as it is robust for niche overlap studies (Gotelli & Graves 1996). RA3 tests for guild structure by conserving niche breadth for each population group, but destroying guild structure manifested by the resource utilisation matrix's zero structure (Gotelli & Graves 1996). To avoid algorithm biases (Lehsten & Harmand 2006), for each pair of groups (male-female, male-juvenile and female-juvenile), 30,000 random Monte Carlo permutations were generated. This number of permutations ensures that algorithm biases are avoided. Niche overlap values were calculated for each of these randomly generated matrices, and then compared to expected mean overlap values generated from permutations. Occurrence of significant intraspecific food resource partitioning between population groups was assumed if $P_{\text{obs} < \text{exp}} < 0.05$ (Gotelli & Graves 1996). Plant availability data were used in the niche overlap calculations and in the algorithm computations (Gotelli & Entsminger 2001). To test for dietary differences among the three groups, we used contingency table (X^2) tests on the number of individual tortoises that ate the different plant species. The P -level criterion was adjusted using the Bonferroni Method. The relationships between plant species availability and consumption (% of faecal fragments) were assessed by Spearman's rank correlation coefficient. Statistical analyses, with all tests being two-tailed and alpha set at 5%, were performed using SPSS (Version 11.0) and Statistica (Version 7.0) software. Monte Carlo simulations and niche overlaps were calculated using Ecosim (Version 7.68, Acquired Intelligence Corp., Kesity-Bear) software.

RESULTS

Plant species diversity and abundance.—We recorded more than 40 plant species, and assessed the relative cover of 31 dicot, 7 monocot and 2 Gymnosperm species (Table 1). Although Dicotyledons occurred at every sampling station, Monocotyledons covered more area. Monocots covered more than 50% of the study area, with a preponderance of species belonging to Poaceae (Graminaceae), primarily *Hordeum murinum* and *Cynodon dactylon* (Table 1).

Diet composition of tortoises.—We analysed faeces from 44 Moorish tortoises (20 adult males, 16 adult females, and eight juveniles) and categorised 4422 faecal fragments. Faecal analysis revealed that tortoises ate a wide variety of plants and, to a much lesser degree, invertebrates (Table 2). Based on the frequency of fragments in the faeces, plant consumption varied considerably among species (range per group = 0.1 to 13%, Table 2).

For dicots, vegetative fragments (>51% of total) were more common than were reproductive fragments (7.8%; X^2_1 test: $P < 0.01$). Vegetative parts of Monocotyledons accounted for 29.4% of all faecal fragments, but there were no fragments of monocot reproductive tissues (Table 2). Invertebrate remains accounted for only 3.2% of the total fragments and were consumed less than plant fragments (X^2_1 test, $P < 0.0001$).

The tortoises ate at least 16 plant species, including three monocots and at least 13 dicots (Table 2). The most common fragments belonged to the families Fabaceae, Compositae (Asteraceae), Primulaceae, Poaceae and Cyperaceae. *Trifolium* sp. was the most common genus identified, accounting for 12 to 17% of total fragments (depending on tortoise group), and was abundant in the field (Cover index = 2, Table 1). Among monocots, Poaceae

Table 1. Relative cover indices* of plant species in the 30 ha study area of the Park National d'El Kala, in northeastern Algeria, April 2007.

Plant Taxa		Cover
Dicotyledons		
Family	Species	
Amaranthaceae	<i>Amaranthus albus</i>	+
Apiaceae	<i>Chimaphila umbellata</i>	+
	<i>Daucus carota</i>	+
	Other unidentified Apiaceae	+
Apocynaceae	<i>Nerium oleander</i>	+
Asteraceae	<i>Centaurea napifolia</i>	+
	<i>Chrysanthemum coronarium</i>	1
	<i>Evax pygmaea</i>	1
	<i>Galactites tomentosa</i>	+
	<i>Ormenix mixta</i>	1
	Unidentified Asteraceae	2
Boraginaceae	<i>Cynoglossum</i> sp.	1
	<i>Echium plantagineum</i>	1
Campanulaceae	<i>Campanula dichotoma</i>	+
Caryophyllaceae	<i>Paronychia argentea</i>	1
Cistaceae	<i>Tuberaria guttata</i>	1
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> sp.	+
Fabaceae	<i>Coronilla scorpioides</i>	1
	<i>Lotus ornithopodioides</i>	1
	<i>Trifolium arvense</i>	1
	<i>Trifolium campestre</i>	1
	<i>Trifolium</i> sp.	2
Lamiaceae	<i>Lamium</i> sp.	+
	<i>Mentha pulegium</i>	+
	<i>Mentha rotundifolia</i>	+
Plantaginaceae	<i>Linaria pinifolia</i>	2
Polygonaceae	<i>Rumex bucephalophorus</i>	1
Primulaceae	<i>Anagalis arvensis</i>	1
Rosaceae	<i>Rubus ulmifolius</i>	2
Rubiaceae	<i>Rubia peregrina</i>	+
Thymelaeaceae	<i>Daphne gnidium</i>	+
Monocotyledons		
Family	Species	
Alliaceae	<i>Allium triquetrum</i>	1
Arecaceae	<i>Chamerops humilis</i>	+
Cyperaceae	<i>Carex remota</i>	1
Iridaceae	<i>Iris pseudacorus</i>	1
Poaceae	<i>Cynodon dactylon</i>	4
	<i>Hordeum murinum</i>	4
Smilacaceae	<i>Smilax aspera</i>	1
Gymnospermae		
Pteridophyta		
Family	Species	
Polypodiaceae	<i>Polypodium vulgare</i>	2
Pinophyta		
Family	Species	
Cupressaceae	<i>Juniperus oxycedrus</i>	+

* Braun-Blanquet & Pavillard (1929), the relative abundance scores represent: +, species present but very rare (<1% of study area), and 1 to 5 respectively, for species covering less than 5% (score = 1), 5-25% (2), 25-50% (3), 50-75% (4), or 75 to 100% (5).

Table 2. Relative abundance (%) of fragments identified in the faeces of 20 male, 16 female and eight juvenile *Testudo graeca*. The number of fragments counted was 1700, 1516 and 1206 for males, females and juveniles, respectively. The vegetative parts included leaves and stems. The reproductive parts included flowers and seeds.

Taxa		Male	Female	Juvenile
Monocotyledons				
<i>Cynodon dactylon</i>	leaves	11.88	8.97	9.95
	stems	2.53	2.11	2.74
<i>Hordeum murinum</i>	leaves	8.06	10.29	7.79
	stems	2.00	2.31	1.66
<i>Carex remota</i>	leaves	3.53	9.04	-
	stems	1.71	2.84	-
	Monocot vegetative	29.71	35.55	22.14
	Monocot total	29.71	35.55	22.14
Dicotyledons				
<i>Anagalis arvensis</i>	leaves	2.71	3.76	1.82
	stems	0.88	1.52	0.91
	seeds	0.35	1.98	1.00
Apiaceae indet.	leaves	2.47	0.73	1.82
	stems	-	-	0.50
Asteraceae	leaves	2.65	1.58	2.82
	stems	9.06	3.96	0.50
<i>Chrysanthemum coronarium</i>	leaves	3.06	1.65	2.82
	stems	-	0.20	0.83
<i>Coronilla scorpioides</i>	leaves	1.06	1.85	1.91
	stems	-	0.20	2.82
	seeds	0.65	1.72	0.75
<i>Cynoglossum</i> sp.	leaves	3.12	0.99	2.32
	stems	-	0.33	1.24
<i>Linaria pinifolia</i>	leaves	0.71	1.32	1.24
	stems	-	0.13	-
	seeds	0.29	1.12	0.17
<i>Lotus ornhithopodioides</i>	leaves	4.82	1.52	1.66
	stems	0.76	0.66	1.49
	flowers	2.12	1.72	1.82
<i>Ormenix mixta</i>	leaves	0.35	-	-
	stems	1.53	-	-
<i>Paronychia argentea</i>	leaves	1.18	1.19	1.41
	stems	-	0.13	0.66
	flowers	1.53	1.32	2.07
<i>Trifolium arvense</i>	leaves	1.65	1.58	2.40
	stems	0.47	0.66	0.75

Table 2 continued.

Taxa		Male	Female	Juvenile
<i>Trifolium</i> sp.				
	leaves	13.24	10.03	11.44
	stems	3.53	2.31	3.57
<i>Tuberaria guttata</i>				
	leaves	1.88	3.23	4.56
	stems	2.70	3.82	2.82
	seeds	0.59	2.11	2.57
	Dicot vegetative	57.82	43.34	52.32
	Dicot reproductive	5.53	9.96	8.37
	Dicot total	63.35	53.30	60.70
Undetermined plant (vegetative)		6.59	8.05	9.95
Undetermined invertebrate		0.36	3.10	7.21
Total		100	100	100

(i.e., *Cynodon dactylon* and *Hordeum murinum*) were important food items (Table 2) and covered considerable area (Cover index = 4). Several species, such as *Paronychia argentea*, *Cynoglossum* sp., and *Chrysanthemum coronarium* (Table 2), were rare in the environment (scored + or 1) and faeces. However, tortoises ate some rare species disproportionate to their availability. For instance, among the species with abundance score = 1, *Carex remota* and *Lotus ornithopodiodes* were consumed regularly (Table 2). Overall, species consumption (% of faecal fragments) was correlated to plant species availability ($r_s = 0.57$, $n = 16$, $P < 0.01$).

Dietary comparisons among groups.—The frequency of faecal fragments seemed similar among groups (Table 2). For monocots, neither the male-female nor adult-juvenile comparison was significant (both $X^2_1 < 4.47$, $P > 0.480$). Similarly, the frequency of vegetative and reproductive plant tissues, whether or not including monocots and dicots, did not differ between sexes ($X^2_1 = 2.118$, $P = 0.548$) or between juveniles, males and females ($X^2_2 = 6.097$, $P = 0.107$). The data showed a slight suggestion that seeds and invertebrates were consumed differently among groups. However,

using the Bonferroni-adjusted criterion ($P = 0.016$), there were no sexual ($X^2_1 = 14.93$, $P = 0.037$) or adult-juvenile ($X^2_1 = 16.05$, $P = 0.025$) differences in seed fragments or invertebrate fragments (sexes: $X^2_1 = 5.101$, $P = 0.024$); adult-juvenile: $X^2_1 = 3.887$, $P = 0.049$).

Diet diversity was nearly identical in males ($H' = 3.693$), females ($H' = 3.712$) and juveniles ($H' = 3.702$; differences not significant, $P > 0.25$ with Mantel test). Equitability was also relatively high, and not statistically different among males ($E = 0.886$), females ($E = 0.908$), and juveniles ($E = 0.925$; $P > 0.15$ with Mantel test). Food niche overlap values were very high between males and females ($O_{jk} = 0.972$), males and juveniles ($O_{jk} = 0.986$), as well as females and juveniles ($O_{jk} = 0.957$). The mean observed index ($O_{jk} = 0.972$) was greater than the simulated values ($O_{jk} = 0.459 \pm 0.019$) in 29,997 simulations out of 30,000. The $P_{\text{obs} < \text{exp}} = 0.999$, thus rejecting the hypothesis of an intraspecific resource partitioning for food. Furthermore, the observed index was significantly higher than the simulated value ($P < 0.0001$), suggesting all groups ate the same foods.

DISCUSSION

Algerian spur-thighed tortoises were essentially plant-eaters, occasionally consuming invertebrates. Their diet is consistent with broad dietary patterns exhibited by the Testudinidae (*e.g.*, Ernst & Barbour 1989; El Mouden *et al.* 2006; Luiselli 2006). The variety of plant species eaten by Algerian tortoises was much less than that eaten by conspecific populations from Spain (88 species, Andreu 1987) and Morocco (34 species, El Mouden *et al.* 2006), probably reflecting the relatively low species richness of plants at our study area. Our tortoises ate 40% of the plant species available, so the tortoises appeared relatively generalist in their food choices. It is likely that this percentage would be higher if our study extended for a longer time span. Dietary generalism was also confirmed by the positive relationship between plant species available and consumed by tortoises at the study area.

Plant selection by terrestrial vertebrate herbivores is determined by several criteria including plant species phenology, nutritional quality (Robbins 1993), presence of toxic or indigestible plant parts (*e.g.*, Lagarde *et al.* 2003), rates of food passage in the digestive tract (*e.g.*, Tracy *et al.* 2006), and animal energy and water requirements. There is a strong selection for plants with high nutritive value (*e.g.*, Frase & Armitage 1989). In our study area, plant selection by tortoises seemed to be directed towards vegetative parts of plants, with a preference for a few dicot families. This selection is likely due to high contents of certain nutrient (*e.g.*, phosphorus, sodium and calcium, Carey *et al.*, 1985) in dicots compared to monocots (*e.g.*, Poaceae). For instance, Fabaceae are richer in nitrogen and minerals than are Poaceae (Carey *et al.* 1985), and Fabaceae (*Trifolium* sp.) was the primary faecal fragment in our study. Conversely, some nutrients (*e.g.*, neutral detergent fibre) may be higher in monocots than in dicots (Henen *et al.* 2005; BT Henen and MD

Hofmeyr, pers. comm.). Similar to our study, Gopher tortoise (*Gopherus polyphemus*; Garner & Landers 1981) food choices depended on plant nutritional quality, with a clear preference for Fabaceae. Fabaceae were also the main food component for another desert tortoise, *Gopherus agassizii* (Jennings 1983).

Moorish tortoises consumed substantial amounts (3.7 to 7.3 %) of the scarlet pimpernel (*Anagalis arvensis*), a toxic plant species that is avoided by herbivorous mammals (El Mouden *et al.* 2006). *Anagalis arvensis* is also eaten by Moroccan *Testudo graeca*, and its consumption may be due to the anti-helminthic properties of this plant (El Mouden *et al.* 2006). Other tortoise species also eat plants toxic to mammalian herbivores (Milton 1992; Meek 1985, Kabigumila 2001, Henen *et al.* 2005). Monocots, mostly grasses, accounted for nearly 30% of the Moorish tortoise diet. This is likely correlated to the high availability of monocots, and is a further indication of these tortoises being relatively generalist in their food choices.

Although vegetative parts of plants constituted the main dietary component for *T. graeca*, they also ate seeds and flowers. Invertebrates were consumed occasionally, especially by juveniles. Juveniles probably eat invertebrates for their high protein contents, which may help juveniles grow. The presence of invertebrates in diets of herbivorous tortoises is a widespread occurrence (*e.g.*, Cloudsley-Thompson 1970; MacDonald & Mushinsky 1988; Mason *et al.* 1999), may help provide nutrients for tortoises and may enhance the assimilation of certain other nutrients (*e.g.*, Bjorndal 1991). In tropical Africa, terrestrial tortoises (genus *Kinixys*) have a predominantly carnivorous diet (Hailey *et al.* 2001; Luiselli 2003). In agreement with the present study, juveniles of other terrestrial and freshwater chelonians are more carnivorous than their adults (*e.g.*, Ernst & Barbour 1989).

Overall, Moorish tortoises were generalist and opportunists in that they fed frequently upon several of the most available plant species (*Trifolium* sp, *Cynodon dactylon*, and *Hordeum murinum*) and rarely upon several of the least available plant species (*Anagalis arvensis*, *Coronilla scorpioides*, *Tuberaria guttata*, and *Carex remota*). However, Moorish tortoises avoided other plant species that were not rare (e.g., *Evax pygmaea* and *Rumex bucephalophorus*).

Our study suggests that tortoises in this population did not partition food resources intraspecifically, and that intraspecific competition does not occur or is not strong. Although having the same diet is one criterion for competition to occur, we could not document whether a) one group influenced the availability of a resource, and b) one group's use of a resource was influenced by another group's use of that resource. Null model analyses showed that our diet data do not conform with the mathematical structure representative of a competitively-structured assemblage. The fact that the observed dietary overlap values between groups was significantly higher than the simulated value ($P < 0.0001$) suggests that all three groups ate the same foods.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Dr. L. Brinis and Dr. M. Benslama for the use of their laboratories while conducting this study, and Dr. G. De Belair for his help in the identification of plant species. Permits to capture and analyse the tortoises used in this study were provided by M. Benjedid, Director of the 'Parc National d'El Kala'.

LITERATURE CITED

- ANDREU, A.C. 1987. Ecología y dinámica poblacional de la tortuga mora, *Testudo graeca*, en Doñana. Tesis Doctoral, University de Sevilla.
- BAILEY, J.R. & A.C. HIGHFIELD. 1996. Observations on ecological changes threatening a population of *Testudo graeca graeca* in the Souss Valley, southern Morocco. *Chel. Cons. Biol.* 2: 36-42.
- BEN KADDOUR, K., E.H. EL MOUDEN, T. SLIMANI, F. LAGARDE & X. BONNET. 2005. Dimorphisme sexuel et cinétique de croissance et de maturation chez *Testudo g. graeca*, dans les Jbilettes Centrales, Maroc. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 60: 265-278.
- BERDOY, M. & D.W. MACDONALD. 1991. Factors affecting feeding in wild rats. *Acta Oecol.* 12: 261-279.
- BJORNDALE, K.A. 1991. Diet mixing: non-additive interactions of diet items in an omnivorous turtle. *Ecology* 72: 1234-1241.
- BONNET, X., S.D. BRADSHAW & R. SHINE. 1998. Capital versus income breeding: an ectothermic perspective. *Oikos* 83: 333-342.
- BRAUN-BLANQUET, J. & J. PAVILLARD. 1929. Vocabulaire de sociologie végétale. *Comm. S.I.G.M.A.* 217: 1-23.
- BRAZA, F., M. DELIBES & J. CASTROVIEJO. 1981. Estudio biométrico y biológico de la tortuga mora (*Testudo graeca*) en la Reserva Biológica de Doñana, Huelva. *Doñana, Acta Vertebr.* 8: 15-41.
- BURY, R.B. & R.A. LUCKENBACH. 1977. Censusing desert tortoise populations using a quadrat and grid location system. *Proc. Symp. Desert Tortoise Council*, pp. 169 - 178.
- BUTET, A. 1985. Méthode d'étude du régime alimentaire d'un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus* L., 1758) par l'analyse microscopique des féces. *Mammalia* 49: 455-483.
- CAREY, E.E., B.C. TRIPATHY & C.A. REBEIZ. 1985. Chloroplast biogenesis 51: modulation of monovinyl and divinyl protochlorophyllide biosynthesis by light and darkness in vitro. *Plant Physiol.* 79: 1059-1063.
- CASTANET, J. & M. CHEYLAN. 1979. Les marques de croissance des os et des écailles comme indicateur de l'âge chez *Testudo hermanni* et *Testudo graeca* (Reptilia, Chelonia, Testudinidae). *Can. J. Zool.* 57: 1649-1655.
- CHAPUIS, J.L. 1980. Méthode d'étude du régime alimentaire du Lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus* L.), par l'analyse micrographique des féces. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 34: 159-198.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. 1970. On the biology of the desert tortoise *Testudo sulcata* in Sudan. *J. Zool.* 160: 17-33.
- COBO, M. & A.C. ANDREU. 1988. Seed consumption and dispersal by the spur-thighed tortoise *Testudo graeca*. *Oikos* 51: 267-273.
- DEMUTH, J.P. & K.A. BUHLMANN. 1997. Diet of the turtle *Deirochelys reticularia* on the Savannah River Site, South Carolina. *J. Herpetol.* 31: 450-453.

- DÍAZ-PANIAGUA, C., C. KELLER & A.C. ANDREU. 1995. Annual variation of activity and daily distances moved in adult spur-thighed tortoises, *Testudo graeca*, in southwestern Spain. *Herpetologica* 51: 225-233.
- DÍAZ-PANIAGUA, C., C. KELLER & A.C. ANDREU. 1996. Clutch frequency, egg and clutch characteristics, and nesting activity of spur-thighed tortoises, *Testudo graeca*, in southwestern Spain. *Can. J. Zool.* 74: 560-564.
- DÍAZ-PANIAGUA, C., C. KELLER & A.C. ANDREU. 2001. Long-term demographic fluctuations of the spur-thighed tortoise, *Testudo graeca*, in SW Spain. *Ecography* 24: 707-721.
- EL MOUDEN, E.H., T. SLIMANI & K. BEN KADDOUR. 2001. Croissance et dimorphisme sexuel chez la Tortue Mauresque (*Testudo graeca graeca* L. 1758). *Chelonii* 3: 7-10.
- EL MOUDEN E.H., T. SLIMANI, K. BEN KADDOUR, F. LAGARDE, A. OUHAMMOU & X. BONNET. 2006. *Testudo g. graeca* feeding ecology in an arid and overgrazed zone in Morocco. *J. Arid Env.* 64: 422-435.
- ERNST, C.H. & R.W. BARBOUR. 1989. *Turtles of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- FRASE, B.A. & K.B. ARMITAGE. 1989. Yellow-bellied marmots are generalist herbivores. *Ethol. Ecol. Evol.* 1: 353-366.
- FRITZ, U. & P. HAVAS. 2007. Checklist of chelonians of the world. *Vertebrate Zoology (Dresden)* 57(2):149-368.
- GARNER, J. & J. LANDERS. 1981. Foods and habitat of the gopher tortoise in southwestern Georgia. *Proceedings of the Annual Conference on Southeast Association of Fisheries and Wildlife Agencies*, 35: 120-134.
- GOTELLI, N.J. & G.L. ENTSMINGER. 2001. *EcoSim: Null Models Software for Ecology*, version 7.0. Acquired Intelligence Inc., Kesey-Bear, USA.
- GOTELLI, N. J. & G.R. GRAVES. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- GUNZBURGER, M.S. 1999. Diet of the Red Hills salamander *Phaeognathus hubrichti*. *Copeia* 1999: 523-525.
- HAILEY, A., I.M. COULSON & T. MWABU. 2001. Invertebrate prey and predatory behaviour of the omnivorous African tortoise *Kinixys spekii*. *Afr. J. Ecol.* 39: 10-17.
- HALLIDAY, T. & K. ADLER. 2002. *The New Encyclopedia of Reptiles and Amphibians*. Oxford Univ. Press.
- HENEN, B.T., M.D. HOFMEYER, R.A. BALSAMO & F.M. WEITZ. 2005. Lessons from the food choices of the endangered geometric tortoise *Psammobates geometricus*. *S. Afr. J. Sci.* 101: 435-439.
- JENNINGS, W.B. 1993. Foraging ecology of the desert tortoise (*Gopherus agassizii*) in the western Mojave Desert. Unpublished M.S. Thesis, University of Texas at Arlington.
- KABIGUMILA, J. 2001. Sighting frequency and food habits of the leopard tortoise, *Geochelone pardalis*, in northern Tanzania. *Afr. J. Ecol.* 39: 276-285.
- LAGARDE, F., X. BONNET, J. CORBIN, B. HENEN, K. NAGY, B. MARDONOV & G. NAULLEAU. 2003. Foraging behaviour and diet of an ectothermic herbivore: *Testudo horsfieldi*. *Ecography* 26: 236-242.
- LAWLOR, L.R. 1980. Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *Am. Nat.* 116: 394-408.
- LEHSTEN, V. & P. HARMAND. 2006. Null models for species co-occurrence patterns: assessing bias and minimum iteration number for the sequential swap. *Ecography* 29: 786-792.
- LUISELLI, L. 2003. Seasonal activity patterns and diet divergence of three sympatric Afrotropical tortoise species (genus *Kinixys*). *Contr. Zool.* 72: 211-220.
- LUISELLI, L. 2006. Resource partitioning in the communities of terrestrial turtles: a review of the evidences. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 61: 353-365.
- MACDONALD, L.A. & H.R. MUSHINSKY. 1988. Foraging ecology of the gopher tortoise, *Gopherus polyphemus*, in a sandhill habitat. *Herpetologica* 44: 345-353.
- MANLY, B.F.J. 1997. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. Chapman & Hall, New York.
- MASON, M.C., G.I.H. KERLEY, C.A. WEATHERBY & W.R. BRANCH. 1999. Leopard tortoises (*Geochelone pardalis*) in Valley Bushveld, Eastern Cape, South Africa: specialist or generalist herbivores? *Chel. Cons. Biol.* 3: 435-440.
- MASSEMIN, S. 1992. L'alimentation de la marmotte alpine (*Marmota marmota*): échantillonnage botanique, étude coprologique et approche du comportement de vigilance. D.E.A., Lyon.
- MEEK, R. 1985. Aspects of the ecology of *Testudo hermanni* in southern Yugoslavia. *Brit. J. Herpetol.* 6: 437-445.
- MILTON, S.J. 1992. Plants eaten and dispersed by adult leopard tortoises *Geochelone pardalis* (Reptilia: Chelonii) in the southern Karoo. *S. Afr. J. Zool.* 27: 45-49.
- QUEZEL, P. & S. SANTA. 1963. Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. Centre National de la Recherche Scientifique, Tome II, Paris, pp. 571-1170.
- PIANKA, E. R. 1986. *Ecology and natural history of desert lizards*. Princeton University Press, Princeton.
- PINCHEIRA-DONOSO, D. 2008. Testing the accuracy of fecal-based analyses in studies of trophic ecology in lizards. *Copeia* 2008: 322-325.
- RODDE, C., 1977. Contribution à l'étude du régime alimentaire d'un phytophages domestique (*Ovis aries* L.), élevé en zone d'inculture (les landes de l'Arrée). Thèse de doctorat, Rennes, 256 pp.
- ROUAG, R., S. BENYACOU, L. LUISELLI, E.H. EL MOUDEN, G. TIAR & C.H. FERRAH. 2007. Population structure and demography of an Algerian population of the Moorish tortoise, *Testudo graeca*. *Anim. Biol.* 57: 267-279.

- SHANNON, C.E. & W. WEAVER. 1949. The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press, Urbana.
- SPELLERBERG, I.F. & P.J. FEDOR. 2003. A tribute to Claude Shannon (1916-2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the 'Shannon-Wiener' index. *Global Ecol. Biogeogr.* 12: 177-179.
- STEPHENS, D.W. & J.R. KREBS. 1986. Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton.
- TRACY, C.R., L.C. ZIMMERMANN, C. TRACY, K.D. BRADLEY & K. CASTLE. 2006. Rates of food passage in the digestive tract of young desert tortoises: effects of body size and diet quality. *Chel. Cons. Biol.* 5: 269-273.
- VAN DER KUYL, A. C., D.L. BALLASINA, J.T. DEKKER, J. MAAS, R.E. WILLEMSEN & J. GOUDSMIT. 2002. Phylogenetic relationships among the species of the genus *Testudo* (Testudines: Testudinidae) inferred from mitochondrial 12D rRNA gene sequences. *Mol. Phyl. Evol.* 22: 174-183.
- ZUFFI, M.A.L., A. GENTILI, E. CECCHINELLI, F. PUPIN, X. BONNET, E. FILIPPI, L.M. LUISELLI, F. BARBANERA, F. DINI & M. FASOLA. 2008. Geographic variation of life-history traits and reproductive patterns in Continental versus Mediterranean asp vipers, *Vipera aspis*. *Biol. J. Linn. Soc.*, in press.

Received: 15 June 2008;

Final acceptance: 18 November 2008.

Population structure and demography of an Algerian population of the Moorish tortoise, *Testudo graeca*

RACHID ROUAG^{1,*}, SLIM BENYACOUB², LUCA LUISELLI^{3,**},
EL HASSAN EL MOUDEN⁴, GHOULEM TIAR², CHAHIRA FERRAH²

¹ *Centre universitaire d'El Tarf, 36100 El Tarf, Algérie*

² *Département de Biologie, Université Badji Mokhtar, BP 12, El Hadjar, 23000 Annaba, Algérie*

³ *F.I.Z.V. (Ecology) and Centre of Environmental Studies Demetra s.r.l., via Olona 7, 00198 Roma, Italia*

⁴ *Faculté des Sciences, Semailia Département de Biologie, Université Cadi Ayyad, BP 2390, 40000 Marrakech, Maroc*

Abstract—Demography and population biology aspects of the Moorish tortoise, *Testudo graeca* were studied in the Parc National d'El Kala, north-eastern Algeria. Density, which was assessed by capture-mark-recapture procedures in a study plot of 30 ha surface, was 3.73 individuals \times ha⁻¹. Adult sex-ratio was nearly equal (1.06 : 1). Sexual maturity was reached at 7-8 years of age in the males and at 9-11 years in the females. The mean age of tortoises was 13.8 ± 6.4 years ($n = 88$). Maximum longevity was over 20 years in both sexes. The females reached larger body size than the males. The growth was rapid during the early years of age in both sexes, and tended to stop completely by the 9-12 years of life in the males and by the 8-10 years in the females. The instantaneous growth of adults which were recaptured in multiple years indicated an average growth rate of 11.34 mm/year in the males, and of 26.30 mm/year in the females. Mortality was estimated at 3.94%. The main mortality cause for the tortoises of this population was the occurrence of fires spreading throughout the study area. These data are of interest because demographic patterns of *Testudo graeca* seem to vary not only because of their relative genetical variability, but also because of their relative environmental stress.

Keywords: age; Algeria; density; growth; sexual dimorphism; *Testudo graeca*.

INTRODUCTION

Chelonian demography has been studied with strong effort during the last decades, and many important contributions have been published as a consequence of this

*E-mail: rachid_rouag@yahoo.fr

**Corresponding author; e-mail: lucamclu@tin.it

focused effort (e.g., Turner et al., 1984; Hailey et al., 1988; Congdon et al., 1993; Diaz Paniagua et al., 2001; etc.). Thanks to these studies we have learned a lot of the demographic patterns of terrestrial tortoises: for instance, now we have realized that demographic projection models for tortoises predict a strong dependence of population stability on extremely high adult, and especially female, survival (see Doak et al., 1994). However, our understanding of chelonian demography is largely based on the detailed study of just a very few populations of a few target species (e.g., Hailey and Loumbourdis, 1990; Bertolero et al., 2007), and thus virtually all the conclusions reached in these years are based on the assumption that the populations studied are representative of all the populations of their own species or even, more in general, of the whole group. Thus, we still need to document basal aspects of demography and population ecology of many more tortoise populations around the globe because many tortoise populations are in decline or threatened with extinction (Luiselli et al., 2006), and thus an accurate knowledge of the interpopulation variability in demographic traits may certainly help to establish accurate management strategies.

In this paper, we study the demography and population ecology of a population of the Moorish tortoise, *Testudo graeca* from north-eastern Algeria (plate 1). This study originated from a geographic region where *Testudo graeca* has never been studied in the past, despite it may represent an important geographical refuge for the north-African subspecies of this chelonian (i.e., subspecies *graeca*). Indeed, population studies on this species were carried out in Spain (e.g., Diaz Paniagua et al., 2001), Greece (e.g., Hailey, 1988), Turkey (Lambert, 1982), the Black Sea region of Caucasus (Inozemtsev and Pereshkolnik, 1994), and Morocco (e.g., Lambert, 1980). Thus, our study may be of interest under a comparative perspective, in order to verify how the demographic patterns of *Testudo graeca* tend to vary in relation to the geographic origin of the various populations (and thus, perhaps, of their relative genetic difference).

MATERIALS AND METHODS

Study area

This study was carried out in the 'Parc National d'El Kala', in north-eastern Algeria. This protected territory is ecologically very important because it includes some water bodies which are strongly used by birds and other animals as they are among the few wet areas of Maghreb. The study area is a part of the north-eastern Algerian Tell, and is situated between 36°43'N and 36°57'N latitude, and between 07°43'E and 08°37'E longitude. Overall, the national park has a surface of 78 400 ha, and is characterized by a varied terrain with lakes, marshes and hilly territories (up to 600 m elevation), covered with relatively dense vegetation (De Belair, 1990). The climate was Mediterranean (Seltzer, 1946; Toubal, 1986); rainfall was moderate, and strongly concentrated during the winter months (fig. 1): total annual rainfall was about 630 mm, and the mean monthly rainfall was about 52 mm.



Plate 1. *Testudo graeca* in its natural habitat in Algeria.

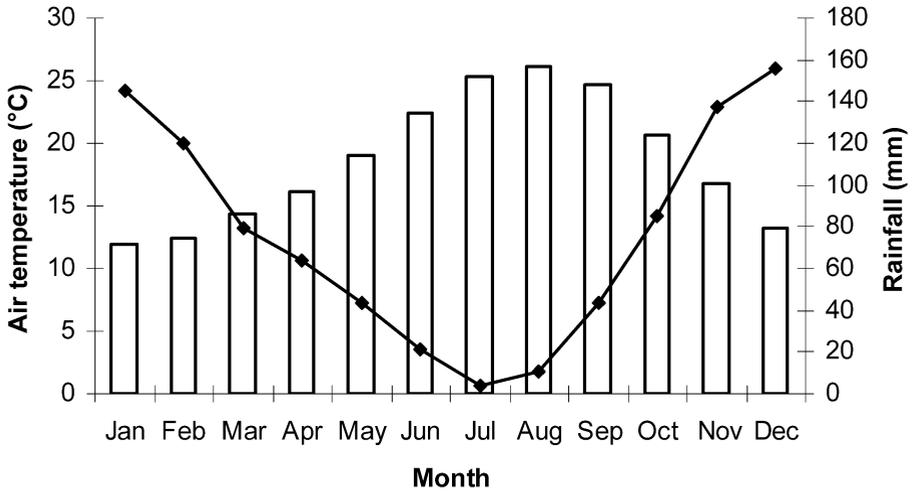


Figure 1. Mean monthly temperature (°C, bars) and rainfall (mm, line) at the study area in north-eastern Algeria.

The study site (around Boumalek) was characterized by a Mediterranean maquis vegetation type growing on a sandy soil; the main vegetation cover was due to

Chamaerops humilis, but the site was also strongly cultivated (mainly cereals, peanuts, etc.). The mean height of the bushy layer was 32.4 cm, and the mean bushy vegetation coverage was 19.4%; the mean height of the grassy layer was 2.3 cm, and the average grassy vegetation coverage was 70%.

Protocol

This study was carried out during a two-months period, i.e. between the middle of March and the middle of May, in both 2005 and 2006. The surface of the study site was approximately 30 ha. The tortoises were searched for by random walks throughout the study area. Once captured, they were marked individually by carapace scale notching (e.g., see Bury and Luckenbach, 1977; Luiselli, 2003; Rugiero and Luiselli, 2006), measured for carapace length and body weight (Stubbs et al., 1984) and then set free unharmed to the site of capture. The carapace length was measured by a digital calliper (precision ± 0.1 mm) with the same measurement criteria of Stubbs et al. (1984). The body mass of the tortoises was measured by a digital balance (precision ± 1 g). Sex was determined by examining the plastron concavity and the tail length (which is much longer in the males than in the females). Sex was established only in individuals with a carapace length > 80 mm; in the smaller specimens their attribution to a given sex may be problematic and may cause some biases in the analysis, and thus was avoided in the present study.

Sexual size dimorphism was studied by comparing the body mass, the carapace length between the nuchal and the supracaudal plates (CL in the following text), and the maximal plastron length (PL).

Population density was estimated by capture-mark-recapture procedures (method described in Southwood, 1966). This method consists in the capture of a certain number of individuals within a natural population, their marking and releasing to the capture point, during a 'first capture survey'. Then, after a period with no surveys, a 'second recapture survey' is done. In our case, the first survey was 2-days long ; the phase with no surveys was 15 days long, and the second recapture survey was also 2 days long.

Population size (N) was determined by the following (Lincoln-Petersen formula):

$$N = n \times M/m$$

where M is the sample of individuals that were captured, marked and measured during the first survey period, n is the number of individuals captured during the second survey period, and m is the number of individuals, captured during the second survey period, that were already marked. For small sample sizes ($N \leq 20$; as in our study case), Bailey (1951) demonstrated that a better formula is:

$$N = M(n + 1)/(m + 1)$$

Lincoln-Petersen formula can be applied only to closed populations. This is our case, as in the study area the open habitats site inhabited by tortoises is completely

surrounded by zones with very dense vegetation where the presence of tortoises is very occasional (Rouag et al., unpubl. data).

Age determination of each captured tortoise was done by growth annuli counts on the shell, one growth annulus being added each year (Saint Girons, 1965; Castanet and Cheylan, 1979; Castanet, 1988; Germano and Bury, 1998). Although sometimes applied without prior validation of the method (Wilson et al., 2003), growth annuli counts proved to be a reliable method to assess tortoise ages in the closely related *Testudo hermanni* (Bertolero et al., 2005) as well as in *Testudo graeca graeca* from Spain (Diaz-Paniagua et al., 2001).

Sexual maturity was assumed to coincide with the end of the fast growth phase (Congdon et al., 1993), which is associated with a transition from broad to narrower growth annuli (Castanet and Cheylan, 1979; Castanet, 1988). In the population under study, as well as in another population of conspecifics from south-western Spain (Diaz-Paniagua et al., 2001), in sexually mature individuals the deceleration of the absolute growth is accomplished with a clearly visible 'narrowing' of the growth annuli, thus making this method easy to apply.

When a individual was found already dead in the field, we tried to establish its cause of mortality by examining the eventual signs of predation, etc. We calculated as the mortality rate for this population the ratio between the number of dead individuals divided by the number of marked individuals. In this regard, it should be stressed that the detectability of dead individuals is different from that of living individuals, hence there is some non-calculable potential biases in these estimates that may depict a skewed figure for mortality rate.

To establish the growth curve for the population under study, we used the carapace length to estimate the growth rates, and placed this measure against the age of the various individuals (Barbault, 1973). The instantaneous growth rate (named IGR in the following text) was expressed in mm per time unity (j) according to the following formula:

$$IGR = \frac{CL_2 - CL_1}{t_2 - t_1}$$

where CL_2 and CL_1 are respectively the carapace lengths of the animal at the time instants t_2 and t_1 .

The growth rate estimates were generated from the tortoise individuals which were firstly captured in 2005 and then recaptured in 2006.

All statistical analyses were done by a SPSS (version 11.0.1) computer package, with all tests being two-tailed and alpha set at 5%. All variables were checked for normality and homoscedasticity before applying parametric tests.

RESULTS

Density

During the first sampling survey, we captured and marked 32 tortoises. After 15 days with no samplings, we conducted the recapture survey and found 13 individuals, 3 of them being already marked. We calculated a population size of approximately 112 individuals in a 30 ha area, and hence a mean density of $3.73 \text{ individuals} \times \text{ha}^{-1}$.

Sex-ratio

We captured 35 males and 33 females (adult sex-ratio 1.06 : 1). The adult sex-ratio did not depart significantly from equality (binomial test, $P > 0.8$).

Age structure

Age structure for the tortoise population under study is given in figure 2. The peak of most abundant ages is displaced towards higher age classes (individuals with age from 12 to 20 accounted for 54.5% of the whole population sample), while the age classes 1 to 6 (juveniles and subadults) accounted for only 17% of the whole sample size. The mean age of tortoises was 13.8 ± 6.4 years ($n = 88$); the oldest specimen was 24 years old.

Size structure and intersexual body size dimorphism

Size structure of the tortoise population under study is presented in figure 3. Juveniles (carapace length < 90 mm) accounted for 6.2% of the total sample, and especially the juvenile size class 50-60 mm was particularly well represented, accounting for 25% of the total juvenile sample and 3.7% of the total population. In the adults, there were strong intersexual differences in body size class distribution: in males, the individuals > 100 mm carapace length represented 43.2% of the population, and 82.8% of them had a carapace length of 130-160 mm. In adult females, 73.2% of them had a carapace length of 150-190 mm.

Males and females (total sample $n = 73$) differed significantly in terms of both carapace length (males: 138.37 ± 20.75 mm, range 61-155 mm; females: 150.68 ± 39.78 mm, range 54-205 mm; $P < 0.001$ at t-test) and weight (males: 610.45 ± 199.71 g, range 138-882 g; females: 894 ± 431.56 g, range 618-1450 g; $P < 0.0001$ at t-test).

Growth and sexual maturity

The analysis of the growth curve (fig. 4) for the population under study revealed that the growth was quick during the early years of age and tended to stop completely by the 16th year of life. More precisely, the growth of the males tended to slower and eventually arrested by the 9-12 years of life and by the 8-10 years in the females. The instantaneous growth of seven adults that were recaptured in multiple

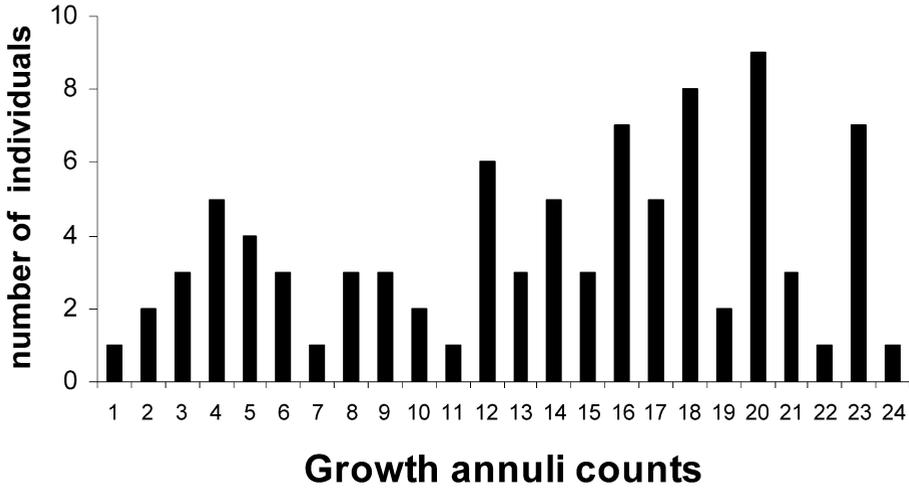


Figure 2. Age structure of *Testudo graeca* from the study area in north-eastern Algeria (n = 88).

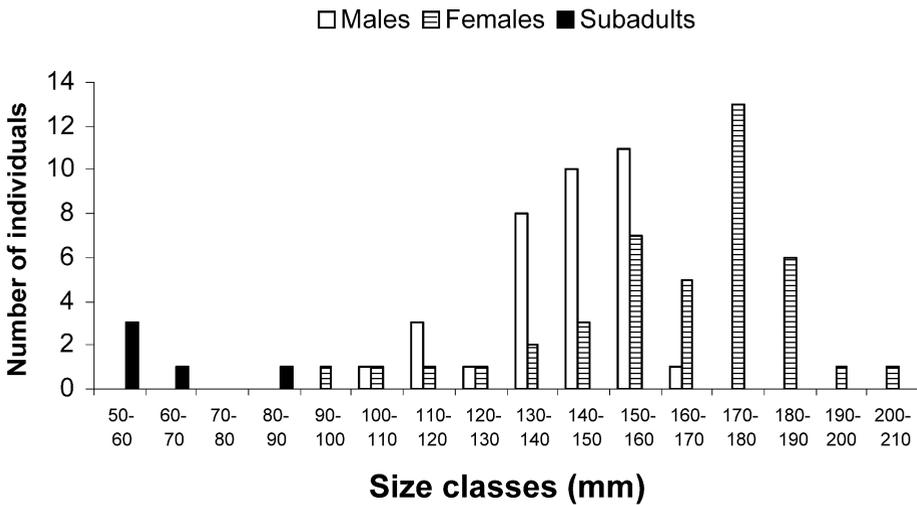


Figure 3. Size structure of *Testudo graeca* from the study area in north-eastern Algeria (n = 88).

years during the present study (table 1) indicated that the mean IGR for the males (31.07×10^{-3} mm/d) corresponded to an average growth rate of 11.34 mm/year. For the two females, the mean IGR was 72.07×10^{-3} mm/d, i.e. a growth rate of 26.30 mm/year. Sexual maturity was attained at 7-8 years of age in the males and at 9-11 years of age in the females.

Mortality

Mortality was estimated at 3.94%. The main mortality cause for the tortoises of this population was the occurrence of fires spreading through the study area.

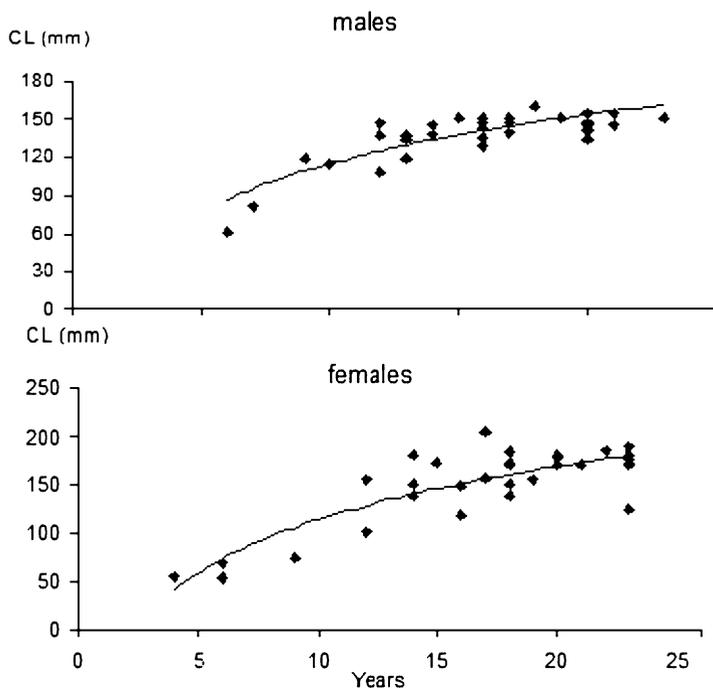


Figure 4. Growth of carapace length (mm) of *Testudo graeca* from the study area in north-eastern Algeria (n = 72): (a) males; (b) females.

Table 1.

Individual growth of recaptured individuals of *Testudo graeca* at the study area in north-western Algeria. Symbols: CL = carapace length; IGR = Instantaneous Growth Rate.

Sex	Time intervals between two recaptures (no. days)	CL (mm)		IGR ($\times 10^{-3}$ mm/d)
		at t_1	at t_2	
Female	309	69	76.82	25.31
Female	345	125	166	118.84
Male	345	141	151.5	30.43
Male	309	156	161.7	18.45
Male	309	119	132.49	43.66
Male	345	119	130.37	32.96
Male	345	109	119.31	29.88

DISCUSSION

We estimated an average density of $3.73 \text{ individuals} \times \text{ha}^{-1}$ ($= 373 \text{ individuals} \times \text{km}^2$). A detailed survey over the population densities exhibited by terrestrial tortoises throughout the world (table 2) indicated a mean of $6.64 \pm 13.3 \text{ individuals} \times \text{ha}^{-1}$ (n = 45 populations reviewed), i.e. an average density higher than that exhibited by our tortoises at the study area (Luiselli, 2006). Concerning other conspe-

Table 2.

Survey of the average population density for different populations of terrestrial turtles throughout the world. Note that the great majority of the populations had low density (<15 individuals \times ha⁻¹). Populations with density values similar to that of our *Testudo graeca* population (i.e. 2.5 individuals \times ha⁻¹ $<$ Density $<$ 4.5 individuals \times ha⁻¹) are in boldface, whereas other conspecific populations for which data are available are given in boldface + italic.

Species	Density (ind. \times ha ⁻¹)	Geographical area	References
Fam. Emydidae			
<i>Clemmys insculpta</i>	0.66	USA	Ernst (2001)
<i>Clemmys insculpta</i>	2.60	USA	Tuttle and Carroll (1997)
<i>Clemmys insculpta</i>	19.10	USA	Niederberger and Seidel (1999)
<i>Terrapene carolina</i>	14.77	USA	Langtimm et al. (1996)
Fam. Testudinidae			
<i>Kinixys homeana</i>	0.15-2.85	Nigeria	Luiselli (2003); Luiselli et al. (2006)
<i>Kinixys erosa</i>	0.09-1.35	Nigeria	Luiselli (2003)
<i>Kinixys belliana</i>	0.08-2.7	Nigeria	Akani et al. (unpubl. report)
<i>Kinixys spekii</i>	0.16	Zimbabwe	Coulson and Hailey (2001)
<i>Testudo (Agrionemys) horsfieldi</i>	0.2	Kazakhstan	Kuzmin (2002)
<i>Testudo (Agrionemys) horsfieldi</i>	3.9-10.3	Kazakhstan	Kuzmin (2002)
<i>Testudo graeca</i>	0.3	Morocco	Lambert (1980)
<i>Testudo graeca</i>	2.0	Spain	Braza et al. (1981)
<i>Testudo graeca</i>	1.67	Greece	Hailey (1988)
<i>Testudo graeca</i>	7-21	Greece	Hailey et al. (1988)
<i>Testudo hermanni</i>	10.0	France	Stubbs and Swingland (1985)
<i>Testudo hermanni</i>	14.4-76.9	Greece	Hailey and Willemsen (2000)
<i>Testudo hermanni</i>	10-19	Greece	Hailey et al. (1988)
<i>Testudo hermanni</i>	4.88	Sardinia	Corti and Zuffi (2003)
<i>Testudo hermanni</i>	0.88-0.94	Italy	Mazzotti (2004); Filippi et al. (unpubl. report)
<i>Testudo marginata</i>	0.12	Sardinia	Filippi et al. (unpubl. report)
<i>Gopherus agassizii</i>	0.08	USA	Krzysik (2002)
<i>Gopherus agassizii</i>	0.11	USA	Krzysik (2002)
<i>Gopherus agassizii</i>	0.32-1.25	USA	Bury and Luckenbach (2002)
<i>Gopherus polyphemus</i>	2.59 (1.46-3.73)	USA	McCoy et al. (2002)
<i>Gopherus polyphemus</i>	0.7-2.7	USA	Breining et al. (1994)
<i>Gopherus berlandieri</i>	0.26	USA	Kazmaier et al. (2001)
<i>Chersina angulata</i>	21.3-38.3	South Africa	Van Heezik et al. (1994)
<i>Chersina angulata</i>	0.12	South Africa	Mason et al. (2000)
<i>Homopus signatus</i>	17.0	South Africa	Loher (2002)

cific populations, in Morocco the density of *Testudo graeca* appeared extremely low (Lambert, 1980), and the same was also true in Spain (Braza et al., 1981), whereas in Greece their density appeared in some instances certainly higher (Hailey et al., 1988). Overall, if we consider the eventual confounding factors which are intrin-

sis in any interspecific/interpopulation comparisons of this type (due to differences and inconsistencies between studies in terms of different methods employed, different survey effort, etc.), we may conclude that the population density of Algerian *Testudo graeca* is in relative agreement with the densities observed for many other tortoise populations across the globe. However, density values very close to those of our study population (i.e. with density of 2.5 to 4.5 individuals \times ha⁻¹) were observed only in a minor number of tortoise populations (table 2), with the closest values being probably those observed in North American *Gopherus* species, which also inhabit arid and semiarid environments (Ernst and Barbour, 1989).

In our population, the mean age of the tortoises was 13.8 years, and the maximum age was 24 years. In the best study of conspecifics published to date (Diaz Paniagua et al., 2001), it was determined an average age almost identical to that seen by us (i.e. 13.6 years) in one of their years of study, but the maximum age recorded by us was much less than the maximum age known in conspecifics from elsewhere (43 years in Andreu et al., 2000; 38 years in Diaz-Paniagua et al., 2001; over 50 years in Lambert, 1982). Sex-ratio in Algerian tortoises was nearly equal, i.e. the same as in conspecifics from Spain (Braza et al., 1981).

The percent growth rates of Algerian tortoises was much higher (12.6%, i.e. 8.2% for the males and 17% for the females) than that observed in conspecifics from Morocco (1.1 to 6.1%; El Mouden et al., 2001). In France, the closely related *Testudo hermanni* had a percent growth rate of 6.2% to 7.8% (Stubbs and Swingland, 1985), but in all these cases the growth trajectories were identical, i.e. with a faster growing period at the youth age and a very slow growth trajectory after reaching the sexual maturity. It is likely that the growth trajectories of tortoise populations are strongly linked to the climatic condition and particularly to the rainfall patterns, especially in the very arid regions of their distribution (Diaz Paniagua et al., 2001). Indeed, growth is certainly accelerated in springtime, when the rainfall allows the growing of an abundant vegetation and hence gives an abundant food supply to the tortoises. On the other hand, growth is much decelerated in summer, when the amount of vegetation (= food) for tortoises is much reduced due to the arid environmental conditions.

Algerian tortoises reached sexual maturity at approximately the same age as in Moroccan conspecifics from the Jbilet centrales (El Mouden et al., 2001) and in Spanish conspecifics from Doñana (maturity reached between 7 and 10 years; Diaz Paniagua et al., 2001), and, exactly as in these other cases, the females reached considerably larger size than males.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the 'Station Biologique d'El Kala' and the 'Laboratoire d'écologie des écosystèmes terrestres et aquatiques' for the use of their facilities while conducting this study. Permits to capture and analyse the tortoises used in this study were released by M. Benjedid, Director of the 'Parc National d'El Kala'. In all cases,

animal handling followed humane treatment and was in agreement with current laws and standard rules of Algeria. Two anonymous referees helpfully commented on the submitted draft.

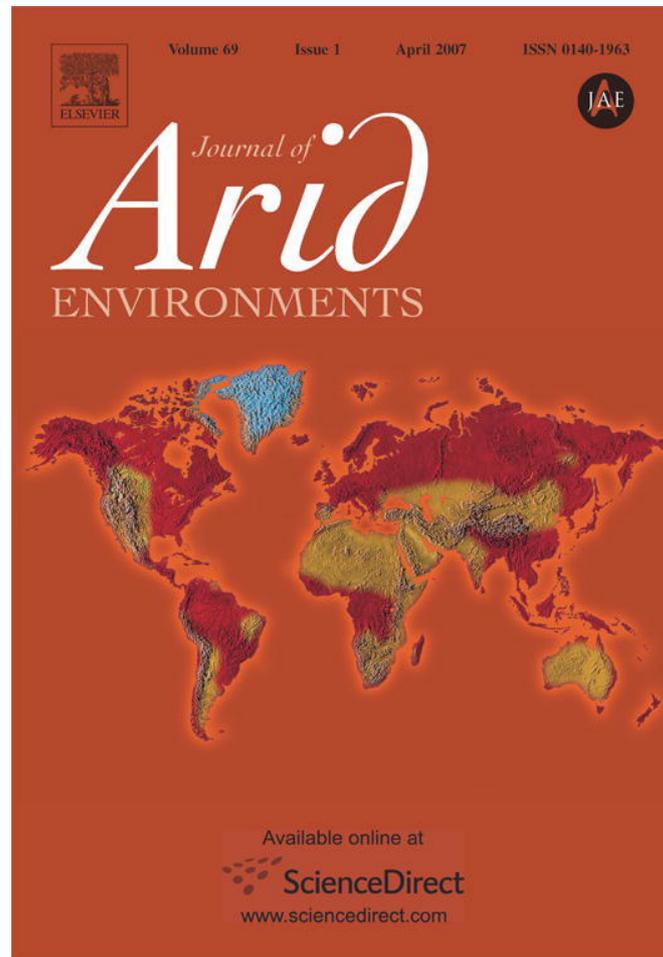
REFERENCES

- Andrei, A.C., Diaz-Paniagua, C. & Keller, C. (2000) La tortuga mora (*Testudo graeca*) en Doñana. Monografías de Herpetología, Vol. 5, Madrid.
- Bailey, R.E. (1951) On the estimating the size of mobile populations from recapture data. *Biometrika*, 38, 293-306.
- Barbault, R. (1973) Structure et dynamique d'un peuplement de lézards: Les Scincidés de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Thèse de Doctorat ès-Sciences, Univ. Paris VI, 330 p.
- Bertolero, A., Carretero, M.A. & Llorente, G.A. (2005) An assessment of the reliability of growth rings counts for age determination in the Hermann's tortoise *Testudo hermanni*. *Amphibia-Reptilia*, 26, 17-23.
- Bertolero, A., Nougarede, J.P., Cheylan, M. & Marin, A. (2007) Breeding traits of Hermann's tortoise *Testudo hermanni* in two western populations. *Amphibia-Reptilia*, 28, 77-85.
- Braza, F., Delibes, M. & Castroviejo, J. (1981) Estudio biométrico y biológico de la tortuga mora (*Testudo graeca*) en la Reserva Biológica de Doñana. *Doñana Acta Vertebr.*, 8, 15-41.
- Bury, R.B. & Luckenbach, R.A. (1977) Censusing desert tortoise populations using a quadrat and grid location system. *Proc. Symp. Desert Tortoise Council*, pp. 169-178.
- Castanet, J. (1988) Les méthodes d'estimation de l'âge chez les chéloniens. *Mesogée*, 48, 21-28.
- Castanet, J. & Cheylan, M. (1979) Les marques de croissance des os et des écailles comme indicateur de l'âge chez *Testudo hermanni* et *Testudo graeca* (Reptilia, Chelonia, Testudinidae). *Can. J. Zool.*, 57, 1649-1655.
- Congdon, J.D., Dunham, A.E. & Van Loben Sels, R.C. (1993) Delayed sexual maturity and demographics of Blanding's turtles (*Emydoidea blandingii*): implications for conservation and management of long-lived organisms. *Cons. Biol.*, 7, 826-833.
- Coulson, I.M. & Hailey, A. (2001) Low survival rate and high predation in the African hingeback tortoise *Kinixys spekii*. *Afr. J. Ecol.*, 39, 383-392.
- Corti, C. & Zuffi, M.A.L. (2003) Aspects of population ecology of *Testudo hermanni hermanni* from Asinara Island, NW Sardinia (Italy, Western Mediterranean Sea): preliminary data. *Amphibia-Reptilia*, 24, 441-447.
- De Blair, G. (1990) Structure, fonctionnement et perspectives de gestion de quatre complexes lacustres et marécageux (El Kala, Est algérien). Thèse de Doctorat, Université du languedoc, 193 p.
- Diaz-Paniagua, C., Keller, C. & Andreu, A.C. (2001) Long-term demographic fluctuations of the spur-thighed tortoise *Testudo graeca* in SW Spain. *Ecography*, 24, 707-721.
- Doak, D., Kareiva, P. & Klepetka, B. (1994) Modeling population viability for the desert tortoise in the western Mojave Desert. *Ecol. Appl.*, 4, 446-460.
- El Mouden, E., Slimani, T. & Ben Kaddour, K. (2001) Croissance et dimorphisme sexuel chez la tortue mauresdque (*Testudo graeca graeca* L. 1758). *Chelonii – Proceeding of the international congress on Testudo Genus*: pp. 325-330.
- Ernst, C.H. (2001) Some ecological parameters of the wood turtle, *Clemmys insculpta*, in southeastern Pennsylvania. *Chel. Cons. Biol.*, 4, 94-99.
- Ernst, C.H. & Barbour, R.W. (1989) *Turtles of the world*. Smithsonian Institution, Washington D.C.
- Germano, D.J. & Bury, R.B. (1998) Age determination in turtles: Evidence of annual deposition of scute rings. *Chel. Cons. Biol.*, 3, 123-132.
- Hailey, A. (1988) Population ecology and conservation of tortoises: the estimation of density, and dynamics of a small population. *Herp. J.*, 1, 263-271.

- Hailey, A. & Loumbourdis, N.S. (1990) Population ecology and conservation of tortoises: demographic aspects of reproduction in *Testudo hermanni*. *Herp. J.*, 1, 425-434.
- Hailey, A. & Willemsen, R.E. (2000) Population density and adult sex ratio of the tortoise *Testudo hermanni* in Greece: evidence for intrinsic population regulation. *J. Zool., Lond.*, 251, 325-338.
- Hailey, A., Wright, J. & Steer, E. (1988) Population ecology and conservation of tortoises: the effects of disturbance. *Herp. J.*, 1, 294-301.
- Inozemtsev, A.A. & Pereshkolnik, S.L. (1994) Status and conservation of *Testudo graeca* inhabiting the Black Sea coast of Caucasus. *Chel. Cons. Biol.*, 1, 151-158.
- Kazmaier, R.T., Hellgren, E.C., Synatzske, D.R. & Rutledge, J.C. (2001) Mark-recapture analysis of population parameters in a Texas tortoise (*Gopherus berlandieri*) population in southern Texas. *J. Herp.*, 35, 410-417.
- Krzysik, A.J. (2002) A landscape sampling protocol for estimating distribution and density patterns of desert tortoises at multiple spatial scales. *Chel. Cons. Biol.*, 4, 366-379.
- Kuzmin, S.L. (2002) The turtles of Russia and other Ex-Soviet Republics. Frankfurt a.m.: Edition Chimaira.
- Lambert, M.R.K. (1980) The Mediterranean Spur-thighed tortoise, *Testudo graeca*, in the wild and in trade. *Proc. Euro. Symp. C.W.L.P. Oxford*.
- Lambert, M.R.K. (1982) Studies on the growth, structure and abundance of the Mediterranean spur-thighed tortoise, *Testudo graeca*, in field populations. *J. Zool., London*, 196, 165-189.
- Langtimm, C.C., Dodd, C.K. Jr. & Franz, R. (1996) Estimates of abundance of box turtles (*Terrapene carolina bauri*) on a Florida island. *Herpetologica*, 52, 496-504.
- Loher, V.J.T. (2002) Population characteristics and activity patterns of the Namaqualand speckled padloper (*Homopus signatus signatus*) in the early spring. *J. Herp.*, 36, 378-389.
- Luiselli, L. (2003) Comparative abundance and population structure of sympatric Afrotropical tortoises in six rainforest areas: the differential effects of "traditional veneration" and of "subsistence hunting" by local people. *Acta Oecol.*, 24, 157-163.
- Luiselli, L. (2006) Resource partitioning in the communities of terrestrial turtles: a review of the evidences. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 61, 353-365.
- Luiselli, L., Politano, E. & Lea, J.M. (2006) Assessment of the Vulnerable status of *Kinixys homeana* (Testudines: Testudinidae) for the IUCN Red List. *Chel. Cons. Biol.*, 5, 130-138.
- Mason, M.C., Kerley, G.I.H., Wheatherby, C.A. & Branch, W.R. (2000) Angulate and leopard tortoises in the thicket biome, Eastern Cape, South Africa – populations and biomass estimates. *Afr. J. Ecol.*, 38, 147-153.
- Mazzotti, S. (2004) Hermann's tortoise (*Testudo hermanni*): current distribution in Italy and ecological data on a population from the north Adriatic coast (Reptilia, Testudinidae). *Ital. J. Zool.*, 71 (suppl. 1), 97-102.
- McCoy, E.D., Stys, B. & Mushinsky, H.R. (2002) A comparison of GIS and survey estimates of gopher tortoise habitat and numbers of individuals in Florida. *Chel. Cons. Biol.*, 4, 472-478.
- Niederberger, A.J. & Seidel, M.E. (1999) Ecology and status of a wood turtle (*Clemmys insculpta*) population in West Virginia. *Chel. Cons. Biol.*, 3, 414-418.
- Rugiero, L. & Luiselli, L. (2006) Ecological modelling of habitat use and the annual activity patterns in an urban population of the tortoise, *Testudo hermanni*. *Ital. J. Zool.*, 73, 219-225.
- Saint Girons, H. (1965) Les critères d'âge chez les reptiles et leurs applications à l'étude de la structure des populations sauvages. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 4, 342-357.
- Seltzer, P. (1946) Le climat de l'Algérie. *Trav. bits Météo. Et Phys. Du globe*. La Typo-Litho Ed. Alger.
- Southwood, T.R.E. (1966) Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Methuen, London, 524 p.
- Stubbs, D. & Swingland, I.R. (1985) The ecology of a Mediterranean tortoise (*Testudo hermanni*): a declining population. *Can. J. Zool.*, 63, 169-180.

- Toubal, B.O. (1986) Phytoécologie, biogéographie et dynamique des principaux groupements végétaux du massif de l'Edough (Algérie Nord orientale). Cartographie au 1/25000 USTM. Univ. Grenoble. Thèse. Doct. S^{8/16} cycle, IIIp.
- Turner, F.B., Medica, P.A. & Lyons, C.L. (1984) Reproduction and survival of the desert tortoise (*Scaptochelys agassizii*) in Ivanpah Valley, California. *Copeia*, 1984, 811-820.
- Tuttle, S.E. & Carroll, D.M. (1997) Ecology and natural history of the wood turtle (*Clemmys insculpta*) in southern New Hampshire. *Chel. Cons. Biol.*, 2, 447-449.
- Van Heezik, Y.M., Cooper, M.J. & Seddon, P.J. (1994) Population characteristics and morphometrics of angulate tortoises on Dassen Island, South Africa. *J. Herp.*, 28, 447-453.
- Wilson, D.S., Tracy, C.R. & Tracy, C.R. (2003) Estimating age of turtles from growth rings: a critical evaluation of the technique. *Herpetologica*, 59, 178-194.

Provided for non-commercial research and educational use only.
Not for reproduction or distribution or commercial use.



This article was originally published in a journal published by Elsevier, and the attached copy is provided by Elsevier for the author's benefit and for the benefit of the author's institution, for non-commercial research and educational use including without limitation use in instruction at your institution, sending it to specific colleagues that you know, and providing a copy to your institution's administrator.

All other uses, reproduction and distribution, including without limitation commercial reprints, selling or licensing copies or access, or posting on open internet sites, your personal or institution's website or repository, are prohibited. For exceptions, permission may be sought for such use through Elsevier's permissions site at:

<http://www.elsevier.com/locate/permissionusematerial>

Short communication

Resource partitioning patterns between two sympatric lizard species from Algeria

R. Rouag^a, H. Djilali^b, H. Gueraiche^b, L. Luiselli^{c,*}

^aCentre Universitaire d'El Tarf, 36100 El Tarf, Algérie

^bUniversité Badji Mokhtar, Département de Biologie, BP. 12, El Hadjar, 23000 Annaba, Algérie

^cF.I.Z.V. (Ecology) and Centre of Environmental Studies Demetra s.r.l., via Olona 7, I-00198 Roma, Italia

Received 2 April 2006; received in revised form 12 June 2006; accepted 30 August 2006

Available online 10 October 2006

Abstract

Food habits and daily activity patterns were studied in sympatric populations of the lizards *Psammodromus algirus* and *Acanthodactylus erythrurus* (Lacertidae) from the Parc National d'El Kala, north-eastern Algeria. In this area, these two species inhabited nearly the same microhabitats and were similar in terms of body length and weight. Both species were insectivorous, and fed primarily upon Coleoptera, Formicidae, and Diptera. The interspecific diet overlap was very high in terms of both the total number of prey items and the per cent of lizards containing a given food type. Null model analysis by Monte Carlo simulations (using the RA2 and RA3 algorithms) revealed that the high diet overlap values were not produced by chance. Daily activity patterns differed intraspecifically depending on the season, and interspecifically during both spring and summer. It is possible that the interspecific differences in daily activity patterns may help facilitating coexistence of the two study species. The high diet overlap may depend on the convergent eco-physiological needs of these two species in the arid environment, which forces them to apply a similar foraging strategy, i.e. preying on a few abundant and easily found prey sources.

© 2006 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: *Psammodromus algirus*; *Acanthodactylus erythrurus*; Lizard; Parc National d'El Kala; Food; Daily activity

*Corresponding author. Tel.: +39 06 8809634.

E-mail addresses: rachid_rouag@yahoo.fr (R. Rouag), lucamlu@tin.it (L. Luiselli).

1. Introduction

Most reptilian communities usually partition the spatial resource (e.g. Barbault, 1975, 1991; Toft, 1985), the sole exception being the snakes which usually partition the prey resource (Luiselli, 2006). Sympatric lizards are well known to usually partition the spatial resource in a wide variety of habitats and climatic conditions (e.g. Barbault and Maury, 1981; Huey et al., 1974; Huey and Pianka, 1977; Pianka, 1966, 1973, 1986; Schoener, 1971; Western, 1974).

Concerning the arid and semi-arid environments, the lizard communities from the desert regions of Australia, North-America, and the Kalahari received much scientific attention (e.g. Henle, 1991; Huey et al., 1977; Pianka, 1969, 1986), whereas those from arid North Africa were relatively poorly studied. However, there are some data available for the ecological relationships of lizard species in Western Sahara (e.g. Grenot and Vernet, 1972), Tunisia (Nouira, 1982, 1983, 1988) and Morocco (Znari et al., 2000), whereas other important regions remained completely unstudied (e.g. Algeria).

In the north-eastern part of Algeria, the lacertid lizards *Psammodromus algirus* and *Acanthodactylus erythrurus*, two species which are phylogenetically closely related and similar in body architecture and size, are abundant and often cohabit in the same microhabitats, probably because of the overall low vegetation structure (Rouag, 1999). Thus, the study of the ecological mechanisms allowing for their coexistence also at a very small habitat scale is certainly of interest, although never examined in detail as far as North Africa is concerned. Other lizard species at the study region (see Rouag, 1999; Rouag and Benyacoub, 2006) include the geckos *Tarentola mauritanica* and *Hemidactylus turcicus*, the scincids *Chalcides ocellatus* and *Chalcides chalcides*, and the lacertids *Timon pater* and *Podarcis hispanica*. These species are clearly eco-ethologically and morphologically different from the two species studied here (e.g. Corti and Lo Cascio, 2002), apart from the small-sized lacertid *Podarcis hispanica*. This latter species, however, is confined to high altitudes in Algeria and does not coexist with *Acanthodactylus erythrurus* and *Psammodromus algirus* at the study site (Rouag, 1999; Rouag and Benyacoub, 2006).

In this note, we study the trophic and daily activity aspects of the ecology of *Acanthodactylus erythrurus* and *Psammodromus algirus* at a study area where they are sympatric and syntopic, i.e. where they did not partition the spatial niche (Rouag and Benyacoub, 2006). We aim at exploring whether these lizards may partition one of these two niche dimensions in order to facilitate their coexistence. More in particular, we test the following hypotheses:

- (1) Given that these lizard species are abundant and in Algeria coexist on the same microhabitats, do they partition other niche aspects, i.e. the trophic niche or the temporal niche as predicted from competitive exclusion theory (Pianka, 1986)?
- (2) Is their distribution along niche dimensions different from random or has it been shaped only by chance? To address these points, we use sets of real data and compared them with sets of simulated data which were created by Monte Carlo permutations (Friggens and Brown, 2005; Gotelli and Graves, 1996; Luiselli, 2006).

2. Materials and methods

2.1. Site description

This study was carried out in the ‘Parc National d’El Kala’ (36°43′–36°57′N latitude, 07°43′E–08°37′E longitude), in North–eastern Algeria (De Belair, 1990). The study site was alluvial lowland surrounded by adjacent hills. The climate was arid with Mediterranean influences (Seltzer, 1946; Toubal, 1986), and rainfall was concentrated during the wintertime (Fig. 1). The study site was characterized by an altered low ‘maquis-type’ vegetation, with the main plant species being *Cistus monspelliensis*, *Cistus salvifolius*, *Ampelodesma mauretanicum*, *Chamaerops humilis*, *Erica arborea*, *Lavandula stoechas*, *Pistacia lentiscus*, *Calycotome villosa*, *Genista ferox*, and *Quercus coccifera*. Three microhabitats were available at the study area (Rouag, 1999): (a) low ‘maquis’ vegetation growing on sandy soil, with *Chamaerops humilis* as the main plant species (mean height of the bushy layer = 32.4 cm, average percentage of the coverage of the bushy layer = 19.4%, mean height of the grassy layer = 2.3 cm, mean coverage of the grassy layer = 34.6%); (b) mid ‘maquis’ vegetation growing on sandy soil, with vegetation composed by *Halium halimifolium*, *Calycotome villosa*, *Quercus coccifera*, *Cistus monspelliensis*, *Cistus salvifolius*, *Erica Arborea*, *Pistacia lentiscus*, and *Calycotome spinosa* (mean height of the bushy layer = 64.4 cm, average percentage of the coverage of the bushy layer = 28.1%, mean height of the grassy layer = 4.6 cm, mean coverage of the grassy layer = 2.7%); (c) high ‘maquis’ with homogeneous vegetation coverage constituted by *Quercus coccifera*, *Calycotome villosa*, *Pistacia lentiscus*, *Cistus salvifolius*, *Cistus monspeliensis*, *Erica arborea*, *Phyllirea angustifolia*, *Juniperus oxycedrus*, *Halium halimifolium*, *Chamerops humilis* (mean height of the bushy layer = 126 cm, average percentage of the coverage of the bushy layer = 51.8%, mean height of the grassy layer = 5.4 cm, mean coverage of the grassy layer < 10%).

Psammodromus algirus was the most abundant lizard species at the study area; *Acanthodactylus erythrurus* was also very abundant, and both species inhabited the same three microhabitat types (Rouag and Benyacoub, 2006).

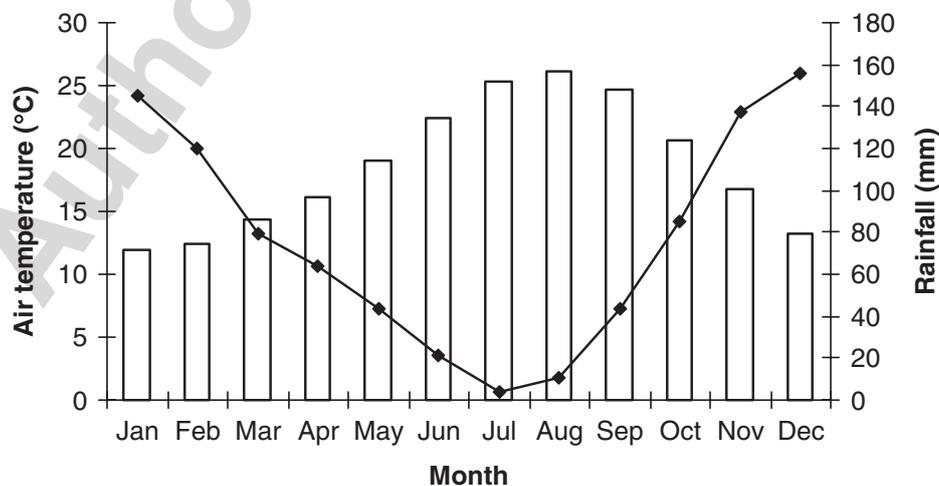


Fig. 1. Mean monthly temperature (°C, bars) and rainfall (mm, line) at the study area in north-eastern Algeria.

2.2. Protocol

We selected as study sites some parcels with sparse ‘maquis’ vegetation (see above for the main plant species) where (i) the highest densities for both *Psammodromus algirus* and *Acanthodactylus erythrurus* were observed (Rouag, 1999; Rouag and Benyacoub, 2006), and (ii) their capture was also easier than in adjacent thick vegetation habitats.

Lizards were noosed or captured by hand. On capture, each specimen was identified to species and sexed by its outer secondary sexual characters (Corti and Lo Cascio, 2002). Snout–vent length (SVL, to the nearest mm), weight (to 0.1 g), time-of-day, and general meteorological conditions at each capture event were recorded. In order to analyse diet habits of lizards, a relatively small but representative number of specimens (52 specimens in total; 24 *Psammodromus algirus* and 28 *Acanthodactylus erythrurus*) were euthanized (under explicit authorization of the National Park’s Authorities). Given the high abundance of these lizards at the study area (Rouag, 1999; Rouag and Benyacoub, 2006), the sacrificed sample certainly did not affect the status of the lizard population as a whole. The stomach of these lizards was removed and dissected. Prey items were identified to the lowest taxon possible (generally to the order level, except from the Formicidae family which were separated from the other Hymenoptera species because of their obvious differences in ethological, ecological, and morphological characteristics). No analysis of intersexual dietary differences was done in this paper because of the too small sample sizes.

In order to analyse the daily activity patterns of the two study species, all the lizard records were subdivided by their time-of-day of capture. A total of nine hourly intervals (from 08:00 to 17:00 h) were considered for the analyses. All the lizards encountered along 1000-m-long linear transects were recorded and assigned to their appropriate daytime interval. The transects were laid in homogeneous habitats for their entire length, i.e. there was no portion of them which was heterogeneous in habitat structure. Surveys were conducted only during sunny days. In order to avoid statistical problems due to data pseudoreplication (Hurlbert, 1984), (i) only independent transects with no possibility of individual interchanges were surveyed, and (ii) each transect was surveyed by walking very slowly in one direction once each research day (for a similar methodology see Rugiero and Luiselli, 2006).

The field study was conducted during the summer 2004 (from 10 June to 10 September) and the spring of 2005 (from 15 March to 25 May). During these periods, the study area was surveyed for lizards once every 7 days in order to collect dietary data, and once every 15 days in order to determine lizard daily activity patterns. The field effort was at least eight man-hours \times research day⁻¹.

2.3. Analyses

The density of the two species was calculated by applying the primary index of density (Id) described by Livet (1981). This index can be calculated only on the number of animals observed along a 1000-m-long line transect laying along a homogeneous habitat, and thus our procedure fulfilled the method’s requirements.

The procedures used to assess the daily activity patterns (see above) and the type of statistical design used (i.e. non-parametric Mann–Whitney *U*-test, calculated by comparing the daily means of animals observed at each daily interval and not the total number of

specimens observed at each daily interval) minimized the risk of eventual statistical biases (Oksanen, 2001).

Food niche overlap (O_{jk}) was quantified using Pianka's (1986) symmetric equation with values ranging from 0 (no overlap) to 1 (total overlap). Pianka's formula was applied to two dietary 'indicators': (i) the number of prey items recovered from lizard stomachs, and (ii) the number of stomachs containing a given prey type. The combination of these two dietary indicators can give more robust indications of a species' feeding habits when the sample sizes are relatively small (e.g. Vicente et al., 1995).

To assess whether the observed overlap values occurred by chance (Friggens and Brown, 2005; Gotelli and Graves, 1996), the original species utilization matrices were randomised by shuffling the original values amongst the resource states (randomisation algorithms 2 and 3 of Lawlor, 1980, denoted as RA2 and RA3 in the text). In RA2, the simulation options are: niche breadth relaxed/zero states retained; RA2 substitutes a random uniform number for utilizations, but it is realistic because it retains the zero structure of the matrix. It is a useful algorithm when it is believed that, in the absence of species interactions, certain resource states are unavailable for each species, but there are no other constraints on resource utilization. In RA3, the simulation options are: niche breadth retained/zero states reshuffled; RA3 retains the niche breadth of each species, but randomizes which particular resource states are utilized. It corresponds to a simple reshuffling of each row of the matrix. RA3 should be used when one wants to retain the amount of specialization for each species, but allows it to potentially use other resource states. Winemiller and Pianka (1990) studied the behaviour of various niche overlap algorithms, and found that RA3 was usually superior to others in detecting non-random overlap patterns. Thus, RA3 is the most robust algorithm for niche overlap problems, and thus is always a recommended default option by Gotelli and Graves (1996). The use of RA2 as an alternative also to RA3, is recommended by Gotelli and Graves (1996) for cases in which one wants to retain the zero structure of the data, as is the present study case.

A 1000 random Monte Carlo permutations with both RA2 and RA3 algorithms were generated from the real datasets using the software 'Ecosim 700'. Niche overlap values were calculated for each of these randomly generated matrices, and species-pair statistics were computed (Friggens and Brown, 2005). Actual overlap values were then compared to the distributions of the expected values.

Apart from Monte Carlo permutations, all other statistics were computed by SPSS (version 11.0) PC package, with all tests being two-tailed and α set at 5%. Means are followed by ± 1 standard deviation (S.D.).

3. Results

3.1. Body size and diet

The examined sample of adult *Acanthodactylus erythrurus* attained slightly bigger size (males ($N = 11$): mean SVL = 63.83 ± 7.9 mm, mean weight = 6.80 ± 2.49 g; females ($N = 9$): SVL = 65.25 ± 7.9 mm, mean weight = 6.85 ± 1.83 g) than adult *Psammodromus algirus* (males ($N = 10$): mean SVL = 58.94 ± 9.2 mm, mean weight = 6.13 ± 2.10 g; females ($N = 7$): mean SVL = 56.44 ± 9.4 mm, mean weight = 5.21 ± 2.50 g). However, these differences were not statistically significant either interspecifically or intersexually

(one-way ANOVA, on SVL: $F_{3,33} = 1.966$, $P = 0.138$; on weight: $F_{3,33} = 0.936$, $P = 0.434$).

In total, 88 food items were collected from *Psammodromus algirus* stomachs and 264 from *Acanthodactylus erythrurus* stomachs. The diet of *Psammodromus algirus* consisted of eight different orders of insect prey (Diptera and Coleoptera being dominant), whereas that of *Acanthodactylus erythrurus* of 10 different orders (Coleoptera and Formicidae being dominant) (Table 1). The observed interspecific overlap on the taxonomic diet composition ($O_{jk} = 0.815$) was significantly higher than the expected ($x = 0.470 \pm 0.014$) after Monte Carlo simulations under the RA2 algorithm ($P_{(\text{obs} \leq \text{exp})} = 0.999$; $P_{(\text{obs} \geq \text{exp})} = 0.001$), and very close to this under the RA3 algorithm (simulated overlap mean = 0.304 ± 0.033 ; $P_{(\text{obs} \leq \text{exp})} = 0.994$; $P_{(\text{obs} \geq \text{exp})} = 0.060$).

In terms of per cent of stomachs containing a given prey category, the diet of *Psammodromus algirus* was characterized by a dominance of Coleoptera (eaten by 70.8% of the lizards examined), with Orthoptera (41.7%), Arachnida (37.5%), Formicidae (33.3%) and Diptera (25%) being also frequently eaten. In addition, plant fragments were found in 16.7% of the examined lizards. Concerning *Acanthodactylus erythrurus*, the main preys were Coleoptera (ingested by 100% of the lizards), Diptera (84.6%), Formicidae (81%), and Orthoptera (50%). The observed interspecific overlap was extremely high ($O_{jk} = 0.929$), and was significantly higher than the null simulated value under both the RA2 algorithm (simulated overlap value = 0.522 ± 0.018 ; $P_{(\text{obs} \leq \text{exp})} = 0.998$; $P_{(\text{obs} \geq \text{exp})} = 0.002$) and the RA3 algorithm (simulated overlap mean = 0.459 ± 0.030 ; $P_{(\text{obs} \leq \text{exp})} = 0.996$; $P_{(\text{obs} \geq \text{exp})} = 0.004$).

3.2. Daily activity patterns and density

The daily activity patterns were analysed independently in spring and in summer, for both species (Fig. 2). The mean number of lizards observed per daytime interval differed significantly between seasons in *Acanthodactylus erythrurus* ($U = 39.5$, $P < 0.001$), with the

Table 1

List of the prey items recorded from the stomachs of the two study species of lizards at the study area in north-eastern Algeria

Prey classes	Prey types	<i>A. erythrurus</i>	<i>P. algirus</i>
Insecta	Coleoptera	112	21
	Hymenoptera	4	4
	Formicidae	70	11
	Diptera	37	25
	Orthoptera	9	11
	Lepidoptera	6	0
	Dermaptera	1	0
	Odonata	1	0
	Dictyoptera	0	1
	Collembola	0	3
Arachnida	Araneidae	15	12
	Acarina	3	0
	Scorpiones	1	0
Myriapoda	Chilopoda	5	0

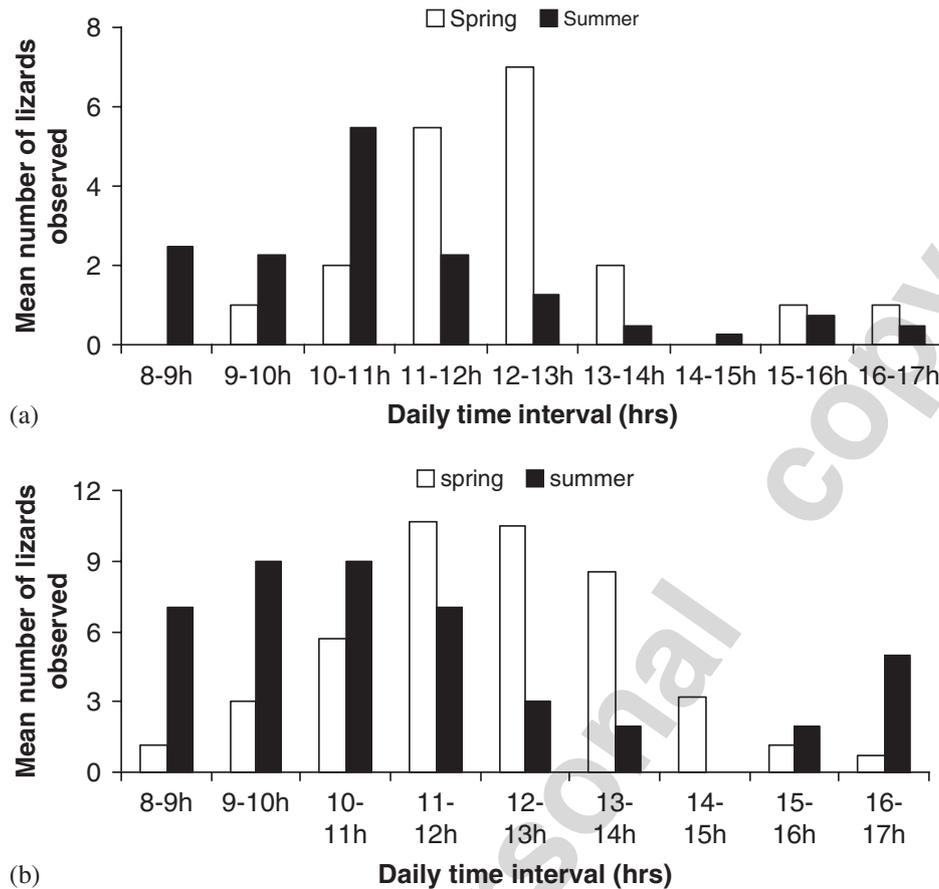


Fig. 2. Daily activity patterns (expressed as the mean number of individuals observed per day during each daily time interval, along standardized line transects) of the two lizard species at the study area, during springtime and summertime: (a) *Acanthodactylus erythrurus* and (b) *Psammmodromus algirus*.

main interseasonal differences being a higher activity at 10:11 h during summer, and at 11:12 h and 12:13 h during springtime. Concerning *Psammmodromus algirus*, there were also significant interseasonal differences ($U = 40.5$, $P < 0.0001$). A closer look at Fig. 2B revealed that the daily activity patterns were clearly unimodal during spring (peak of activity at 11:14 h) and bimodal during summer (highest peak at 08:12 h; second peak at 15:17 h). Interspecifically, there were significant differences either in spring ($U = 57.6$, $P < 0.0001$) or in summer ($U = 53.2$, $P < 0.0001$). Obviously these interspecific differences may be affected by the eventual differences in density. Indeed, according to Livet's (1981) method, an average density of, respectively, 8.66 ind km^{-1} for *Psammmodromus algirus* and 4.33 ind km^{-1} for *Acanthodactylus erythrurus* was calculated. Thus, the interspecific differences in daily activity patterns (both for spring and for summer data) were also recalculated by adjusting the raw dataset used at above for the interspecific difference in the observed density (assuming that density values remained constant across all daytime intervals and dates). The interspecific patterns were still significantly different both in spring ($U = 48.8$, $P < 0.001$) and in summer ($U = 44.8$, $P < 0.001$). The most significant interspecific differences were in spring the higher activity of *Psammmodromus algirus* at 08:11 and at 13:14 h, and in summer the higher activity of *Psammmodromus algirus* at 08:10, 11:12, and 15:18 h. In summer, *Psammmodromus algirus* exhibited a clear bimodal activity peak in summer, whereas *Acanthodactylus erythrurus* still kept a unimodal activity pattern as in spring, but with the peak anticipated in the morning hours rather than at midday.

4. Discussion

In this study, we examined some aspects of comparative ecology of two lizard species which are phylogenetically and morphologically similar, and which therefore are potential competitors at the local scale when the available resources are limited (Pianka, 1986). If really competing for a limited resource, these species are expected to partition at least one niche resource to allow coexistence also at the very small scale of cohabitation they exhibit in Algeria (Rouag, 1999).

We found that both species are insectivorous, and that their diet composition was similar with a resulting high overlap value. Monte Carlo simulations also demonstrated that the high observed diet overlap was not produced by chance, therefore being a real pattern of coexisting *Psammodromus algirus* and *Acanthodactylus erythrurus*. The two main food types which were consumed by both species (and that therefore contributed more to the high dietary overlap) were Coleoptera and Formicidae. Coleoptera remains are often observed in Lacertidae species (e.g. Pollo and Pérez Mellado, 1988; Sorci, 1990; Vicente et al., 1995), and hence our data are not surprising. Concerning the Formicidae, other studies showed that these insects are a very important prey source for lizards from arid environments, and that these reptiles tend to feed on ants more frequently in arid than in wetter environments (Nouira, 1983; Znari et al., 2000). It is likely that ant consumption by lizards may depend on several concurrent reasons, i.e. on (i) the high availability of these insects in the arid environments, (ii) their high energetic value compared to other insects, and (iii) their gregarious habits allowing a easier (= energetically convenient) hunting strategy to the lizards in thermally stressful habitats. Therefore, the high, non-casual similarity of diet composition of our two study species may depend on the convergent eco-physiological needs of these two species in the arid environment, which forces them to apply a similar foraging strategy, i.e. preying on a few abundant, easily found, and clumped prey sources. This strategy may reflect assumptions of optimal foraging theory in arid environments (Iwasa et al., 1981; Pyke, 1984; Valone, 2006), and indeed ants and coleopters were also important prey items for *Psammodromus algirus* in other arid and semi-arid environments from elsewhere (Di Palma, 1984; Diaz and Carrascal, 1990; Pollo and Pérez Mellado, 1988; Sorci, 1990).

Considering that the two species (i) cohabit in nearly the same types of habitat and microhabitat (Rouag, 1999) and (ii) feed on the same prey types in a non-random way (this study), it is therefore plausible that they should partition the temporal niche axis to facilitate coexistence. Our study apparently confirmed this expectation, as these lizards exhibited clear differences in their daily activity rhythms. Daily activity rhythms of these lizard species were otherwise highly variable also between seasons, because of the oscillations of the critical values of air temperature (Belluire et al., 1996; Diaz, 1997; Diaz et al., 2005; Huey et al., 1977). The main interspecific difference was likely the bimodal (in *Psammodromus algirus*) versus unimodal (in *Acanthodactylus erythrurus*) activity patterns exhibited by the two species during summer. The shift from a unimodal daily activity pattern in spring to a bimodal during summer was also already observed in *Psammodromus algirus* from Spain (e.g. Pollo and Pérez Mellado, 1989). In our study case, it is possible that by being active at different daily phases (particularly during the daytime intervals 15:18 h) these two lizard species may be able to hunting different species of arthropods, also if preying on the same prey orders: for instance, they may be able to prey on different species of Coleoptera, Diptera, etc. This is rather unusual in lizards, which

usually partition the spatial niche (Arnold, 1987; Pianka, 1986; Toft, 1985). In dry environments of the Kalahari desert and of North America it has also been observed that sympatric lizards may shift their temporal niches to allowing ecological coexistence (Huey and Pianka, 1977; Huey et al., 1974; Pianka, 1986). Therefore, it is possible that temporal niche partitioning may be a general assembly rule for lizard communities in arid environments.

It is not demonstrated that the interspecific differences in daily activity patterns of our two lizard species depend on (present or past) competition, because we do not have data on experimental density manipulations, etc. It is possible that the observed patterns are merely the outcome of different eco-physiological needs, i.e. of the constraints deriving from both the environment (= extrinsic constraints) and from the structure and function of the organism (= intrinsic constraints) (Barbault and Stearns, 1991).

Acknowledgements

We thank S. Benyacoub for allowing us to carry out the research while resting at the ‘Station Biologique d’El Kala’ and to use the facilities of his ‘Laboratoire d’écologie des écosystèmes terrestres et aquatiques’. Permits to capture and sacrifice the lizard specimens used in this study were released by M. Benjedid, Director of the ‘Parc National d’El Kala’. In all cases, animal handling followed humane treatment (also for those specimens which were sacrificed), and was in agreement with current laws and standard rules of Algeria. Two anonymous referees helpfully commented on the submitted draft, and Prof. G.C. Akani (Rivers State University of Science and Technology, Port Harcourt) corrected our English style.

References

- Arnold, E.N., 1987. Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *Journal of Zoology*, London (B) 1, 739–782.
- Barbault, R., 1975. Dynamique des populations de lézards. *Bulletin d’ Ecologie* 6, 1–22.
- Barbault, R., 1991. Ecological constraints and community dynamics: linking community patterns to organismal ecology. The case of tropical herpetofaunas. *Acta Oecologica* 12, 139–163.
- Barbault, R., Maury, M.E., 1981. Ecological organization of a Chihuahuan desert lizard community. *Oecologia* 51, 335–342.
- Barbault, R., Stearns, S., 1991. Towards an evolutionary ecology linking species interactions, life-history strategies and community dynamics: an introduction. *Acta Oecologica* 12, 3–10.
- Belliure, J., Carrascal, L.M., Diaz, A.J., 1996. Covariation of thermal biology and foraging mode in two Mediterranean lacertid lizard. *Ecology* 77, 1163–1173.
- Corti, C., Lo Cascio, P., 2002. The Lizards of Italy and Adjacent Areas. Chimaira ed., Frankfurt am Main.
- De Belair, G., 1990. Structure, fonctionnement et perspectives de gestion de quatre complexes lacustres et marécageux (El Kala, Est algérien). Ph.D Thesis, Université du Languedoc, 193pp (Unpublished).
- Diaz, J.A., 1997. Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm’s habitat: a comparison between two temperate lizard populations. *Functional Ecology* 11, 79–89.
- Diaz, J.A., Carrascal, L.M., 1990. Prey size and food selection of *Psammodromus algirus* (Lacertidae) in central Spain. *Journal of Herpetology* 24, 342–347.
- Diaz, J.A., Cabezas-Diaz, S., Salvador, A., 2005. Seasonal changes in the thermal environment do not affect microhabitat selection by *Psammodromus algirus* lizards. *Herpetological Journal* 15, 295–298.
- Di Palma, M.G., 1984. Régime alimentaire de *Psammodromus algirus* (Reptilia Lacertidae) dans une population insulaire du Canal de Sicilie. *Revue d’ Ecologie (Terre et Vie)* 39, 225–230.
- Friggens, M.H., Brown, J.H., 2005. Niche partitioning in the cestode communities of two elasmobranchs. *Oikos* 108, 76–84.
- Gotelli, N.J., Graves, G.C., 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

- Grenot, C., Vernet, R., 1972. Place des Reptiles dans l'écosystème du désert pierreux au Sahara occidental. *Bulletin des naturalistes Orléanais* 5 (3), 25–48.
- Henle, K., 1991. Life history patterns in lizards of the arid and semiarid zone of Australia. *Oecologia* 88, 347–358.
- Huey, R.B., Pianka, E.R., 1977. Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: *Mabuya*). *Ecology* 58, 119–128.
- Huey, R.B., Pianka, E.R., Egan, M.E., Coons, L.W., 1974. Ecological shifts in sympatry: Kalahari fossorial skinks (*Typhlosaurus*). *Ecology* 55, 304–316.
- Huey, R.B., Pianka, E.R., Hoffman, J.A., 1977. Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology* 58, 1066–1075.
- Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54, 187–211.
- Iwasa, Y., Higashi, M., Yamamura, N., 1981. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging theory. *American Naturalist* 117, 710–723.
- Lawlor, L.L., 1980. Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *American Naturalist* 116, 394–408.
- Livet, F., 1981. Le peuplement herpétologique du massif du Haut-Languedoc. II. Influence de quelques facteurs sur la répartition des Reptiles. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 36, 603–619.
- Luiselli, L., 2006. Resource partitioning and interspecific competition in snakes: the search for general geographical and guild patterns. *Oikos* 114, 193–211.
- Nouira, S., 1982. Structure et dynamique du peuplement de lacertidae des îles Kerkennah (Tunisie). Ph.D. Thesis, University of Pierre et Marie Curie, Paris (Unpublished).
- Nouira, S., 1983. Partage des ressources trophiques entre deux espèces de Lacertidae sympatriques des îles Kerkennah (Tunisie): *Acanthodactylus pardalis* et *Eremias olivieri*. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 108, 477–483.
- Nouira, S., 1988. Structure et dynamique du peuplement de Lacertidae des îles Kerkennah (Tunisie). *Bulletin d'Ecologie* 19, 363–366.
- Oksanen, L., 2001. Logic of experiments in ecology: is pseudoreplication a pseudoissue? *Oikos* 94, 27–38.
- Pianka, E.R., 1966. Convexity, desert lizards and spatial heterogeneity. *Ecology* 47, 1055–1059.
- Pianka, E.R., 1969. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. *Ecology* 50, 1012–1030.
- Pianka, E.R., 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 53–74.
- Pianka, E.R., 1986. *The Ecology and Natural History of Desert Lizards*. Princeton University Press, Princeton.
- Pollo, C.J., Pérez Mellado, V., 1988. Trophic ecology of a taxocenosis of Mediterranean Lacertidae. *Ecologia Mediterranea* 14, 131–147.
- Pollo, C.J., Pérez Mellado, V., 1989. Activity and thermoregulation in three Mediterranean species of Lacertidae. *Herpetological Journal* 1, 343–350.
- Pye, G.H., 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15, 523–575.
- Rouag, R., 1999. Caractérisation du peuplement herpétofaune du Parc National d'El Kala. Thèse de magistère, University of Badji Mokhtar, Annaba, Algeria.
- Rouag, R., Benyacoub, S., 2006. Inventaire et écologie des lézards du Parc National d'El Kala. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, in press.
- Rugiero, L., Luiselli, L., 2006. Influence of small-scale fires on the populations of three lizard species in Rome. *Herpetological Journal* 16, 63–68.
- Schoener, T.W., 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2, 369–404.
- Seltzer, P., 1946. Le climat de l'Algérie. *Trav. Inst. Météo. Phys. du globe*. La Typo-Litho ed., Alger.
- Sorci, G., 1990. *Niechia trofica* di quattro specie di Lacertidae in Sicilia. *Naturalista Siciliano* 4 (14, Suppl.), 83–93.
- Toft, C.A., 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985, 1–21.
- Toubal, B.O., 1986. Phytoécologie, biogéographie et dynamique des principaux groupements végétaux du massif de l'Edough (Algérie Nord orientale). Cartographie au 1/25,000 USTM. Ph.D. Thesis, University of Grenoble (Unpublished).
- Valone, T.J., 2006. Are animals capable of Bayesian updating? An empirical review. *Oikos* 112, 252–259.
- Vicente, L.A., Araujo, P.R., Barbault, R., 1995. Ecologie trophique de *Podarcis bocagei berlengensis* et de *Lacerta lepida* (Sauria, Lacertidae) sur l'île de Berlenga (Portugal). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 50, 317–351.
- Western, D., 1974. The distribution, density and biomass density of lizards in a semi-arid environment of northern Kenya. *East African Wildlife Journal* 12, 49–62.

- Winemiller, K.O., Pianka, E.R., 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60, 27–55.
- Znari, M., El Mouden, E.M., Benfaida, H., Boumezzough, A.P., 2000. Partage des ressources spatiales et trophiques au sein d'un peuplement de lézards insectivores des Jbilettes centrales (Maroc Occidental). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 55, 141–160.

Author's personal copy